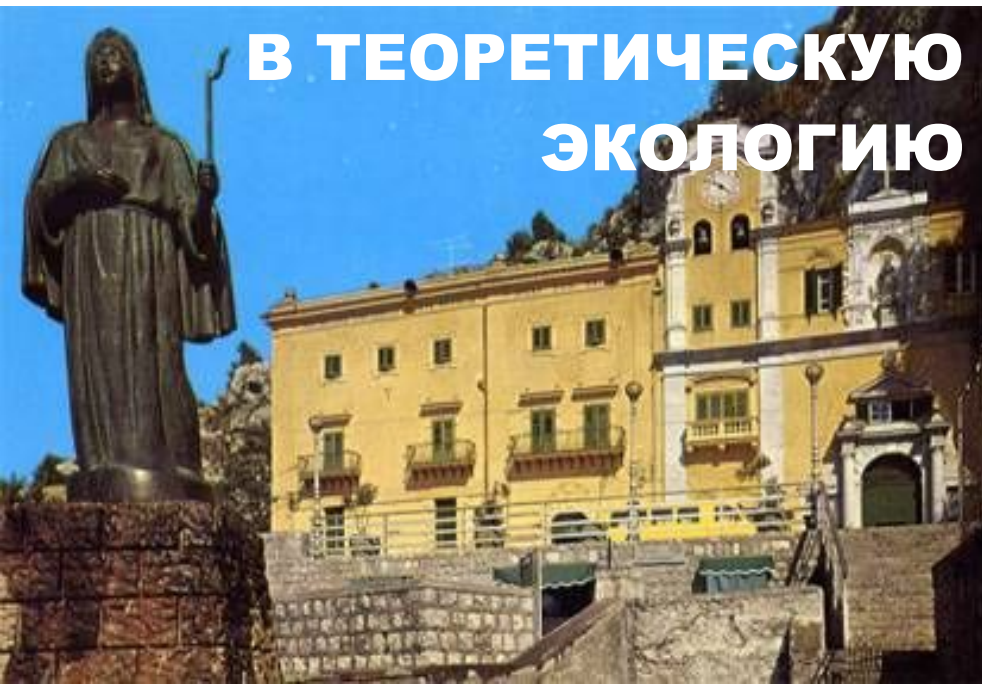


Г. С. Розенберг

**ВВЕДЕНИЕ  
В ТЕОРЕТИЧЕСКУЮ  
ЭКОЛОГИЮ**



Российская академия наук  
Институт экологии Волжского бассейна

**Г.С. Розенберг**

**ВВЕДЕНИЕ  
В ТЕОРЕТИЧЕСКУЮ  
ЭКОЛОГИЮ**

**Том 1**

**Издание 2-е,  
исправленное и дополненное**

**Тольятти  
2013**

**Розенберг Г.С.** Введение в теоретическую экологию / В 2-х т.; Изд. 2-е, исправленное и дополненное. – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т. 1. – 565 с.

Первая часть книги представляет собой обзор современного состояния методов математического моделирования экологических систем. Особое внимание уделено концептуальной основе математических моделей, дана классификация методов математического моделирования. Подробно рассмотрены эмпирико-статистические, имитационные, самоорганизующиеся и аналитические модели. В книге приведено почти 700 фотографий экологов, математиков и специалистов, так или иначе относящихся к обсуждаемым проблемам.

Книга предназначена для специалистов-экологов и студентов, изучающих экологию и специализирующихся в этой области.

Всего: Рис. 74. Фотогр. 987. Табл. 43. Библиогр.: 2383 назв.

Рекомендовано к печати Ученым советом Института экологии Волжского бассейна РАН (протокол № 6 от 12 мая 2011 г. и протокол № 9 от 10 сентября 2013 г.).

**Ответственный редактор:**

Профессор кафедры ихтиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН **Е.А. Крикунов**

**Рецензенты:**

Директор Центра междисциплинарных исследований по проблемам окружающей среды РАН (г. Санкт-Петербург), доктор физико-математических наук, профессор **Ю.А. Пых**

Профессор кафедры экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, доктор физико-математических наук, доктор биологических наук, профессор **Д.И. Иудин**

На внутренней обложке: памятник святой Розалии, покровительнице Палермо (Италия) и, с легкой руки Дж. Хатчинсона, – покровительнице экологии (на заднем плане – церковь Св. Розалии). Фото памятника и церкви – с открытки Ediz. Ar. Co. s.n.c. di C. Arnone e C. Via Aragona, 21. Palermo и с сайта <http://www.izmaylovo.ru/wiki/bio/detail.php?ID=5914>.

Издание профинансировано Программой Отделения биологических наук РАН "Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга", Программой грантов Президента Российской Федерации для государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации (грант НШ-3018.2012.4), Российским фондом фундаментальных исследований РФФИ-Поволжье (грант 13-04-97004).

445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Тел., факс: (8482) 489-504; E. mail:

ievbras2005@mail.ru

genarozenberg@yandex.ru

ISBN 978-5-93424-314-3

© Г.С. Розенберг, 2013

© ИЭВБ РАН, 2013

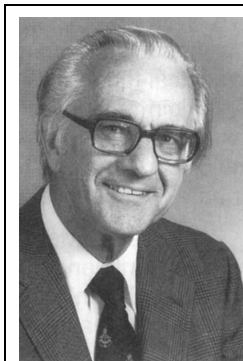
## ВВЕДЕНИЕ

*Скажу тебе по совести,  
как делается наша мысль,  
как возникают корни разговоров,  
как перелетают слова от собеседника  
к собеседнику.*

*Для этого надо молча просидеть  
некоторое время,  
стараясь уловить хотя бы звездочку...*

**Даниил Хармс,  
28 июня 1931 г.  
(Хармс, 1988, с. 131).**

Для экологии начала третьего тысячелетия характерна общая тенденция математизации научного исследования и широкого применения методов системного анализа. Правда, экология все еще остается той областью знания, в которой пока более целесообразно опираться на объяснение и прогноз опытного практика, чем на теоретико-математические предсказания. А потому, все еще справедливы слова, сказанные 40 лет тому назад одним из ведущих американских экологов, сформировавшим современный образ науки «экологии», **Р. Макинтошем**: «талантливая догадка еще долго будет одним из основных стимулов науки» [McIntosh, 1968, p. 330]. Это связано и с принципиальной сложностью самих экологических систем как объектов математического моделирования (элементам системного подхода в экологии посвящена глава 1), и с постоянно совершенствующейся методологией и методикой математического моделирования, и с огромным и все время растущим числом моделей разнообразных экосистем, и с целым рядом организационных трудностей, возникающих при постановке системного исследования, и пр. Поэтому *одна из целей* данной работы – дать обзор **современного состояния экологического моделирования экосистем разного масштаба и разной степени информационной обеспеченности** (этому посвящены главы 2-6).



**Макинтош  
Роберт**  
(Robert  
Patrick  
McIntosh;  
г.р. 1920) –  
американский  
фитоценолог,  
эколог.



Желание придать экологическим исследованиям строго теоретический характер проявилось достаточно давно. Это сказалось не только в попытках более полно и точно определить основные понятия экологии такие, как «экосистема», «биогеоценоз», «синузия», «климакс» и пр. Если рассмотреть [Розенберг, 2006а] лишь один из разделов экологии – геоботанику, то число известных мне работ, в заглавии которых встречается сочетание слов «теоретическая геоботаника» или «теоретическая фитоценология», к середине 80-х годов прошлого века уже превышало два десятка [Шенников, 1937; Лавренко, 1944; Сукачев, 1945; Ниценко, 1963; Juhasz-Nagy, 1966a,b, 1968; Leeuwen, 1966; Миркин, 1981 и др.], не считая двух больших сборников работ – "Теоретические вопросы фитоценологии и биогеоценологии" [1970] и "Теоретические вопросы фитоиндикации" [1971]. Кроме того, слово «теория» в сочетании с рядом понятий геоботаники (мозаичность, климакс, картографирование, синузия, фитогенное поле) встречалось еще в десятке работ [L. Cole, 1946; Whittaker, 1953; Мазинг, 1963 и др.]. При всей относительности и субъективности данного показателя (использование в заголовке работы слова «теория» или «теоретический») он свидетельствует о повышенном интересе геоботаников к возможности построения теоретической фитоценологии. Этот период завершился появлением трех монографий теоретического (не только для фитоценологии, но и для экологии в целом) плана [Василевич, 1983; Миркин, 1985; McIntosh, 1985]. Последующее десятилетие (1986-95 гг.) также демонстрирует интерес исследователей к решению сугубо теоретических задач современной экологии (на примере все той же фитоценологии – [Алехин, 1986; Проблемы теоретической..., 1987; Норин, 1987а-в; Куль, 1988; Любарский, 1988; Перспективы теории..., 1988; Розенберг, 1991б]), который не ослабевает и в последние годы [Розенберг, 2006а].

Однако практически во всех перечисленных выше исследованиях «теоретическая экология (геоботаника)» понимается весьма односторонне

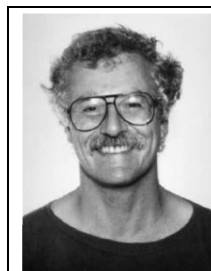


**Энгельс  
Фридрих**  
(Friedrich  
Engels;  
1820-1895) –  
немецкий  
философ,  
общественный  
деятель.

(концептуально-теоретически) и в этом виде не может претендовать на роль действительно теоретической дисциплины, способной обобщить содержание отдельных её разделов с тем, чтобы эмпирически найденные для них закономерности получили дедуктивное обоснование и логически выводились из основных принципов, заложенных в основу теории. Объяснение этому можно найти в "Диалектике природы" **Ф. Энгельса** [1961,

с. 366]: «Дело в том, что всякому, кто занимается теоретическими вопросами, результаты современного естествознания навязываются с такой же принудительностью, с какой современные естествоиспытатели – желают ли они этого или нет – вынуждены приходить к общетеоретическим выводам. И здесь происходит известная компенсация. Если теоретики являются полузнайками в области естествознания, то современные естествоиспытатели фактически в такой же мере являются полузнайками в области теории...».

Здесь назову лишь одну, весьма своеобразную и очень спорную, монографию **Р. Петерса** [Peters, 1991], в которой дан критический анализ современной экологии и сделан вывод о том, что она не является наукой (в силу того, что существующие экологические теории не обладают предсказательной силой). Как выход из этой ситуации предлагается «вернуться» к фактам и наблюдениям для обеспечения хотя бы практической значимости экологии.



**Петерс  
Роберт**  
(Robert  
Henry Peters;  
1946-1996) –  
канадский  
лимнолог,  
эколог.

Любая теория – это, в сущности, идея, воплощаемая в своих моделях. За время своего существования [Розенберг, 1992], экология накопила огромное количество экспериментальных фактов и стала остро нуждаться в обобщающих теориях, способных объединить и сгруппировать эти отдельные факты с тем, чтобы направленно задавать Природе новые вопросы о сущности тех или иных экологических явлений.

Более 25 лет тому назад (как ни как – юбилей) я опубликовал в издательстве «Наука» монографию "Модели в фитоценологии" [Розенберг, 1984], которая хорошо была встречена научным сообществом [Голубев, Корженевский, 1985; Михайловский, Левич, 1986]. В книге был представлен обзор современного (на тот период) состояния математического моделирования фитоценологических систем (популяций и сообществ растений, растительности), обсуждались его концептуальные основы, была предложена классификация методов математического моделирования.

Сравнительно недавно я выпустил книгу «историко-биографического» плана – "Лики экологии" [Розенберг, 2004], в которой привел некоторые сведения о жизни, научной деятельности и фотографии более чем 200 экологов и деятелей охраны природы. Эта работа также не прошла незамеченной [Греченкова, 2004; Наумова, 2004; Быкова, 2005; Туганаев, 2005; Panka, URL<sup>1</sup>].

<sup>1</sup> URL (Uniform Resource Locator – универсальный локатор ресурсов); так я буду отмечать ссылки в списке литературы, представленные адресами в Интернете без указания года издания.

Эти две монографии и подвинули меня на некоторый синтез (попытка скрестить «ужа и ежа»). Во-первых, за последние четверть века математическое моделирование экосистем (подчеркну, – не только фитоценологических) сделало существенный шаг вперед. Даже в рамках эмпирико-статистического моделирования (казалось бы, самого «простого» и распространенного), этот прогресс виден не вооруженным глазом, в чем мы убедились, готовя соответствующий обзор по количественным методам в гидроэкологии (см.: Шитиков и др., 2005). Во-вторых, после «Ликов экологии» в моей коллекции осталось еще достаточное число фотографий «экологов-количественников»; кроме того, сегодня не очень сложно пополнить этот список, используя возможности Интернета<sup>2</sup>.

В этой работе я сознательно привожу достаточно много цитат, так как говорить что-либо совсем новое («своё») про уже устоявшиеся свойства и принципы нет никакой необходимости; полагаю, что надо лишь освежить в памяти и просто внятно их сформулировать, – а кто лучше это сделает, как ни сами авторы или, в крайнем случае, удачливые пользователи?

Естественно, этот обзор не смог бы состояться без помощи моих многочисленных коллег и друзей – всем им моя большая благодарность (перечислить их всех и не забыть кого-нибудь не представляется возможным; меня оправдывает лишь то, что многие из них найдут себя в этой книге). Особые слова благодарности тем из них, кто откликнулся на мой призыв и прислал мне фотографии из своих архивов (я постарался никого не забыть в Прило-

<sup>2</sup> В известном смысле, эта коллекция фотографий сложилась у меня спонтанно. Мне самому было (и остается) интересно, кто и как выглядит. И здесь я солидарен с журналистом **Я.К. Головановым** [1976, с. 6]: «Мы обязательно должны знать не только как рождались труды великих корифеев науки, но и что это были за люди, сколько сил, энергии, здоровья, нервов отдали они, чтобы мы сегодня узнали эти законы и прочли формулы в учебниках. Как порой отказывались они от богатства, почестей, радостей жизни ради торжества истины, как умирали, до последнего дыхания утверждая её». Добавлю – и знать их в лицо. При этом, каюсь, я собирал свою коллекцию и, к сожалению, не вел записей интернетовских адресов, монографических работ и персоналий (за редким исключением), из которых черпал фотографии; естественно, не испрашивал и разрешения на копирование. А восстановить все «задним числом» в полном объеме, зачастую, уже не представляется возможным. Надеюсь, меня простят, так как никакой материальной выгоды от этого издания я не преследую. Кстати, в комментарии заслуг тех или иных авторов я включил лишь два параметра: нобелевское лауреатство и принадлежность Российской академии наук (во всех её ипостасях).



**Голованов  
Ярослав  
Кириллович**  
(1932-2003) –  
отечественный  
журналист,  
писатель,  
популяризатор  
науки.

жении, которое названо "Портреты и фотографии заимствованы из следующих источников").

Работа сложна и многопланова и мне никак нельзя было обойтись без рецензентов, которым я искренне благодарен. Это, прежде всего, редактор работы **Е.А. Криксунов** и мои строгие оппоненты **Ю.А. Пых** и **Д.И. Иудин**.



**Криксунов**  
**Евгений Аркадьевич**  
доктор биол. наук,  
чл.-корр. РАН  
(г. Москва).



**Пых**  
**Юрий Александрович**  
доктор физ.-мат. наук,  
(г. С.-Петербург).



**Иудин**  
**Дмитрий Игоревич**  
доктор физ.-мат. и  
биол. наук,  
(г. Н. Новгород).

Наконец, мои самые нежные слова благодарности сотрудникам нашего Института, которые помогли мне на всех этапах работы:



(слева – направо) **Лифиренко Наталья Геннадьевна** (канд. биол. наук),  
**Костина Наталья Викторовна** (канд. биол. наук),  
**Пантелеев Игорь Владимирович**,  
**Носкова Ольга Леонидовна** (канд. биол. наук),  
**Кузнецова Разина Сайтнасимовна** (канд. биол. наук).

# Глава 1

## СИСТЕМНО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

*Я говорил себе, что я вижу мир. Но весь мир был недоступен моему взгляду, и я видел только части мира. И все, что я видел, я называл частями мира. И я наблюдал свойства этих частей, и, наблюдая свойства частей, делал науку. Я понимал, что есть умные свойства частей и есть не умные свойства в тех же частях. Я делил их и давал им имена. И в зависимости от их свойств, части мира были умные и не умные.*

Даниил Хармс, «Мыр», 1930 г.  
(Хармс, 1988, с. 313).

Выпущенная в 1997 г. Международным институтом прикладного системного анализа (International Institute for Applied Systems Analysis [IIASA], Laxenbourg, Austria) библиография насчитывает более 50 тыс. публикаций за последние 25 лет (цит. по: [Хомяков, Искандарян, URL]). Прошло еще более 10 лет и число таких работ многократно возросло.



**Одум Говард**  
(Howard Thomas Odum; 1924-2002) – американский зоолог, эколог, гидробиолог.

**Одум Юджин**  
(Eugene [Gene] Pleasants Odum; 1913-2002) – американский зоолог, эколог.

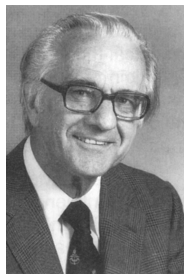
Однако, изданная в 1971 г. и переведенная на русский язык в 1975 г., книга **Ю. Одума** "Основы экологии" стала первой монографической работой, в которой системный подход был поставлен «во главу угла» экологии. В 1983 г. вышло в свет написанное с системных позиций практически новое двухтомное издание работы Ю. Одума "Экология", которое также было переведено на русский язык в 1986 г. В том же 1983 г. **Г. Одум** опубликовал работу "System Ecology", которая, к сожалению, не была переведена у нас.

Чуть ранее увидели свет еще несколько книг по системной экологии ([Jeffers, 1978; рус. пер.: Джефферс, 1981; Федоров, Гильманов, 1980] и др.). В 1984 г. я опубликовал монографию "Модели в фитоценологии", в которой целая глава была посвящена описанию методов системного анализа. Наконец,

в первом издании учебного пособия [Розенберг, Мозговой, 1992] и учебниках [Розенберг и др., 1999, 2002; Розенберг, Рянский, 2004] изложение экологии также велось с использованием методов системологии. Приведу цитату из одной работы, которую более подробно обсужу далее [А. Алимов, 2000, с. 7-8]: «Методологической основой экологических исследований служит системный подход, ориентированный на раскрытие целостности объекта и обеспечивающих её механизмов, на выявление многообразных связей сложного объекта и сведения их в единую теоретическую картину. При этом система, и экологическая система в том числе, понимается как совокупность взаимосвязанных элементов, образующих определенную целостность, единство. Она характеризуется также непрерывным единством с окружающей средой, во взаимодействии с которой система и проявляет свою целостность».

В биологии значение системного подхода интуитивно было осознано достаточно давно, еще задолго до того, как сложилась современная теория систем [Михайловский, 1993]. Более того, биология сыграла одну из главных ролей в превращении системного подхода во всеобщий принцип научного мышления. «Возрастающий интерес к системному подходу и к теории систем в современной биологии продиктован насущными потребностями развития теоретической биологии и методологии теоретического синтеза, стремлением совершенствовать стратегию интегративного познания живой природы в условиях углубляющейся дифференциации знаний о живой природе, о разных уровнях организации живого» [Мирзоян, 1989, с. 90].

Отмечу при этом, что системный подход не всеми экологами признается «базовым» для экологии. Так, например, американский эколог **Р. Макинтош** [McIntosh, 1985] называет системную экологию «браком под ружьем» инженерии и экологии, а **В.Е. Соколов** [1986, с. 6, 7], в предисловии редактора перевода к двухтомнику Ю. Одума, писал: «иногда приходится читать о преимуществах системного подхода перед всеми другими способами научного исследования. Автор книги пишет, что разумно естественное сочетание "редукционизма и системного подхода", причем системный подход отражает холистическую точку зрения... В книге не исследуется, каким образом и из каких уровней устроена



**Макинтош Роберт**  
(Robert Patrick  
McIntosh;  
г.р. 1920) –  
американский  
фитоценолог,  
эколог.



**Соколов Владимир**  
**Евгеньевич**  
(1928-1998) –  
отечественный  
зоолог, эколог;  
академик  
АН СССР и РАН.

экологии. Автор книги пишет, что разумно естественное сочетание "редукционизма и системного подхода", причем системный подход отражает холистическую точку зрения... В книге не исследуется, каким образом и из каких уровней устроена

природа. Эти уровни даются готовыми, поэтому приходится констатировать, что системный подход – это предвзятый подход. Более того, этот подход здесь претендует на описание общих законов природы и общества, с чем согласиться нельзя». Напомню, это была середина 80-х годов и мы еще твердо придерживались советских клише о том, что «основа социальных отношений в любой конкретной среде – это отношения людей в процессе труда, но не потоки капитала, энергии и т. д.». А вот десять лет спустя (после приведенных высказываний), **Б.М. Миркин** и **Л.Г. Наумова** [1996, с. 401] считают, что



**Миркин Борис Михайлович**  
(г.р. 1937) – отечественный фитоценолог, ботаник, эколог.

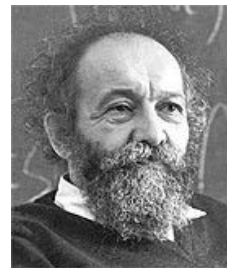


**Наумова Лениза Гумеровна**  
(г.р. 1947) – отечественный фитоценолог, ботаник, эколог.

«понятие "системный подход" сегодня изрядно затаскано и стало обыденным научным клише, которое уже приносит скорее вред, чем пользу». Из приводимого ими примера по использованию системного подхода в сравнительной флористике становится ясно, с чем связана такая негативная реакция: действительно, большинство исследователей просто оперирует «системной терминологией» для обоснования собственной методологической позиции, заменяя традиционные термины и понятия на

новые, более «научные» (в полном соответствии с чеховским «они хотят свою ученость показать, и говорят о непонятном...»).

Однако большинство исследователей, вслед за **А.А. Ляпуновым** [1972, с. 10], все же сходятся в том, что системный подход может «играть определенную координирующую и направляющую роль для обеспечения гармонического развития разных областей биологии». Кроме того, системный подход накладывает определенные требования по полноте изучения того или иного объекта (необходимо наличие сведений о функционировании объекта в различных ситуациях, эти сведения должны отвечать требованию равномерной детальности изучения объекта и пр.). Вообще говоря, системный подход не является строго методологической концепцией [Ляпунов, 1970]: он выполняет эвристические функции, ориентируя конкретные экологические исследования в двух основных направлениях:

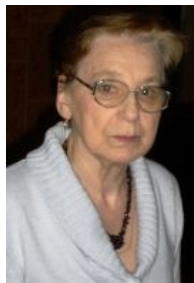


**Ляпунов Алексей Алексеевич**  
(1911-1973) – отечественный математик, кибернетик; чл.-корр. АН СССР.

- во-первых, его содержательные принципы позволяют фиксировать недостаточность старых, традиционных методов изучения экосистем для постановки и решения новых задач их целостного исследования;
- во-вторых, понятия и принципы *конструктивного системного подхода* (некоторые из них излагаются далее, что существенным образом отличает его от просто «терминологических изысков») помогают создавать новые программы изучения, ориентированные на раскрытие сущности процессов трансформации энергии, передачи вещества и информации в экосистемах.

## 1. Что такое «система»?

С середины XX в. понятие «система» (от греч. *σύστημα, systēma* – целое, составленное из частей) становится одним из ключевых философско-методологических и специально-научных понятий. Под системой понимают совокупность явлений, элементов, находящихся в определенных отношениях и связях между собой и образующих определенную целостность. Правда, в системологии это понятие сложилось еще не до конца и многие авторы в его трактовке вводят в определение свои критерии. Традиционным является следующее определение: **система – совокупность элементов со связями между ними**. Следует сразу оговорить относительность этого определения. Так, элемент системы из-за иерархической структуры мира сам оказывается системой со своими элементами. Фиксация системы делит мир на две части – на систему и среду. При этом подчеркивается большая сила связей элементов внутри системы по сравнению с силой связей с элементами среды. В качестве примера укажу на системный анализ **Б.Р. Стригановой** [2006] биоценологических связей в сообществах почвенных организмов; классификация этих связей – фабрические (от лат. *fabrica* – мастерская; отношения, в которые вступает вид, использующий для своих сооружений [фабрикации] продукты выделения либо мертвые остатки, либо живых особей другого вида), топические (от греч. *topos* – место; характеризуют любое, физическое или химическое, изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого), трофические (связи организмов друг с другом отношениями «пища – потребитель»), форические (от греч. *phorá* – ношение, несение; участие одного вида в распространении другого) – была предложена



**Стриганова  
Белла  
Рафаиловна**  
(г.р. 1932) –  
отечественный  
энтомолог,  
эколог;  
чл.-корр. РАН.



еще **В.Н. Беклемишевым** [1951]. Однако это определение не является полным и в класс однотипных систем могут попасть значительно различающиеся объекты.



**Беклемишев Владимир Николаевич** (1890-1962) – отечественный зоолог, энтомолог, паразитолог.



**Урманцев Юнир Абдулович** (г.р. 1931) – отечественный физиолог растений, системолог, философ.

Рассмотрим простой пример, который я заимствовал из работы **Ю.А. Урманцева** [1974, с. 60; Артюхов, 2009, с. 14]. Пусть элементами интересующей нас системы будут атомы углерода  $C$  и водорода  $H$ , отношением, связывающим их, будет *отношение химического родства* (это отношение отражает существенные свойства химических элементов и не является надуманным). На этой основе можно построить систему углеводов, которая включит подсистемы *предельных* (метан, этан, пропан, бутан и т. д.) и *непредельных*

*углеводородов* (метил, этил, пропилен, бутил и т. д.). Теснота связей между химическими элементами внутри этой системы будет отличаться от связей между, например, углеродом и кислородом ( $CH_2$  и  $CO_2$ ) или серой и кислородом ( $CH_2$  и  $SO_2$ ). Однако выделенная только по этим критериям группа углеводов оказывается состоящей из двух самостоятельных систем с различными свойствами. Для их идентификации совершенно необходимо задать *еще один критерий*, который Урманцев назвал «*законом композиции*». Если указать один из законов ( $C_nH_{2n+2}$  или  $C_nH_{2n}$ ), то систему предельных или непредельных углеводов можно выделить однозначно.



**Горчаковский Павел Леонидович** (1920-2008) – отечественный фитоценолог, ботаник, эколог; академик РАН.

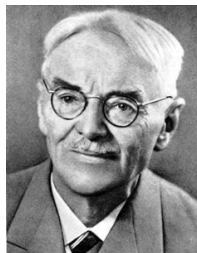


**Рябинина Зинаида Николаевна** (г.р. 1948) – отечественный фитоценолог, ботаник, эколог.

Аналогичные примеры можно найти и в экологических работах. Так, рассматривая классификацию степной растительности Урало-Илекского междуречья **П.Л. Горчаковского** и **З.Н. Рябиной** [1984; Рябина, 2003], построенную на доминантной основе, не трудно увидеть, что сообщества со сходным флористическим составом (*Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa zaleskii*, *Phleum phlejudes*, *Anemone sylvestris* и пр.) и, по-видимому, с достаточно сходным

взаимодействием видов отнесены не только к разным ассоциациям, но и к разным формациям (овсецево-степномятликовая и степномятликово-залесскоковыльковая) по доминированию в сообществе одного или другого вида. В данном случае «доминирование» и выступает в качестве *закона композиции*, что позволяет авторам выделить и ограничить различные системы растительных сообществ. Выбор другого *закона композиции* (например, флористических критериев в духе школы *Браун-Бланке*) даст возможность объединить те же объекты в другую систему.

Таким образом, **знание законов композиции при определении системы играет очень важную роль, особенно для построения теории данного класса систем.** Кстати, формализация законов композиции должна способствовать приданию строгости и корректности при определении «более сильных» отношений между элементами системы по сравнению с другими элементами или системами.



**Браун-Бланке  
Жозья**  
(Josias  
Braun-Blanquet;  
1884-1980) –  
швейцарский,  
французский,  
фитоценолог,  
эколог.

## 2. Что такое «сложная система»?

Сложность экосистем осознавалась исследователями давно [Николис, Пригожин, 1990; Bradbury et al. 1996; Князева, Курдюмов, 2000; Гринченко, 2004; Loehle, 2004; Proctor, Larson, 2005], но только в последние 20-25 лет эта проблема вышла на авансцену современной экологии. При этом сложность рассматривается и описывается (моделируется) совершенно разными способами: с использованием клеточных автоматов [Molofsky, Bever, 2004], иерархических представлений [Allen, Starr, 1982], понятия «господства» [ascendancy; Ulanowicz 1997], представлений об адаптивных системах<sup>1</sup> [Hartvigsen et al., 1998; Ан. Кулагин, 2006; Ильичев, 2009] и пр. Этот интерес связан с тем, что «объектом исследования экологии являются биоценозы – сложные биологические системы. Поэтому основные понятия, положения методы и законы теории сложных систем (системологии) должны учитываться и в эколо-

<sup>1</sup> «Экосистемы и биосфера в целом являются примерами сложных адаптивных систем, в которых макроскопические свойства системы (такие как трофическая структура, отношение разнообразие–продуктивность, мозаичность потока питательных веществ) возникают из взаимодействий между компонентами и могут "возвращаться", оказывая влияние на дальнейшее развитие этих взаимоотношений» [Levin, 1998, p. 431].

гии» [Флейшман, 1978, с. 7], а также с тем, что наблюдается «согласие среди экологов и энвайронменталистов в том, что многие из сегодняшних срочных экологических и природоохранных проблем через пространственно-временные шкалы следует рассматривать как проблемы сложных систем в целом» [Li, 2004, p. 1].

Отмечу также, что **И. Пригожин** уделял проблеме сложности как таковой большое внимание. Предисловие к английскому изданию широко известной книги "Порядок из хаоса" [Пригожин, Стенгерс, 2005, с. 11] начинается словами: «Наше видение природы претерпевает радикальные изменения в сторону множественности, темпоральности и сложности. Долгое время в западной науке доминировала механистическая картина мироздания. Ныне мы сознаем, что живем в плюралистическом мире».



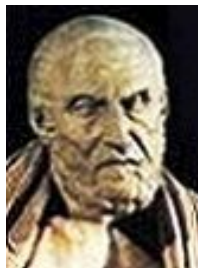
**Пригожин  
Илья [Романович]**  
(Ilya R. Prigogine;  
1917-2003) –  
бельгийский  
химик, физик,  
математик;  
академик АН СССР  
и РАН; лауреат  
Нобелевской  
премии (1977 г.)

ется словами: «Наше видение природы претерпевает радикальные изменения в сторону множественности, темпоральности и сложности. Долгое время в западной науке доминировала механистическая картина мироздания. Ныне мы сознаем, что живем в плюралистическом мире».

Еще один аспект (если угодно, – лингвистический [Proctor, Larson, 2005]) описания сложности в экологии касается метафоричности этих представлений. Действительно, многие понятия (в частности, и в экологии, – такие как «баланс», «устойчивость», «разнообразие», «целостность») воспринимаются как метафоры, способные обогатить научную терминологию. Более того, такая метафора выступает «как необходимый союзник, а не угроза экологическому знанию», что позволяет «обогатить наше контекстное понимание сложности» [Proctor, Larson, 2005, p. 1065]. Попробую продемонстрировать это следующими рассуждениями.

Каждая система определяется некоторой **структурой** (элементы и взаимосвязи между ними) и **поведением** (изменение системы во времени [Флейшман, 1978, 1982; Страшкраба, Гнауик, 1989; Margalef, 1997]). Для системологии они являются такими же фундаментальными понятиями, как пространство и время для физикализма (кстати, для последнего они являются изначально неопределяемыми понятиями). В системологии под **структурой** понимается инвариантная во времени фиксация связей между элементами системы, формализуемая, например, математическим понятием «графа». Под **поведением** системы понимается её функционирование во времени (можно рассматривать как её сукцессию и эволюцию). Различают **неформальную структуру** системы (в качестве элементов фигурируют «первичные» элементы, вплоть до атомов) и **формальную структуру** (в качестве элементов фигурируют системы непосредственно нижестоящего иерархического уровня).

Сложность системы на «структурном уровне» задается числом её элементов и связей между ними. Дать определение «сложности» в этом случае крайне трудно: исследователь сталкивается с так называемым «эффектом кучи», сформулированным еще **Эвбулидом** (один шар – не куча, два шара – не куча, три – не куча, а вот сто шаров – куча, девяносто девять – куча; так, где же граница между «кучей» и «не кучей»? или с какого шара начинается «куча»?). Кроме того, относительность понятия «структура» (деление на формальную и неформальную структуры) заставляет вообще отказаться от него при определении сложности системы. Определить, что такое «сложная система» на «поведенческом уровне» представляется более реалистичным.

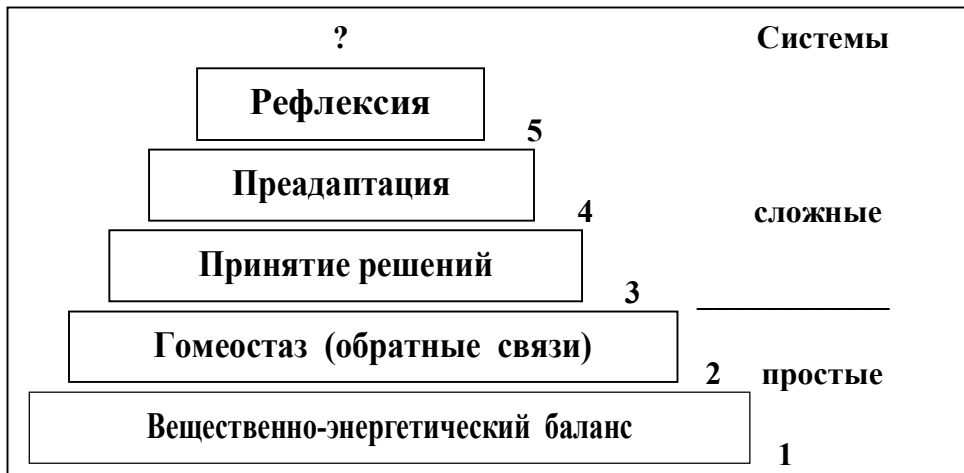


**Эвбулид** (из Милета; [Евбулид], Eὐβουλίδης, Eubulides; IV век до н. э.) – древнегреческий философ-идеалист.



**Флейшман Бенцион Семёнович [Шимонович]** (г.р. 1926) – отечественный, американский математик, системолог.

**Б.С. Флейшман [1978]** предложил *пять принципов усложняющегося поведения систем*, представленных на схеме (рис. 1.1).



**Рис. 1.1.** Принципы усложняющегося поведения систем

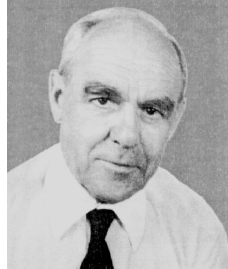
На *первом уровне* находятся системы, сложность поведения которых определяется только *законами сохранения* в рамках вещественно-энергетического баланса (например, камень, лежащий на дороге); *такие системы*

*изучает классическая физика*. Этот самый низкий уровень сложности сохраняется для всех систем, вплоть до систем высших уровней сложности, но уже не является для них определяющим. На *втором уровне* располагаются системы с более сложным поведением. Они тоже состоят из вещества и энергии и для них справедливы законы первого уровня, но их особенностью является наличие обратных связей, что и задает более сложное поведение (примером является кибернетическая «мышь **Шеннона**», способная «находить» путь в лабиринте); *функционирование таких систем изучает кибернетика*. *Принцип гомеостаза* сохраняется для всех систем, более сложных по поведению, чем автоматические системы второго уровня, но он уже не является для них определяющим.

Еще более сложным поведением обладают системы *третьего уровня*: они состоят из вещества и энергии, обладают обратными связями, но для их поведения определяющим является способность «принимать решение», т. е. способность осуществлять некоторый выбор (случайный, оптимальный или иной) из ряда вариантов поведения («стимул – реакция»). Так, **Н.П. Наумов** [1973] показал, что возможен опосредованный через среду обитания обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами, т. е., по существу, обмен информацией. Системы *четвертого уровня* выделяются по способности осуществлять перспективную активность или проявлять опережающую реакцию («реакция – стимул»). Этот тип поведения возникает на уровне биосистем, более сложных, чем простейшие биосистемы, но еще не таких, которые обладают интеллектом. Уровень их сложности должен превосходить уровень сложности среды и они должны обладать достаточно мощной памятью (например, генетической). «Помня» исходы своих взаимодействий со средой до данного момента времени и полагаясь на то, что «завтра будет примерно тоже, что и сегодня», такие биосистемы могут заранее подготовить свою реакцию на возможное будущее воздействие среды. Для особей этот принцип известен как *эффект перспективной активности* [Бернштейн, 1962], для популяций – *эффект преадаптации* [Георгиевский, 1974; Ю. Кулагин, 1974]. В последнем случае хорошим при-



**Шеннон Клод**  
(Claude Elwood Shannon;  
1916-2001) –  
американский  
кибернетик.



**Наумов  
Николай  
Павлович**  
(1902-1982) –  
отечественный  
зоолог, эколог,  
этолог.

мером может служить «колоколовидный» характер распределения численности популяции вдоль некоторого градиента среды: большая часть популяции, близкая к модальному классу, «помнит» о типичных изменениях данного фактора, крайние (малочисленные) классы – о более резких и значительных изменениях. Наконец, высший (на сегодняшний день), **пятый уровень** сложности объединяет системы, связанные поведением интеллектуальных партнеров [Лефевр, 1973, 2003], основанных на рассуждениях типа «он думает, что я думаю» и т. д. (классический пример – шахматная партия и просчет соперниками возможных вариантов её развития). По-видимому, непосредственно к экологии этот тип поведения не имеет отношения, но он становится определяющим при рациональном природопользовании и, особенно, социальных аспектах взаимодействия «Человек – Природа».

**Системы, включающие в себя в качестве хотя бы одной подсистемы решающую систему (поведению которой присущ акт решения), будем называть сложными** (системы 3-5 уровней; *такие системы изучает системология*). Стремление системы достигнуть предпочтительного для нее состояния будем называть *целенаправленным поведением*, а это состояние – её *целью*. Целями обладают лишь сложные системы.

Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число взаимосвязанных качеств [Николис, Пригожин, 1990]. Поэтому аналитические модели отдельных их качеств не адекватны им, а имитационные модели достаточно большой совокупности их качеств весьма сложны и недостаточно общи (в этой ситуации возникает вопрос – *что же тогда можно считать законами системологии и, как следствие, экологии?*).

Сложная (явно не аддитивная) характеристика – «устойчивость» (как подчеркивал **Н.Г. Четаев** [1936, с. 3], «устойчивость, явление принципиально общее, как-то должна, по-видимому, проявляться в основных законах природы») – некоторым образом связана собственно со «сложностью» системы [Левич, 1977; Розенберг, 1986; Краснощек, Розенберг, 1992]. И очень долгое время традиционным среди экологов было мнение, что сложные естественные сообщества более устойчивы, чем простые. Правда, также сравнительно давно, было замечено [D. Goodman, 1975], что эта гипотеза никогда не подтверждалась корректными наблюдениями. Самый простой пример. Измеряя сложность (точнее, разнообразие) экосистемы с помощью информационного показателя, придется принять за максимально устойчивое то сообщество, которое представлено видами, распределенными равномерно (все  $p_i$  равны между собой [Свирижев, Логофет, 1978]). Но как, в таком случае, *корректно измерить саму «сложность»?*



**Четаев  
Николай  
Гурьевич**  
(1902-1959) –  
отечественный  
математик,  
механик;  
чл.-корр.  
АН СССР

Как подчеркивает **В.Д. Фёдоров** [1975, 1977], сложность экосистемы определяется разнообразием элементов и достаточно значимых связей между ними. Иными словами, одна система более сложна, чем другая, если в ней больше элементов-видов и больше число взаимодействий между ними. Один из самых простых показателей сложности был предложен в работах [MacDonald, 1979, 1983; Пых, 1983, с. 34]:

$$IC = S / N.$$

где  $S$  – число достоверных связей в графе взаимодействия,  $N$  – число видов в экосистеме. Выглядит удивительным, но этот индекс, в какой-то степени, инвариантен для естественных экосистем: как показал **Н. Макдональд**<sup>2</sup> [MacDonald, 1979, 1983; Hastings, 1979], анализируя 30 различных экосистем,  $IC \approx 2$ . Можно предположить, что в результате эволюции в естественных экосистемах сложилось вполне определенное соотношение связей между популяциями. Было показано [Пых, 1983, с. 35], что «с математической точки зрения исследование соотношения сложность – устойчивость сводится к задаче, близкой к задаче структурной устойчивости, а именно к рассмотрению вопроса о том, как меняются качественные свойства математической модели при изменении в ней числа связей (что соответствует степени заполненности матрицы взаимодействий) или увеличении числа взаимодействующих популяций (что соответствует увеличению размерности системы)».

И, все-таки, о «сложности» и «простоте», пожалуй, лучше всего сказал Поэт:

*В родстве со всем, что есть, уверясь  
И знаясь с будущим в быту,  
Нельзя не впасть в конце как в ересь  
В неслыханную простоту.  
Но мы пощажены не будем,  
Когда её не утаим.  
Она всего нужнее людям,  
Но сложное понятней им.*

**Борис Пастернак**, «Волны», 1932 г.



**Пастернак Борис Леонидович** (1890-1960) – отечественный поэт, прозаик, переводчик; лауреат Нобелевской премии (1958 г.).



**Фёдоров  
Вадим  
Дмитриевич**  
(г.р. 1934) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог, поэт.

<sup>2</sup> **Макдональд Норман** (Norman MacDonald; г.р. 1934) – британский биофизик, математик (такие «знаковые фигуры» без фотографий, которые не смог найти, я буду указывать в сносках).

### 3. Основной объект экологии

*Концепция экосистем* по Ю. Одуму [1975, 1986] является главенствующей в современной экологии – именно на изучении свойств структуры и динамики экосистем должны быть сконцентрированы усилия экологов. «Успех концепции и термина "экосистема" [Tansley, 1935] обязан двум обстоятельствам. Их появление освободило экологов от давних дискуссий по поводу терминов (биомы, биоценозы, ассоциации и т. д.), показав, что можно обойтись и без них, а понятие уровня организации, оказавшееся весьма полезным, позволило достойно похоронить предмет многих споров о надпопуляционных единицах биоты и границах между ними... Когда область знания претендует на права серьезной науки, то в континууме структур выбирается подходящий уровень рассмотрения. В экологии таким уровнем является экосистема» [Маргалев, 1992, с. 13]. И все-таки, представляет интерес проанализировать некоторые определения природных объектов, которые, по мнению ряда исследователей, могут претендовать на роль основных изучаемых объектов в экологии.

Приведенные в **табл. 1.1** структурные формулы<sup>3</sup> позволяют единообразно представить сравниваемые понятия:  $P_i$  – популяция  $i$ ,  $B$  – биоценоз,  $E$  – экотоп,  $S$  – некоторая область пространства,  $Ph$  – пространство в границах фитоценоза,  $R$  – характеризующие объект потоки энергии и вещества (кстати, существенную роль в организации и экосистемы, и биогеоценоза будут играть и потоки информации) и, наконец,  $\cap$ ,  $\in$ ,  $\rightarrow$ ,  $\cup$  – знаки для описания взаимодействия, принадлежности, характеристики и объединения объектов.

Отсюда легко видеть различия между тремя главными понятиями – **сообщество**, **экосистема** и **биогеоценоз**, – претендующими на роль основного объекта экологии. Ясно, что группа взаимодействующих популяций  $P_i$  будет некоторой подсистемой системы биоценоза и экотопа ( $B \cap E$ ) в одной и той же области  $S$ , т. е. любое сообщество является экосистемой. С другой стороны, например, экосистема «растительное сообщество – среда» по определению не является сообществом; правда, уже на следующей странице (сравни с **табл. 1.1**) читаем [Риклефс, 1979; с. 332]: «меры структуры и функции сообщества – число видов, число трофических уровней, скорости создания первичной продукции, потока энергии и круговорота питательных веществ (*появляется характеристика  $R$*  – Г.Р.) – отражают экологические

<sup>3</sup> Структурные формулы в данном контексте представляют собой символическую запись определений понятий «сообщество», «экосистема», «биогеоценоз» с использованием некоторых математических символов и буквенных обозначений.



Таблица 1.1

## Системы, претендующие на роль основного объекта экологии

Термин	Определение	Структурная формула
Сообщество	Группы взаимодействующих популяций, которые встречаются в одной и той же области. «В сущности, термин "сообщество" можно с успехом использовать для обозначения любой группы взаимодействующих популяций... нужно лишь достаточно четко обозначить границы сообщества» [Риклефс, 1979, с. 331].	$\bigcap P_i \in S$
Экосистема	«Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями» [Одум, 1986, с. 24].	$(B \cap E) \in S$ $\rightarrow R$
Биогеоценоз	«Биокосная открытая система, являющаяся частью биосферы, находящаяся под воздействием внешних по отношению к ней факторов, характеризующаяся свойственным ей взаимодействием слагающих ее биотических (автотрофных, в основном фототрофных, и гетеротрофных организмов) и абиотических компонентов и определенным типом обмена веществом и энергией между ними и компонентами других биокосных и косных систем, границы которой определяются границами свойственного ей фитоценоза» [Работнов, 1983, с. 8].	$(B \cap E) \in Ph$ $\rightarrow R$

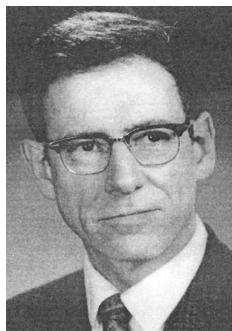
взаимодействия между популяциями, а также между особями и окружающей их физической средой) (вот и экотоп – E!). Таким образом, сообщество по **Р. Риклефсу** становится синонимом экосистемы.

Более последователен в различии сообщества и экосистем **Р. Уиттекер** [1980], чья монография так и называется – "Сообщества и экосистемы". Под сообществом он понимает «живую систему взаимодействующих между

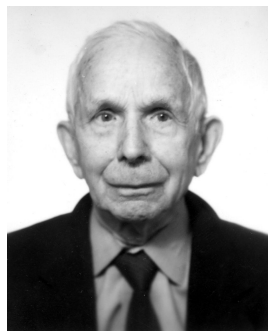
собой видовых популяций» (с. 70), а «градиент среды вкупе с соответствующим градиентом сообществ – это есть градиент экосистемы» (с. 191).



**Риклефс Роберт**  
(Robert E. Ricklefs;  
г.р. 1943) –  
американский  
орнитолог, эколог.



**Уиттекер Роберт**  
(Robert Harding Whittaker;  
1920-1980) –  
американский эколог,  
ботаник, фитоценолог.



**Работнов Тихон  
Александрович**  
(1904-2000) –  
отечественный ботаник,  
популяционный эколог,  
фитоценолог.

Что касается экосистемы и биогеоценоза, то лучше всего привести определение [Лавренко, Дылис 1968, с. 159]: «Биогеоценоз – это экосистема в границах фитоценоза», что полностью соответствует структурным формулам при конкретизации пространства  $S$  площадью фитоценоза  $Ph$ . **Т.А. Работнов** [1979, с. 49] отмечает, что «основное различие между экосистемой и биогеоценозом в том, что экосистема – безразмерное образование, а биогеоценоз – хорологическая единица, имеющая определенные границы». Здесь также легко привести пример экосистемы, которая не является биогеоценозом (например, кабина пилотируемого космического корабля).

Приведенное в **табл. 1.1** определение «биогеоценоза» является уточненным по отношению к исходному понятию, предложенному в 1942 г. **В.Н. Сукачевым**. Приведу еще одно определение, «сужающее» рамки исходного понятия путем уточнения границ биогеоценоза [Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966]: биогеоценоз ограничен не только фитоценозом, но и должен быть однороден по почвенно-геохимическим, микроклиматическим и геоморфологическим параметрам, т. е. среда  $S$  в этом случае задается пересечением однородных участков растительности ( $Ph$ ), почвы ( $So$ ), климата ( $Cl$ ) и геоморфологии ( $G$ ):

$$S = Ph \cap So \cap Cl \cap G .$$



**Сукачѳв  
Владимир  
Николаевич**  
(1902-1982) –  
отечественный  
ботаник,  
геоботаник,  
лесовед,  
эколог;  
академик  
АН СССР.

Естественно, что в этом случае площадь биогеоценоза будет меньше (или, в крайнем случае, равна) площади биогеоценоза по Сукачеву.

В интересной статье "Об экологии всерьёз" **А.Ф. Алимов** [2002, с. 1078] пишет: «Главный объект исследований в экологии – экосистемы

(выделено мной. – Г.Р.). Большинство экологов рассматривают экосистему как локализованную в пространстве и динамичную во времени совокупность совместно обитающих и входящих в сообщества популяций различных организмов и условий их существования, находящихся в закономерной связи между собой и образующих систему взаимобусловленных биотических и абиотических процессов.

В результате взаимодействия организмов между собой и окружающей их средой внутри экосистемы организуются потоки вещества, энергии и информации. Экосистема может быть представлена как разнообразие видов плюс взаимодействие потоков вещества, энергии и информации, последние рассматриваются как организующие и регулирующие».

Но и представления о «сообществах» продолжают развиваться. Так, в обзоре о механизмах организации структуры сообществ **А.М. Гиляров** [2010, с. 386, 387] пишет: «Не прекращались и споры о том, что есть сообщество: простая совокупность особей разных видов, оказавшихся соседями в значительной мере случайно, лишь постольку, поскольку они смогли добраться до данного места и в нем выжить; или это сложная, в высшей степени неслучайным образом организованная система, развивающаяся и реагирующая на внешние воздействия как некая целостность... Вопрос о природе сообщества можно переформулировать и следующим образом: что определяет структуру сообщества (видовой состав, соотношение численностей разных видов) – *взаимодействия видов* (конкурентные, но, возможно, также и мутуалистические), или же – *индивидуальные особенности видов* (выделено автором. – Г.Р.), то, как они ведут себя "сами по себе" вне зависимости от присутствия других видов». Ответ на этот вопрос Гиляров находит вместе с **С. Хаббелом** [Hubbell, 2001] в концепции *нейтральности* (не отсутствие экологических взаимодействий, а их одинаковость для всех особей сообщества).



**Алимов Александр Федорович**  
(г.р. 1933) – отечественный гидробиолог, эколог; академик РАН.



**Гиляров Алексей Меркурьевич**  
(г.р. 1943) – отечественный гидробиолог, эколог.



**Хаббел Стивен**  
(Steven P. Hubbell;  
г.р. 1942) – американский эколог.

Подводя итог этому сравнению, отмечу, что все объекты являются системами взаимодействующих биотических и абиотических компонент и различия наблюдаются лишь в определении их границ в природе. Конкретизация границ экосистемы во многом зависит от целей исследования (вплоть, например, до выделения групп сопряженных видов для анализа их взаимодействия в рамках *моделей Лотки–Вольтерры*). С другой стороны, точное задание границ, например, биогеоценоза, подразумевает разделение непрерывного по своей природе пространства факторов на своеобразные дискретные «соты», что отражает организменные аналогии в противовес современным континуальным представлениям об экологических объектах.

Все это заставляет рассматривать «экосистему» в определении Одум как основной объект экологического исследования. И теоретически, и операционально можно определить только нижнюю границу экосистемы: её масштаб задается основной функцией – биогенным круговоротом вещества, сопровождаемым потоками энергии и информации. Биом (ландшафтная зона) или биосфера в целом выполняют ту же функцию, поэтому верхняя граница экосистемы устанавливается условно. В свою очередь, понятием «экосистема» задается верхняя граница по градиенту объектов экологии: особь – популяция – экосистема (соответственно, **экология как наука подразделяется на аутоэкологию, демэкологию и синэкологию**).

#### 4. Простые и сложные свойства экосистем

Важное следствие системного подхода к изучению экологических феноменов – различение простых и сложных свойств экосистем. В системологии под *целостными (сложными) параметрами* понимают такие характеристики, которые присущи целой системе, но либо отсутствуют у составляющих ее элементов, либо имеются и у элементов, и у системы в целом, но не выводимы для последней из знания их для элементов. Это и есть **принцип эмерджентности** (см.: [Реймерс, 1990]), важную роль которого в экологии особо подчеркивает Ю. Одум [1986, с. 17]: «принцип не сводимости свойств



**Лотка Альфред**  
(Alfred James Lotka;  
1880-1949) –  
американский  
биофизик,  
эколог.



**Вольтерра Вито**  
(Vito Volterra;  
1860-1940) –  
итальянский  
математик;  
почетный  
академик  
АН СССР.

целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов». К сожалению, собственно сложные параметры экосистем анализируются не часто – исключение составляет анализ устойчивости (см. обзор: [Свирижев, Логофет, 1978]) и живучести экосистем [Флейшман, 1966, 1982; Крапивин, 1978]. Основное внимание экологов сконцентрировано на энергетических аспектах функционирования экосистем.

Важнейшим свойством организмов и экосистем в целом является их способность создавать и наращивать органическое вещество, которое называется *продукцией*. Все живое вещество, содержащееся в экосистеме вне зависимости от того, за какой период оно накоплено, называется *биомассой*. Образование продукции в единицу времени на единице площади или в единице объема называется *продуктивностью* экосистем. Под *первичной продуктивностью* экосистемы понимается скорость, с которой солнечная энергия усваивается продуцентами, в основном зелеными растениями, накапливаясь в форме органических веществ. Таким образом, с химической точки зрения процесс фотосинтеза состоит именно в связывании энергии солнечного света в биоорганике. В качестве исходного строительного материала используется обычно углекислый газ и вода. Первичная продукция может создаваться также хемосинтезирующими бактериями. Эти реакции могут идти в полной темноте, так как в качестве источника энергии выступает не солнечный свет, а реакции окисления простых неорганических соединений (например, сульфида или аммиака); доля такой продукции в биосфере Земли по сегодняшним данным незначительна. Следует различать *валовую первичную продуктивность*, под которой понимают общую скорость фотосинтеза, и *чистую первичную продуктивность*, которая отличается от валовой на величину энергии, затрачиваемой растениями в единицу времени на поддержание собственных процессов жизнедеятельности (дыхание, опад листьев, сучьев, коры и т. п.). Именно чистая первичная продукция доступна для питания консументам (животным). Однако они потребляют не всю эту продукцию, а только ее часть. Оставшуюся же часть накопленного в единицу времени органического вещества, не потребленную консументами, называют *чистой продукцией* сообщества. Скорость накопления энергии консументами называется *вторичной продуктивностью*. Поскольку консументы лишь используют ранее созданные автотрофами питательные вещества, вторичная продукция по смыслу является не столько продукцией, сколько *ассимиляцией*.

Этот небольшой экскурс в «энергетику экосистем» должен продемонстрировать как его традиционность, так и важность для экологии. При этом энергетический подход сводится к детализации физических законов сохране-

ния вещества и энергии в форме балансовых соотношений<sup>4</sup>, т. е. в *аддитивной форме*, и, следовательно, служит для характеристики **простых свойств сложных систем** (совокупные свойства). Для этих целей действительно плодотворным является язык, например, дифференциальных уравнений, с помощью которого в основном и создаются многочисленные математические модели экосистем [Белолипецкий, Дулов, 1987]<sup>5</sup>. Для построения теории простых параметров такой подход является не только необходимым, но и достаточным, а вот для исследования сложных параметров такие рассмотрения, будучи необходимыми, явно недостаточны. Так, например, биомассу некоторого растительного сообщества (простое, совокупное свойство) можно узнать путем взвешивания и суммирования веса каждого растения. Однако [Куркин, 1977], знание биологической продуктивности, хотя и представляет известный интерес, не содержит полной информации об интегральных качествах (например, замкнутости или целостности растительного сообщества). Таким образом, в противоположность оценке вещественно-энергетических параметров (простых характеристик экосистем) системный подход ориентирует на исследование сложных (функциональных) характеристик.

С этих позиций проясняется роль теоретических построений в экологии. **Законы теоретической экологии должны быть направлены на вскрытие именно отношений между экосистемами и слагающими их компонентами, с одной стороны, и их целостными характеристиками – с другой.** Иными словами, должны быть получены ответы на такие вопросы:

<sup>4</sup> Впервые закон сохранения **М.В. Ломоносов** формулирует в письме к **Л. Эйлеру** от 5 июля 1748 г.: «Но все изменения, совершающиеся в природе, происходят таким образом, что сколько к чему прибавилось, столько же отнимается от другого. Так, сколько к одному телу прибавится вещества, столько же отнимется от другого... Этот закон природы является настолько всеобщим, что простирается и на правила движения...» [Ломоносов, 1950, с. 159].



**Ломоносов  
Михайло [Михаил]  
Васильевич**  
(1711-1765) –  
отечественный  
естествоиспытатель,  
историк, художник,  
поэт, просветитель;  
академик Петербургской  
академии наук и  
Императорской  
Академии наук и  
художеств.

**Эйлер Леонард**  
(Leonhard Euler;  
1707-1783) –  
немецкий,  
отечественный  
математик;  
академик  
Петербургской  
академии наук и  
Императорской  
Академии наук  
и художеств.



<sup>5</sup> Кстати, в этой же работе [Белолипецкий, Дулов, 1987, с. 9] есть и такая сентенция: «закон сохранения – это схема рассуждения, а не конкретный математический аппарат».

какие экосистемы обладают теми или иными целостными характеристиками и какие целостные свойства присущи экологическим объектам (например, для растительного сообщества такими целостными характеристиками будут устойчивость, сложность, непрерывность, а такая характеристика, как замкнутость, имеется у фитоценоза и отсутствует у пионерной группировки). Наконец, множество отношений между экологическими объектами определяет многообразие экологических явлений и процессов (например, непрерывный характер изменения растительности в пространстве и во времени).

Таким образом, роль системного подхода в создании экологической теории сводится к заданию «полного списка» экосистем (множество I), их целостных характеристик (множество II) и построению формализованных отношений (законов) как между этими двумя множествами, так и между элементами первого из них. Сложные системы, в отличие от простых имеют большое число взаимосвязанных качеств, и потому сама категория «закона» для системологии отличается от таковой для теории простых систем. Прежде чем рассмотреть эти различия сформулируем основные принципы системологии на содержательном уровне.

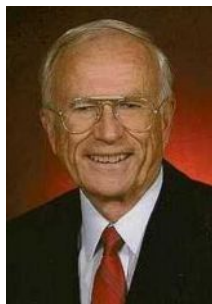
Еще раз подчеркну, что излагаемые мной представления о *системной экологии*, – не единственны. Приведу в качестве примера теоретические рассуждения **С. Йоргенсена**, **Б. Фата**, **Р. Улановича** и их последователей [Jørgensen, Mejer, 1977, 1979; Jørgensen, 1997, 2006; Ulanowicz, 1997; Fath et al., 2004; Jørgensen, Svirezhev, 2004; Ulanowicz et al., 2006; Jørgensen et al.,



**Йоргенсен Свен**  
(Sven Erik Jørgensen; г.р. 1934) – датский химик, эколог.



**Фат Брайан**  
(Brian D. Fath; г.р. 1968) – американский эколог.



**Уланович Роберт**  
(Robert [Bob] Edward Ulanowicz; г.р. 1943) – американский эколог, философ.

2007]. В основе этих построений лежат термодинамические принципы [Jørgensen, Svirezhev, 2004; Зилов, 2004б, 2006б, 2010; Jørgensen, Nielsen, 2007] и понятие «эко-эксэргии» (эксэргия: от греч. *ek, ex* – приставка, означающая высокую степень, и *ergon* – работа; максимальная работа, которую



может совершить термодинамическая система при переходе из данного состояния в состояние равновесия с окружающей средой [Энергия и эксэргия, 1968]). Эксэргия хорошо обоснована теоретически (в термодинамике и теории информации) и относительно просто рассчитывается. В экологическом контексте, «новые перспективы системной экологии» основываются на следующих свойствах экосистем [Jørgensen et al., 2007]: открытости, комплексности, динамичности, направленности (*directionality*; целеустремленности?), связности, нелинейности (и хаотичности) ответов на воздействия и пр. Авторы подробно обсуждают все «за» и «против» применения этих свойств, прежде всего, для экологического управления и оценки здоровья экосистем.

Применение эко-эксэргии в качестве целевой функции для оценки тех или иных воздействий, основано на её свойстве уменьшаться при любых необратимых процессах в системе [Кафаров и др., 1988]. Именно это свойство использовал **Е.А. Зилов** [2006б] при сопоставлении величин эксэргии для района сброса сточных вод Байкальского ЦБК и фоновый (чистого) района. Анализ результатов расчетов изменений эксэргии свидетельствует о том, что она вполне способна выступать в качестве индикатора здоровья экосистем. Существенное снижение структурной эксэргии определенно указывает на негативные изменения водной экосистемы [Зилов, 2006б, 2010].

Усилиями Йоргенсена [Jørgensen, 2006], эко-эксэргия «расширяет» сферу своего применения и её предлагается использовать для оценки устойчивости в «экономическом контексте». «Я верю, что эта книга свидетельствует о том, что эко-эксэргия – полезная концепция для оценки устойчивости или "здоровья" системы, независимо от того, создана ли она природой или сделана человеком. Я надеюсь, что внедрение эко-эксэргии будет способствовать повышению эффективности нашей экологической политики или стратегии. Однако важно проверить приложение есо-эксэргии в качестве эколого-экономической концепции на гораздо более широком материале, перед окончательной рекомендацией её в качестве общего индекса устойчивости эколого-экономической системы» [Jørgensen, 2006, p. XI-XII].

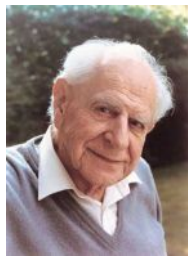
Наконец, несколько слов следует сказать о монографии Р. Улановича "Экология: перспектива всемогущества" [Ulanowicz, 1997]. Автор подробно рассматривает соотношение «причинности» и «случайности» применительно к «экологическому миру». Философской «доминантой», если угодно, у Улановича становится понятие «сингулярности» (от лат. *singularis* – единственный; единичность существа, события, явления). Он подчеркивает, что «хотя каждое единичное событие само по себе уникально, отдельные редкие события происходят вокруг нас постоянно... Большинство этих событий происхо-



**Зилов  
Евгений  
Анатольевич**  
(г.р. 1963) –  
отечественный  
гидробиолог.



дит, не оставляя следа, и не вызывает ощущения причинности по реакции системы. Однако сравнительно редко, подобное единичное событие может привести к существенным изменениям её функций... Такое событие становится частью истории системы и коренным образом может изменить её структуру» [<http://www.mdsg.umd.edu/CQ/V04N3/side4/>]. Напомню, что сходные представления о «значимости» тех или иных экологических факторов



**Поппер Карл**  
(Sir Karl Raimund Popper; 1902-1994) – австрийский, британский философ, социолог.

(омnipotentность факторов [англ. *omnipotence* – всемогущий; Налимов, 1983; Брусиловский, 1987]; об этом подробнее я говорю далее в главе 6, раздел 1) высказывались ранее. Более того, **К. Поппер** [1983, 2004] такого рода случайные вмешательства в природные процессы называл контекстно-зависимые «наклонности» (*context-dependent «propensities»*).

Таким образом, по мнению Улановича, «сингулярные и всемогущие факторы» открывают совершенно новые перспективы в построении системной и теоретической экологии.

## 5. Основные принципы системологии

Главные принципы современного естествознания (естественнонаучный метод познания), можно свести в **табл. 1.2**. Применительно к построению принципов, под «допущениями» я понимаю некоторые постулаты (недоказуемые утверждения, предположения), на основании которых сформулирован принцип, а под «предпосылками» – (условия), которые способствовали введению принципа.

Среди принципов системологии также можно выделить несколько основных [Fleishman, 1976; Флейшман и др., 1982; Розенберг, 1984].

**Принцип иерархической организации** [Флейшман, 1978, 1982] (или *принцип интегративных уровней* [Одум, 1975] или *уровней интеграции* [Гринченко, 2004]): позволяет соподчинить друг другу как естественные, так и искусственные системы (см. **рис. 1.2**). Данная схема достаточно условна (например, такой объект, как почва, должен рассматриваться как объединение объектов иерархий **A**, **B** и **C**, а промыслово-хозяйственные системы – как объединение объектов иерархий **C**, **D** и **E**). Несмотря на это, принцип иерархической организации оказывается весьма полезным при изучении сложных систем (ниже будет рассмотрен еще один, связанный с этим принцип, – *принцип рекуррентного объяснения*) – в первую очередь, он указывает и на множественность языков математического описания (моделирования) этих уровней [Гринченко, 2000, 2004; Тропп и др., 2002б].

На примере этого принципа также хорошо иллюстрируются **отказ от редукционизма как методологии изучения сложных систем и возможность использования редукции как метода** (схема иерархической организации мира основана на редукции; более подробно соотношение редукционизма и холистизма рассмотрено ниже в разд. 7 этой главы).

**Принцип несовместимости Л. Заде** [1974]: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем менее определены наши суждения о ее поведении. Иными словами, сложность системы и точность, с которой её можно анализировать, связаны обратной зависимостью: «исследователь постоянно находится между Сциллой усложненности и Харибдой недостоверности. С одной стороны, построенная им модель должна быть простой в математическом отношении, чтобы её можно было исследовать имеющимися средствами. С другой стороны, в результате всех упрощений она не должна утратить и "рациональное зерно", существо проблемы» [Самарский, 1979, с. 28]).



**Заде  
Лотфи  
Али Аскер**  
(Lotfi Ali  
Asker Zadeh;  
г.р. 1921) –  
американский  
математик.

Примерно тот же смысл принципа несовместимости находим и в, так называемой, «основной теореме» [Гастев, 1975, с. 101-102]: «поэтому мы рискуем присвоить этой теореме (*теорема о гомоморфизмах*. – Г.Р.)... торжественное наименование "Основной теоремы". Пользуясь лингвистической

Таблица 1.2

### Главные принципы современного естествознания

Принципы	Содержание принципа	Допущения и постулаты, на основании которых сформулирован принцип	Предпосылки принципа
1	2	3	4
Опора на эмпирические факты	Научное знание основано на эмпирических фактах, опирается на них при выводе и/или подтверждается ими.	<ul style="list-style-type: none"> <li>научное познание, опирающееся на эмпирические факты, более эффективно, чем познание без опоры на них.</li> </ul>	Наука нуждается в основаниях «научности», нуждается в кирпичиках, из которых будет построено здание научного знания (англ. <i>seeing is believing</i> [увидеть – значит, поверить]).

1	2	3	4
Рациональность	Мир рационально (непротиворечиво) устроен, и человеческий разум в состоянии постичь законы мироздания.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• все явления в мире можно не противоречиво описать;</li> <li>• логическая конструкция, которая способна эти явления не противоречиво описать, может быть создана человеческим разумом [Аллахвердов, 2003, с. 237].</li> </ul>	Естественнонаучная картина мира строится в строгом соответствии с законами логики, а потому не предположить логическую обоснованность всех явлений мироздания было бы, по меньшей мере... не логично [Рыбаков, Покрышкин, 2005].
Редукция	Объяснять неизвестное посредством сведения к хорошо изученному.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• принцип формулируется как вытекающий из объективного описания законов природы (принцип детерминизма: все явления в мире имеют причины);</li> <li>• и познающего сознания (принцип познаваемости: эти причины в принципе постижимы) [Аллахвердов, 2003, с. 238].</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• стремление выделиться «эталон научности»;</li> <li>• некий стандарт, к которому следует подтянуть все области познания;</li> <li>• потребность в «незыблемых и окончательных» (на данный момент) постулатах (аксиомах), на кои могут опереться все прочие основания и причины.</li> </ul> <p>Естественнонаучная картина мира становится тождественной с мифологической: пространство теорий (земля) покоится на причинах и законах (слоны и черепаха), кои в свою очередь плавают в океане постулатов и аксиом... [Рыбаков, Покрышкин, 2005].</p>

1	2	3	4
Простота	"Не следует делать посредством большего то, что можно достичь посредством меньшего" (У. Оккам).	<ul style="list-style-type: none"> <li>• интуитивное представление о том, что законов природы намного меньше и они проще, чем объясняемые с их помощью явления.</li> <li>• интуитивное убеждение в том, что «правильная» теория проста.</li> </ul>	Для науки всегда было свойственно существование множества теорий, объясняющих одни и те же явления. Возникает необходимость в приемлемом критерии для выбора теории «первой среди равных» [Рыбаков, Покрышкин, 2005].
Идеализация	Выявить (выделить) существенное в чистом виде и отбросить несущественное, которым можно пренебречь.	Собственно предположение о возможности выявить существенное и отбросить несущественное и являются теми допущениями, на основании которых вводится данный принцип.	Невозможность: <ul style="list-style-type: none"> <li>• создания теории об индивидуальных объектах (необходимость обобщений);</li> <li>• включить в логическую конструкцию теории абсолютно все составляющие объектов, изучением которых теория призвана заниматься.</li> </ul> Своего рода, аналог экологического <i>принципа Либиха–Шелфорда</i> для теоретического знания.
Независимая проверяемость	Предлагаемые теории (гипотезы) должны подтверждаться эмпирическими данными, отличными от тех, на основании которых предложены.		Хотелось бы сохранить теории «подающие надежды» на истинность, но имеющие внутренние противоречия, но не превращать науку в «демократическое общество свободных от обоснования теорий» [Рыбаков, Покрышкин, 2005].

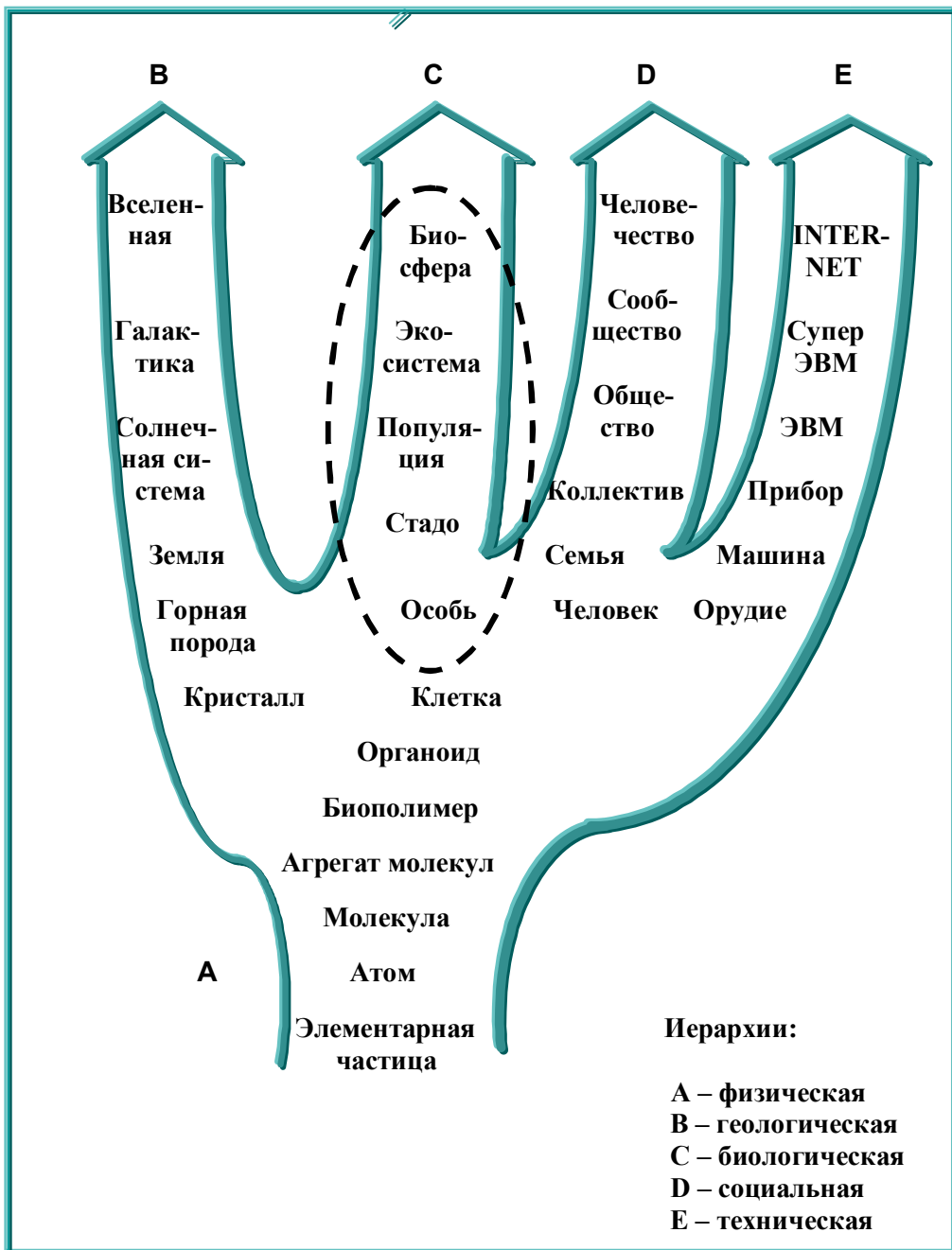
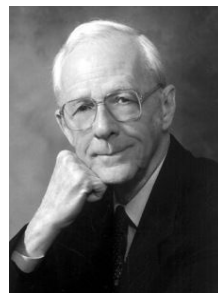


Рис. 1.2. Иерархическая организация систем (пунктиром отмечена часть биологической иерархии, исследуемая экологией).

терминологией, эту основную теорему можно выразить следующим образом: *Точность любого описания – это точность соглашения о неразличении отождествляемого...* (выделено автором. – Г.Р.). Конечно, термин "Основная теорема" употреблен выше если и всерьез, то с достаточно ясным пониманием вкладываемой в него меры условности».

**Принцип контринтуитивного поведения Д. Форрестера** [1977]: дать удовлетворительный прогноз поведения сложной системы на достаточно большом промежутке времени, опираясь только на собственный опыт и интуицию, практически невозможно. Это связано с тем, что наша интуиция «воспитана» на общении с простыми системами, где связи элементов практически всегда удается проследить. Контринтуитивность поведения сложной системы состоит в том, что она реагирует на воздействие совсем иным образом, чем это нами интуитивно ожидалось.

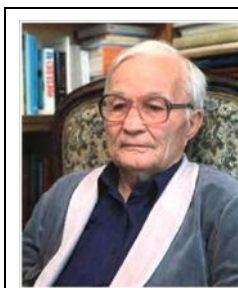


**Форрестер  
Джей**  
(Jay Wright Forrester;  
г.р. 1918) –  
американский  
математик.

Остальные принципы относятся к моделям сложных систем и составляют, собственно, основу *конструктивной системологии*.

**Принцип множественности моделей В.В. Налимова** [1971]: для объяснения и предсказания структуры и (или) поведения сложной системы возможно построение нескольких моделей, имеющих одинаковое право на существование (более подробно этот принцип обсуждается далее в разделе 6 этой главы).

Проиллюстрируем этот принцип примерами. Первый из них [Гиляров, 1990, с. 18-19] демонстрирует *различие механизмов явления*, которые могут быть положены в основу построения моделей. На вопрос, почему соловей (*Luscinia luscinia*), как и большинство других насекомоядных птиц, гнездящихся в умеренной зоне, осенью улетает на юг, можно дать четыре (не исключающих друг друга) ответа:



**Налимов  
Василий  
Васильевич**  
(1910-1997) –  
отечественный  
математик,  
философ.

потому что не способен найти зимой достаточного для своего пропитания количества насекомых (условно назовем такой ответ *экологическим*);  
потому что такие же перелеты совершали его предки или миграционное поведение этих птиц есть результат заложенной в них генетической программы (*генетический* ответ);

потому что такие же перелеты совершали его предки или миграционное поведение этих птиц есть результат заложенной в них генетической программы (*генетический* ответ);

- организм соловья реагирует на сокращение светлого времени суток рядом физиологических изменений, в результате чего возникает предмиграционное беспокойство и готовность к началу перелета (*физиолого-генетический* ответ);
- отлет соловьев в данной местности и в конкретный год начинается потому, что резкое похолодание накануне стимулировало дополнительное повышение миграционной активности (*физиолого-экологический* ответ).

Каждому из этих механизмов можно поставить в соответствие определенную модель и тогда один процесс (отлет соловьев на юг) будет описан несколькими моделями.

Второй и третий примеры заимствованы из работ [Брусиловский, 1985, 1987]. Динамика и прогноз среднегодовой численности водорослей *Melosira baicalensis* в оз. Байкал описываются (*различие методов моделирования*):

- разными типами имитационных моделей [Израэль и др., 1976; Домбровский и др., 1979; Меншуткин и др., 1981; Ащепкова, Кузеванова, 1983; Зилов, 2004];
- самоорганизующейся моделью метода группового учета аргументов [Ивахненко и др., 1980; Брусиловский, 1987];
- с помощью эволюционного моделирования [Брусиловский, 1986];
- с помощью процедуры «модельного штурма» [Брусиловский, Розенберг, 1983].

Третий пример демонстрирует *различие целей моделирования* одного и того же экологического процесса. Пусть имеет место динамика численности популяции некоторого грызуна (например, обыкновенной полевки *Microtus arvalis*). Эта динамика представляет интерес для разных специалистов, которые при построении моделей будут пользоваться различной, как априорной, так и апостериорной, информацией:

- фундаментальные исследования академического ученого, направленные на вскрытие генетико-экологических механизмов динамики популяции (полевка – традиционный объект таких работ);
- исследования специалистов сельского хозяйства, для которых популяция грызунов является вредителем зерновых культур и с помощью моделирования необходимо предсказать вспышки численности популяции и дать рекомендации по проведению защитных мероприятий;
- исследования специалистов-гигиенистов, для которых популяция грызунов является возможным источником возникновения эпизоотий.

Таким образом, для достижения этих целей можно построить множество различных моделей (различных как по используемой информации, так и по методам построения); например, имитационную [Жигальский, 1984], вер-

бальную [Груздев, 1980; Симак, 1995], статистическую методом главных компонент [Ефимов, Галактионов, 1983] и др.

**Принцип осуществимости Б.С. Флейшмана** [1978, 1982]: позволяет отличить модели сложных систем от обычных математических моделей. Математические модели требуют только указания необходимых и достаточных условий существования решения (логическая непротиворечивость: *что есть на самом деле?*). Модели конструктивной математики дополнительно к этому требуют указания алгоритма нахождения этого решения (например, путем полного перебора всех возможных ситуаций; *как надо это сделать?*). Системология рассматривает только те модели, для которых этот алгоритм осуществим, т. е. решение может быть найдено с заданной вероятностью  $p_0$  за время  $t_0$  ( $p_0, t_0$ -осуществимость; преодоление сложности или ответ на вопрос: *что мы можем сделать?*). Иными словами, принцип осуществимости может быть сформулирован следующим образом: *мы не надеемся на везение и у нас мало времени.*

**Принцип формирования законов:** постулируются осуществимые модели, а из них в виде теорем выводятся законы сложных систем. При этом законы касаются имеющих место или будущих естественных и искусственных систем. Они могут объяснить структуру и поведение первых и индуцировать построение вторых. Таким образом, **законы системологии носят дедуктивный характер, и никакие реальные явления не могут опровергнуть или подтвердить их справедливость.** Последнее утверждение следует понимать так [Флейшман, 1982, с. 21]: несоответствие между экспериментом над реальной сложной системой и законом может свидетельствовать лишь о несоответствии реальной системы тому классу осуществимых моделей, для которых выведен закон; с другой стороны, соответствие эксперимента закону никак не связано с его подтверждением (он в этом не нуждается, будучи дедуктивным) и позволяет «оставаться» исследователю в рамках принятых при выводе закона допущений и гипотез.

**Принцип рекуррентного объяснения:** свойства систем данного уровня иерархической организации мира выводятся в виде теорем (объясняются), исходя из постулируемых свойств элементов этой системы (т. е. систем непосредственно нижестоящего уровня иерархии) и связей между ними. Например, для вывода свойств экосистемы (биоценоза) постулируются свойства и связи популяций, для вывода свойств популяций – свойства и связи особей и т. д.

Особенности этого принципа системологии хорошо иллюстрирует цитата из работы ярко «физикалистского плана» **В.В. Алексеева** [1978, с. 21-22]: «Между тем проблема физического истолкования процесса эволюции, хотя к ней привлечено внимание многих крупных ученых, до сих пор



остается загадкой. Основное явление, которое требует такого истолкования, – естественный отбор. *Необходимо интерпретировать его в точных молекулярных терминах, то есть в конечном счете на языке квантовой механики (выделено мной. – Г.Р.)».*



**Алексеев Вячеслав Викторович** (1940-2007) – отечественный математик, биофизик.

**Оккам Уильям** (William Ockham [Ossam]; ок. 1285-1349) – британский философ-схоласт, теолог.



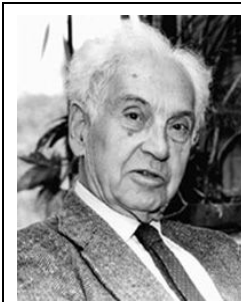
**Принцип минимаксного построения моделей:** теория должна состоять из простых моделей (min) систем нарастающей сложности (max). Другими словами, формальная сложность модели (например, число описывающих её уравнений) не должна соответствовать неформальной сложности системы (*принципы усложняющегося поведения*; см. выше раздел 2). Отсюда следует, что грубая модель динамики экосистемы может оказаться проще более точной модели более простой системы (например, модель энергетического баланса особи [Ханин, Дорфман, 1975]). Этот принцип рассматривается как своеобразный аналог *принципа «бритвы Оккама»*<sup>6</sup> (см. выше табл. 1.2 [Mole, 2003]).

## 6. Объяснение и прогнозирование в экологии

Любая естественнонаучная теория выполняет несколько функций [Бурков, Крапивин, 2009, с. 26], среди которых наиболее важными являются функции *объяснения* и *предсказания* наблюдаемых феноменов в исследуемом классе систем. При этом соотношение объяснения и прогнозирования при системном исследовании сложных экологических объектов практически всегда вызывает дискуссии (см., например [Еськов, 2004]) и часто недопонимается экологами-практиками. Аналитическим моделям «приписываются» функции прогнозирования, а имитационным – объяснения. В этом контексте

<sup>6</sup> Принцип «бритвы Оккама», известный в науке так же, как принцип бережливости, принцип простоты или принцип лаконичности мышления был сформулирован в XIV в. английским философом У. Оккамом в следующем виде: *frustra fit plura, quod fieri potest pauciora* – не следует делать посредством большего то, что можно достичь посредством меньшего.

очень симптоматично высказывание **Э. Майра** [1970, с. 54]: «Теория может предсказывать в той же степени, в какой она может описывать или объяснять». Это утверждение ясно свидетельствует о том, что его автор – физик, ибо ни один биолог не отважился бы на такое заявление... Один из самых существенных вкладов эволюционной теории в философию состоял в том, что она продемонстрировала независимость объяснения от предсказания». Поэтому вкратце рассмотрим функции объяснения и предсказания при анализе сложных систем.



**Майр Эрнст**  
(Ernst Walter Mayr;  
1904–2005) –  
немецкий,  
американский  
зоолог,  
биолог-  
эволюционист.

При исследовании простых систем (например, в классической физике) функции объяснения и предсказания совмещаются в рамках одного закона. Так, одним из явлений, которые получили объяснение в законе всемирного тяготения **И. Ньютона**, было явление приливов и отливов на Земле, а предсказанием – анализ движения Луны, связанный с падением тел на Землю.

**Для сложных свойств сложных систем нельзя ожидать аналогичного успеха: одна модель (один закон) будет не в состоянии одновременно удовлетворительно выполнять как объяснительную, так и предсказательную функции** [Флейшман, 1982; Розенберг, 1984]. Иллюстрацией этому положению может служить следующий пример.



**Ньютон**  
**Исаак**  
(Isaac  
Newton;  
1643–1727) –  
британский  
математик,  
физик,  
алхимик,  
историк.

**Э. Ной-Меир** [Noy-Meir, 1975] построил простую аналитическую модель сезонного роста общей фитомассы растительного сообщества, используемого в качестве пастбища:

$$dy/dt = G(y) - C(y) ,$$

где  $dy/dt$  – скорость накопления фитомассы  $y$ ;  $G(y)$  – скорость роста этой фитомассы (описывается логистической кривой);  $C(y)$  – скорость ее поедания консументами (задается *функцией с насыщением Михаэлиса–Ментен*). Таким образом, эта модель представляет собой простое балансовое соотношение, и её анализ позволяет объяснить ряд наблюдаемых эффектов (например, поедаемость фитомассы только до некоторых пределов, влияние плотности животных на пастбище на устойчивость этой системы и пр.). Модель очень проста и позволяет легко проследить причинно-следственные связи

элементов системы, т. е. получить удовлетворительное объяснение её функционирования через малое число достаточно правдоподобных гипотез.



**Ной-Меир Эммануил**  
(Immanuel Noy-Meir;  
1941-2009) –  
израильский  
фитоценолог, эколог.



**Михаэлис Леонор**  
(Leonor Michaelis;  
1875-1949) – немецкий,  
американский  
биохимик, биофизик.



**Ментен Май**  
(Maud Leonora Menten;  
1879-1960) –  
канадский врач.

Прогностические способности модели Ной-Меира, даже при весьма точном определении ее коэффициентов (хотя среди них есть такие, «подобраться» к которым очень сложно – например, максимальная скорость потребления фитомассы животными), будут низкими. Очевидность этого вытекает из факта сознательного упрощения данной экосистемы с тем, чтобы объяснить взаимодействие в подсистеме «растительное сообщество – травоядные животные» (не учитывается влияние на растительность факторов окружающей среды, погодных условий, хозяйственной деятельности человека и т. д.). Учет новых факторов значительно усложнит модель и переведет её в ранг имитации (см., в частности, имитационную модель растительности, используемой под пастбище [Goodall, 1967]), которая обладает хорошей прогностической способностью, но по которой сложно (или даже невозможно) проследить причинно-следственные связи с целью объяснения в силу сложности самой модели.

Процесс объяснения заключается в том, что некоторые явления или свойства сложных систем (известные или вновь открытые) пытаются подвести под заранее установленные и принятые в данной теории законы и гипотезы (*дедуктивное объяснение*). Если это не удастся, то необходимо либо дополнять существующую теорию новым законом или гипотезой, либо отказаться от этой теории и строить другую. Кроме дедуктивного объяснения выделяют методы *индуктивного объяснения*, связанные с выдвижением статистических гипотез и получением статистических описаний для объясняемого

явления. В этот класс следует отнести методы *экстраполяции*, *адаптивных оценок* и *аналогий*. Каждый из этих подходов имеет свои субъективные особенности. Так, например, главным моментом при использовании метода аналогий выступает сам подбор объекта-аналога (сходная или близкая структурно-функциональная организация объекта и, соответственно, сходная реакция на внешние воздействия; в частности, **Ю.З. Кулагин** [1974] предлагал приравнивать сольфатарные поля вулканов промышленным площадкам, каменистые горные крутосклоны и осыпи – отвалам горнорудной промышленности и пр.). Таким образом, объяснение по аналогии рассматривается как вероятностное, что и определяет его принадлежность классу индуктивных объяснений.

Методы предсказания также делятся на *дедуктивные* (в количественном прогнозировании это – имитационные модели) и *индуктивные* (классический регрессионный анализ и методы самоорганизации; подробнее см.: [Розенберг, 1984]). Было также показано сходство структур процессов объяснения и предсказания (как дедуктивных, так и индуктивных). Различия этих процессов заключаются в том, что предсказание имеет «положительную» направленность во времени (относится к настоящему или будущему), а объяснение – «отрицательную» (к настоящему или прошлому). Так, если мы находимся на средней стадии сукцессии растительности, то можем объяснить, как этот процесс происходил в прошлом и предсказать его пути в будущем, используя соответствующие модели динамики растительных сообществ. Отсюда следует, что объяснение сопряжено с логическим анализом уже накопленного эмпирического материала, в то время как предсказание зависит не только от логических (или иных) процедур прогнозирования, но и от способов получения новой эмпирической информации.

Разделение функций объяснения и прогнозирования для сложных систем в рамках, как минимум, двух моделей сводит на нет всю дискуссию о примате простоты или сложности в экологии. Для объяснения необходимы простые модели, и здесь, по меткому выражению **У.Р. Эшби** [1966, с. 177], «в будущем теоретик систем должен стать экспертом по упрощению». Что касается экологического прогнозирования, то сложность модели для сложных объектов принципиально необхо-



**Кулагин  
Юрий  
Захарович**  
(1929-1983) –  
отечественный  
ботаник,  
лесовед,  
эколог.



**Эшби  
Уильям  
Росс**  
(William  
Ross  
Ashby;  
1903-1972) –  
американский  
математик,  
кибернетик.

дима, правда, «переусложнение модели также вредно для результата моделирования, как и её недоусложнение» [Ивахненко, 1980, с. 17].

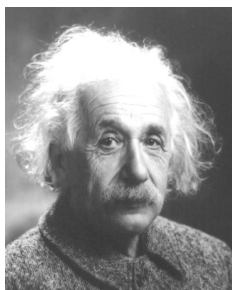
## 7. О редукционизме и холистизме в экологии

Успехи современной физики повлекли не только проникновение в биологию физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и определенное «навязывание» физического «образа мышления» при постановке и решении различных биологических задач. При этом забывалось, что физический научный метод – наблюдение, размышление и опыт – применялся к анализу *простых свойств* исследуемых систем.

**А. Эйнштейн** [1965, с. 9] писал: «физик вынужден сильнее ограничивать свой предмет, довольствуясь изображением наиболее простых, доступных нашему опыту явлений, тогда как все сложные явления не могут быть воссозданы человеческим умом с той точностью и последовательностью, которые необходимы физику-теоретику. Высшая аккуратность, ясность и уверенность – за счет полноты. Но какую прелесть может иметь охват такого небольшого среза природы, если наиболее тонкое и сложное малодушно и боязливо оставляется в стороне? Заслуживает ли результат столь скромного занятия гордого названия "картины мира"?».

Несмотря на это, один из основных принципов физического научного метода – редукция – широко используется в биологии. **А.А. Любищев** [1977] различал три основных типа редукционизма в биологии:

- *молекулярно-биологический* (принцип исследования, состоящий в сведении сложного к совокупности или сумме его частей, при изучении которых получают сведения и о свойствах исходного целого [Rosenberg, 2006]);
- *иерархический* (возможность интерпретации явлений высших уровней биологической иерархии на языке молекулярных моделей);
- *эволюционный* (сведение всей социальной эволюции к биологической).



**Эйнштейн Альберт**  
(Albert Einstein, 1879-1955) – немецкий физик-теоретик, лауреат Нобелевской премии (1921 г.); почётный член АН СССР.



**Любищев Александр Александрович**  
(1890-1972) – отечественный ученый-энциклопедист, биолог, философ.

Оптимизм физиков в объяснении экологических (надорганизменных) феноменов связан с первым и вторым типом редукционизма. При этом сторонники редукционизма оказываются более воинствующими, чем системологи, и не приемлют иных точек зрения (Любищев говорит даже об «ультраредукционистском энтузиазме»).

Спокойный и трезвый обзор соотношения редукционизма и холизма можно найти в целом ряде работ (например, [Любищев, 1977; Мейен, 1978а; Борзенков, 1982; Levins, Lewontin, 1982; Wimsatt, 1982, 2006]). При этом авторы сходятся в том, что необходимо «ясно сформулировать основные принципы такого подхода, который бы включал редукцию как рабочий метод, но не включал редукционизм как систему постулатов, не повторял увлечений редукционизма, но и не уступал ему по продуктивности» [Мейен, 1978а, с. 164]. Действительно, редукция в том или ином виде неизбежно присутствует в любом экологическом исследовании (хотя бы в принятии иерархической организации мира [Rosenberg, 2006]). И это справедливо подчеркивает Ю. Одум [1986, с. 18]: «и холистический, и редукционистский подходы следует использовать в равной мере, не противопоставляя, их друг другу... Экология стремится к синтезу, а не к разделению».

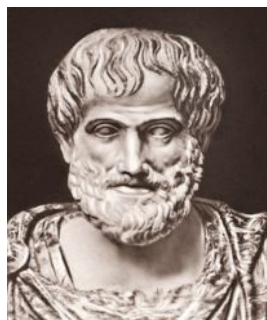
В этой ситуации необходимо четко представлять, что *редукция как метод применима для анализа простых свойств как простых, так и сложных систем*. Однако степень экстраполяции полученного при такой редукции знания будет определяться естественной типологией исследованных объектов (в экологии – экосистем), а это уже сложная целостная характеристика.

С этой позиции легко схематично представить процесс смены основных парадигм в познании сложного мира:

Парадигмы	Познавательные установки		
	Редукция	Наличие целей	Эксперимент
«Наивная» системология	—	+	—
«Физикализм»	+	—	+
Системология	—	+	—, +

- «Наивная» системология философов Древней Греции. Редукционизм как методология и редукция как метод отвергались, у каждого объекта предполагалось наличие целей («Камень падает на землю, потому что он хочет вернуться в исходную точку» – Аристотель), мир изучался путем «лицезрения», наблюдений.

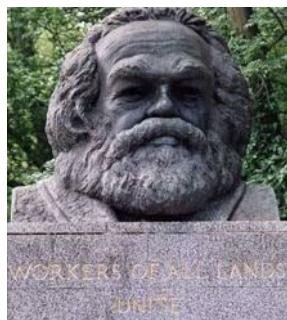
- **«Физикализм»** (естественнонаучный метод познания **Галилео Галилея**). Основа познания – редукционизм («Кусок льда обладает теми же физическими свойствами, что и огромный айсберг»), отсутствие целей у объектов («Природа не злонамеренна» – И. Ньютон или А. Эйнштейн), активное экспериментальное подтверждение истины («Критерий истины – в практике» – **К. Маркс**). Однако в «недрах физикализма», в «докибернетический» период уже складывается представление о том, что центральными понятиями регуляции и управления системами должны стать «цель», «целенаправленное поведение» и «обратная связь» [Rosenblueth et al., 1943].



**Аристотель**  
(Ἀριστοτέλης;  
384-322 до н.э.) –  
древнегреческий  
философ.



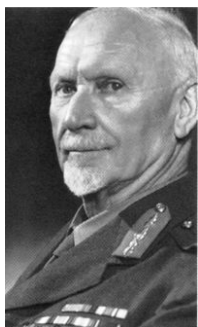
**Галилей Галилео**  
(Galileo Galilei;  
1564-1642) –  
итальянский математик,  
физик, механик,  
астроном, философ.



**Маркс Карл**  
(Karl Heinrich Marx;  
1818-1883) – немецкий  
философ, экономист,  
политический журналист,  
общественный деятель.

- **Системология** (междисциплинарная наука о сложных системах и системной организации процессов и явлений). Вновь отказ от методологии редукционизма (подчеркну, – с возможностью использования методов редукции для исследования простых свойств сложных систем), обязательность механизмов принятия решений (наличие целей; *принципы усложняющегося поведения*, раздел 2 настоящей главы), замена натуральных экспериментов на машинные, имитационные (в силу наличия сложных систем, над которыми невозможно проведение экспериментов в естественнонаучном понимании – биосфера в целом, крупные биомы, уникальные экосистемы [объекты Всемирного наследия – оз. Байкал, Большой Барьерный риф, плато Укок (Алтай), Самарская Лука на Волге и пр.]).

Таким образом, редукционизм абсолютизирует метод редукции (сведение сложного к простому и высшего к низшему [Rosenberg, 2006]), игнорируя специфику более высоких уровней организации, и противостоит по всем позициям холистизму (холизм, как философское учение, был предложен **Я. Смэтсом** в 1927 г., который процитировал слова из "Метафизики" Аристотеля: «целое больше, чем сумма его частей»).



**Смэтс Ян**  
(Jan Christiaan Smuts;  
1870-1950) –  
южно-африканский  
государственный  
и военный  
деятель



**Гёте Иоганн  
Вольфганг фон**  
(Johann Wolfgang  
von Goethe;  
1749-1832) –  
немецкий поэт,  
естествоиспытатель,  
государственный  
деятель.



**Холодковский  
Николай  
Александрович**  
(1858-1921) –  
отечественный  
зоолог, энтомолог,  
поэт-переводчик;  
чл.-корр. Император-  
ской  
Санкт-Петербургской  
АН и РАН.

Завершу этот раздел небольшой, но очень «наглядной» цитатой из "Фауста" **В. Гёте** [1947, с. 119] (в переводе **Н.А. Холодковского**):

*Иль вот: живой предмет, желая изучить,  
Чтоб ясное о нем познание получить, –  
Ученый прежде душу изгоняет,  
Затем предмет на части расчлняет  
И видит их, да жаль: духовная их связь  
Тем временем исчезла, унеслась!..*

*О, всё пойдёт на лад:  
В редукцию лишь надо вникнуть,  
К классификации привыкнуть.*



## 8. О «моделях» и «моделировании»

Процесс познания, в известном смысле, – это моделирование; «любая гипотеза – это модель» [Айламазян, Стась, 1989, с. 51; Гринченко, 2004, с. 52]; афористично, но, в принципе, верно.

Несколько слов о «моделях», «моделировании» вообще и «математическом моделировании» в частности (хотя таких слов сказано уже не мало; кроме своей работы [Розенберг, 1984], назову еще несколько самых последних и относящихся к экологии отечественных монографий и обзоров [Рубин, Ризниченко, 1988; Тутубалин и др., 1999; Тропп и др., 2002а,б,в; Фурсова, Левич, 2002; Гринин и др., 2003; Ризниченко, 2003; Романов, Фёдоров, 2004]).

Традиционно, под «моделью» понимают некоторый опытный материальный или мысленно представляемый объект или явление, замещающий оригинальный объект или явление, который сохраняет только некоторые важные его (оригинального объекта или явления) свойства. **Ю.А. Гастев** [1975, с. 14] писал: «... в современном научном обиходе нет, пожалуй, более употребительного термина, чем слово "модель". И при всем разнообразии и

пестроте способов употребления этого термина, во всех оттенках вкладываемого в него смысла легко прослеживаются общие этимологические источники: французское *modèle* происходит (через итальянское *modello*?) от латинского *modus* ("образец"). С другой стороны, различные научные дисциплины и их комплексы настолько резко отличаются друг от друга по



**Гастев  
Юрий  
Алексеевич**  
(1928-1993) –  
отечественный  
математик,  
философ.

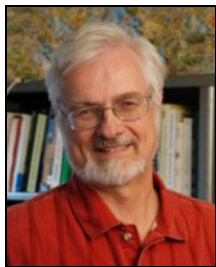
своему предмету и методам, что действительно общим, скажем, для естествознания и социологии, математики и искусствоведения, геологии и семиотики, физиологии и сопротивления материалов остается разве лишь единое представление о научном методе, с которым связывается убеждение в объективности предлагаемого данной научной теорией фрагмента картины Мира». Тогда «моделирование» – исследование объектов познания на их моделях; построение и изучение моделей реально существующих предметов, процессов или явлений с целью получения объяснений этих явлений и их предсказания. «Математическое моделирование» – процесс построения и изучения математических моделей.

Следует отметить, что построение математической модели предполагает наличие особой «идеологии», которой и посвящена эта монография. При этом делаются различные предположения и преследуются соответствующие цели эксплуатации моделей, которые А.А. Ляпунов [1972] соподчинил в следующие последовательные уровни:

<b>Исходные предположения</b>	<b>Основные задачи</b>	<b>Компоненты моделей</b>
Биологические характеристики компонентов неизменны, так же как и взаимоотношения между ними. Система считается однородной в пространстве.	Изучаются изменения во времени численности (биомассы) компонентов системы.	Системы обыкновенных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами.
Вводится предположение о закономерном изменении соотношений между компонентами.	Изучается кинетика численности компонентов в условиях многолетнего или сезонного изменения внешних условий, либо при заданном характере эволюции экоформ.	Дифференциальные и дифференциально-разностные уравнения с переменными коэффициентами.
Объекты считаются различными по своим свойствам и подверженными действию отбора. Эволюция экоформ определяется условиями существования системы.	Изучается, с одной стороны, кинетика численности компонентов, с другой – «дрейф» характеристик популяций (к ним относятся многие задачи популяционной генетики).	Аппарат теории вероятностей.
Отказ от территориальной однородности и учет зависимости усредненных концентраций от координат.	Вопросы, связанные с пространственным перераспределением живых и косных компонентов системы (учет вертикальной стратификации или тренд по руслу водотока).	Аппарат дифференциальных уравнений в частных производных. Разбиение имитационных моделей на пространственные блоки.

Число математических моделей популяций и экосистем – огромно. И это вполне объяснимо, т. к. «математическое моделирование не только помогает строго формализовать знания об объекте, но иногда (при хорошей изученности объекта) дать количественное описание процесса, предсказать его ход и эффективность, дать рекомендации по оптимизации управления этим процессом» [Ризниченко, URL]. Правда, большинство работ либо отдают предпочтение математическому аппарату, либо, напротив, игнорируя его, акцентируют внимание читателя на вербальной составляющей любой модели. Монографий, в которых бы наблюдалось близкое к «разумно-оптимальному»

сочетание математики и экологии – не очень много. Причины этого становятся понятными, если вспомнить еще об уникальности экосистем, невозможности их редукции, сложности проведения системных экспериментов, значительной погрешности и малочисленности измерений многих экологических параметров, неполноте наших знаний о механизмах функционирования экосистем, то становятся понятны сомнения ряда специалистов относительно возможностей экологического прогнозирования, в частности, и экологического моделирования, вообще [Брусиловский, 1985, 1987]. В.В. Налимов [19796, с. 176] даже писал, что «можно "как блестящие идеи, так и научные нелепости одинаковым образом облечь во впечатляющий мундир формул и теорем (*to dress scientific brilliancies and scientific absurdities alike in the impressive uniform of formulae and theorems.*)" [Schwartz, 1962]... Наряду с математизацией знаний происходит и математизация глупостей; язык математики, как ни странно, оказывается пригодным для выполнения любой из этих задач». Однако, при правильном применении, математический подход не отличается существенно от подхода, основанного на «традиционном здравом смысле» [Шитиков и др., 2005]. Математические методы просто более точны и в них используются более четкие формулировки и более широкий набор понятий. В конечном счете, они должны быть совместимы с обычными словесными рассуждениями, хотя, вероятно, идут дальше их.



**Вэндермир Джон** (John H. Vandermeer; г.р. 1946) – американский эколог, агроэколог.



**Гольдберг Дебора** (Deborah E. Goldberg; г.р. 1953) – американский ботаник, эколог.



**Тильман Дэвид** (G. David Tilman; г.р. 1949) – американский эколог.



**Турчин Петр Валентинович** (Peter V. Turchin; г.р. 1958) – отечественный, американский математик, эколог, историк.

Хорошим примером такого рода работы можно считать монографию-учебник **Д. Вэндермира** и **Д. Гольдберг** [Vandermeer, Goldberg, 2003]. Положительные, можно даже сказать – хвалебные, оценки этой работе дали такие столь различающиеся (и по образованию, и по видению экологических проблем) специалисты, как **Д. Тильман** («Вэндермир и Гольдберг написали вы-

дающуюся книгу, которая синтезирует и суммирует фундаментальные понятия и принципы популяционной экологии... Поскольку математические методы, изложенные в книге, представляют собой основной инструментарий этой дисциплины, эта книга – чрезвычайно полезна для любого, кто изучает популяционную экологию и экологию сообществ») и **П.В. Турчин** («Признак зрелости [популяционной экологии как теоретической дисциплины. – Г.Р.] – это продолжающийся синтез между сложной математической теорией и инновационными экспериментальными подходами... Особенно приятна способность авторов связать сложный гобелен [to relate the complex tapestry] экологической теории из нескольких фундаментальных количественных принципов»; эти два высказывания приведены на обложке книги). В рецензии **Д. Бэнкса** [Banks, 2006, p. 811] на эту монографию отмечается, что «и студенты, и профессионалы после прочтения книги будут долго оставаться под впечатлением применения математических моделей к экологическим полевым данным».



**Бэнкс  
Джон**  
(John "Buck"  
E. Banks;  
г.р. 1965) –  
американский  
энтомолог,  
эколог.

Кроме математического, различают еще ряд подходов к моделированию:

- *аналоговое моделирование* (построение вспомогательной по отношению к исследуемому объекту системы, которая имеет иную физическую природу, но тождественна исходному объекту по описывающим его количественным закономерностям; в экологии, кажется, этот вид моделирования носит, скорее, исторический характер [J. Olson, 1963; Leoni, van Egr, 1967; Patten, 1971; Denmead, 1972], хотя встречаются и современные работы [Johnson, 1999; Murray, Jumars, 2002; Zaitsev, 2007]);
- *производственное (исследовательское) моделирование* (заключается в эксперименте над реальной экосистемой – например, опытные участки с некоторыми управляемыми параметрами [полив, удобрение и т. д.]);
- *физическое моделирование* (сводится к изучению системы или явления воспроизводимых с сохранением их физической природы; необходимыми условиями такого рода моделирования являются сохранение подобия оригинала и модели, соответствующих масштабов для параметров исследуемых систем или явлений [например, модельные деревья]; этот метод менее универсален, чем математическое моделирование, однако в ряде случаев он достаточно эффективен при изучении сложных экосистем в ситуациях, когда относительно хорошо известны законы подобия модели и природы, выражающиеся через фундаментальные физические [химические, биологические] законы).

В силу многозначности понятия «модель» (см., например, [Тропп и др., 2002a]) в науке и технике не существует единой классификации видов моделирования: классификацию можно проводить по характеру моделей, по характеру моделируемых объектов, по сферам приложения моделирования и т. д.

В частности, классификация математических моделей биологических продукционных процессов была предложена в книге **Г.Ю. Ризниченко** и **А.Б. Рубина** [1993] и повторена в обзоре **П.В. Фурсовой** и **А.П. Левича** [2002]. Авторы различают три класса:

- описательные модели;
- качественные модели (выясняющие механизмы изучаемого процесса, способные воспроизвести наблюдаемые эффекты в поведении системы);
- имитационные модели конкретных сложных систем, учитывающие всю имеющуюся информацию об объекте и позволяющие прогнозировать поведение систем или решать оптимизационные задачи их эксплуатации.



**Ризниченко  
Галина Юрьевна**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
математик,  
биофизик, эколог.



**Рубин Андрей  
Борисович**  
(г.р. 1937) –  
отечественный  
биофизик,  
чл.-корр. РАН.



**Фурсова  
Полина  
Викторовна**  
(г.р. 1978) –  
отечественный  
биофизик,  
эколог.

**Левич  
Александр  
Петрович**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
биофизик,  
гидробиолог,  
эколог.



Особое значение придается именно последнему классу моделей, поскольку он оказывается полезным для практических целей.

В настоящей работе я буду придерживаться собственной классификации методов моделирования [Розенберг, 1984], которая, конечно, «опирается на плечи» моих многочисленных коллег, выдержала испытание временем и, просто для меня, наиболее удобна. Следующие четыре главы будут посвящены как раз четырем главным (по моей классификации) типам моделирования:

- эмпирико-статистическому,
- имитационному,
- самоорганизующемуся и
- аналитическому.

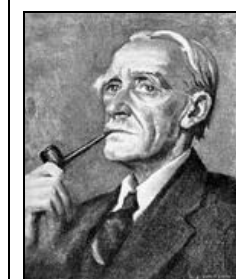
\* \*  
\* \*  
\*

Один из основоположников экологии, профессор Московского университета **К.Ф. Рулье** (1852, цит. по: [1954, с. 140]) в работе "Жизнь животных по отношению ко внешним условиям" писал: «Вместо путешествий в далекие страны, на что так жадно кидаются многие, приляг к лужице, изучи подробно существа – растения и животных, её населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники... Полагаем, задачей, достойной первого из первых ученых обществ, назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: "Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных в их постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий". Пока ни одно общество не решилось предложить такой задачи, и не решилось по весьма достойной причине – оно знает, что не нашло бы даже сколько-нибудь удовлетворительного ответа». Чем не *системный подход в экологии?*



**Рулье Карл Францевич**  
(1814-1858) –  
отечественный  
естество-  
испытатель,  
зоолог.

Как известно, термин «экосистема» был введен в 1935 г. **А. Тэнсли** (см. [Тэнсли, 2004]). *Экосистема* (от греч. *oikos* – дом, место и *systema* – целое, составленное из частей) – *функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов, их среду обитания и систему связей, осуществляющей обмен веществом и энергией между ними.*



**Тэнсли Артур**  
(Arthur George  
Tansley;  
1871–1955) –  
британский  
ботаник,  
фитоценолог,  
эколог.

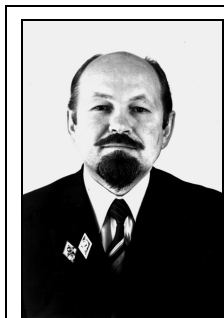
Весьма наглядно это иллюстрируется следующей «формулой» [Дажо, 1975, с. 260]; см. также **табл. 1.1**:

**экосистема** = биотоп + биоценоз.

Здесь «биотоп» – участок земной поверхности с однородными абиотическими условиями среды, занимаемый тем или иным «биоценозом», под которым, в свою очередь, понимается сообщество организмов, связанных прямыми или косвенными (через среду и посредников) взаимоотношениями [Миркин и др., 1989, с. 28].

Можно сказать, что это – «наземное определение» [Розенберг, 2005в]. У гидробиологов ближе всех к сходным определениям находятся следующие представления [Зернов, 1934, с. 53]: «Население каждого биотопа состоит из ряда организмов разных жизненных форм, которые все вместе образуют биоценоз. Иначе можно сказать, что биоценоз есть термин для объяснения тех сообществ или комбинаций животных и растений, на которые распадается все население данного бассейна (выделено автором. – Г.Р.). Термин этот аналогичен термину "ассоциация" и "сообщество" растений у ботаников». Еще в одном учебнике [Березина, 1973, с. 22] находим: «Биоценоз существует в тесном единстве с биотопом... Совокупность биотопа и биоценоза получила название экологической системы, или биогеоценоза».

У **А.И. Баканова** [2000, с. 7] читаем: «Если наземный биогеоценоз – экосистема в границах фитоценоза (сравни выше в разделе 3 с определением [Лавренко, Дылис, 1968]. – Г.Р.), то водный биогеоценоз (иногда называемый биогидроценозом) – экосистема в границах биотопа». Вероятно, формулу [Дажо, 1975, с. 260] можно модифицировать следующим образом (полностью отдавая себе отчет в невысокой корректности некоторых из предлагаемых и уже используемых понятий):



**Баканов  
Александр  
Иванович**  
(1940-2004) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог.

- для наземных экосистем –

**биогеоценоз =**  
биотоп (местообитание фитоценоза) + биоценоз,

- для водных экосистем –

**«биогидроценоз» =**  
биотоп (пелагиаль, бенталь) + биоценоз,

- для воздушных экосистем («антитезой гидробиологии является, вернее должна еще явиться, аэробология – наука, трактующая в том же разрезе жизнь организмов, окруженных воздухом...» [Зернов, 1934, с. 9] –

**«биоаэроценоз» =**  
биотоп (воздушная среда) + биоценоз



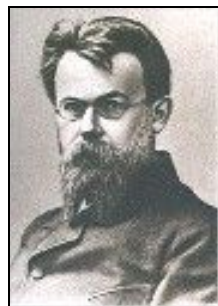
и т. д. Отсюда становится понятным, что «биоценоз», без указания его конкретной «привязки» к биотопу, – абстрактное понятие (правда, достаточно активно эксплуатируемое в теоретических целях [например, биоценоз системы «хищник–жертва»]). А вот уточнение местообитания биоценоза и характера взаимодействия его с факторами среды (например, «биогеоценоз про-фундали оз. Плещеево» [Баканов, 2000, с. 7]) – сразу переводит исследование в разряд экосистемных.

Одним из основных принципов синэкологии (экологии сообществ) следует признать *принцип единства организм–среда* (часто называемый *основным биологическим законом Рулье–Сеченова*; [Дедю, 1990; Розенберг и др., 1999]) – закон, согласно которому между живыми организмами и окружающей их средой существуют тесные взаимоотношения, взаимозависимости и взаимовлияния, обуславливающие их единство. Постоянный обмен энергией, веществом и информацией между организмом и средой материализует и делает пластичным такое единство. *Экосистема – открытая система* (второй закон-афоризм экологии **Б. Коммонера** – *все должно куда-то деваться* [everything must go somewhere]). В системе «организм–среда» главенствующую роль играет именно организм (живое вещество), что было впервые показано **В.И. Вернадским** (*аксиома биогенной миграции атомов*; см.: [Розенберг и др., 1999, с. 347]).



**Коммонер  
Барри**  
(Barry  
Commoner;  
1917–2012) –  
американский  
эколог,  
общественный  
деятель.

**Вернадский  
Владимир  
Иванович**  
(1863–1945) –  
отечественный  
естество-  
испытатель,  
мыслитель,  
академик  
Императорской  
Санкт-  
Петербургской,  
РАН и АН СССР.



Еще в 1850 г. К.Ф. Рулье [1954, с. 78] писал: «Вся история животного (как и всего действительно существующего) показывает, несомненно, на то, что животное, предоставленное самому себе, удаленное от внешнего мира, не может ни родиться, ни жить, ни умереть. Для совершения полного круга развития нужно обоюдное участие двоякого рода элементов, принадлежащих животному и элементов для него внешних. Закон двойственности жизненных элементов или закон общения животного с миром. Этот закон имеет самое общее, мировое значение (*разрядка автора*).



– Г.Р.)». А в 1861 г. **И.М. Сеченов** [1952, с. 533] независимо от Рулье приходит к аналогичным выводам: «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Так как без последней существование организма невозможно, то споры о том, что в жизни важнее, среда ли, или само тело, не имеют ни малейшего смысла».



**Сеченов  
Иван Михайлович**  
(1829-1905) –  
отечественный  
физиолог, психолог;  
почетный академик  
Императорской  
Санкт-  
Петербургской АН.

При всей очевидности этого принципа, его судьба была не простой. Его взял на вооружение и манипулировал им **Т.Д. Лысенко**, говоривший о «диалектическом единстве организма и среды». В период развенчания его положений многие биологи «шарахнулись» в другую крайность – *если «это» поддержано Лысенко, то «это» не верно по определению*. Столь крайняя позиция сделало *принцип единства организма и среды* не популярным в отечественной экологической литературе. И все-таки, это действительно один из важнейших системных принципов современной экологии, особую роль которого ощущал еще **Ч. Дарвин**: «По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора» (из письма **М. Вагнеру**, 13 октября 1876 г.; цит. по: [Тахтаджян, 2001, с. 518]).



**Лысенко  
Трофим  
Денисович**  
(1898-1976) –  
отечественный  
агроном;  
академик  
АН СССР.

При всей очевидности этого принципа, его судьба была не простой. Его взял на вооружение и манипулировал им **Т.Д. Лысенко**, говоривший о «диалектическом единстве организма и среды». В период развенчания его положений многие биологи «шарахнулись» в другую крайность – *если «это» поддержано Лысенко, то «это» не верно по определению*. Столь крайняя позиция сделало *принцип единства организма и среды* не популярным в отечественной экологической литературе. И все-таки, это действительно один из важнейших системных принципов современной экологии, особую роль которого ощущал еще **Ч. Дарвин**: «По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора» (из письма **М. Вагнеру**, 13 октября 1876 г.; цит. по: [Тахтаджян, 2001, с. 518]).



**Дарвин Чарльз**  
(Charles Robert Darwin;  
1809-1882) –  
британский врач,  
естествоиспытатель;  
чл.-корр. Императорской  
Санкт-Петербургской АН.



**Вагнер Мориц**  
(Moritz Friedrich Wagner;  
1813-1887) –  
немецкий  
путешественник,  
биолог, географ,  
естествоиспытатель.



**Никольский  
Георгий Васильевич**  
(1910-1977) –  
отечественный зоолог,  
ихтиолог, эколог;  
чл.-корр. АН СССР.

Из многочисленных современных интерпретаций этого принципа укажем на его видение **Г.В. Никольским** [1972, с. 23]: «Каждый вид приспособлен к своей специфической среде, к определенной пище, хищникам, температуре, солености воды и другим элементам внешнего мира, без которых он не может существовать. Вид и его среда представляют собой диалектическое противоречивое единство – единство противоположностей. *Закон противоречивого единства организма и среды*, вытекающий из общей закономерности единства внешнего и внутреннего, *есть один из основных биологических законов*. Только опираясь на эту закономерность, могут успешно развиваться все отрасли биологии» (выделено автором. – Г.Р.).

В одном из своих поздних эссе<sup>7</sup> (январь 1995 г.) **И. Бродский** [2000, с. 251] писал: «Хорошо, если бы область человеческих исследований была ограничена животным царством. Однако это явно не так; она много шире, и к тому же человеческое существо настаивает на познании истины... Отсюда разнообразие научных дисциплин, тщательным образом исследующих вселенную, энергичность которых – особенно их языка – можно уподобить пытке. Во всяком случае, если истина о вещах не была добыта до сих пор, мы должны приписать это чрезвычайной неуступчивости мира, а не отсутствию усилий. Другим объяснением, конечно, является отсутствие истины; отсутствие, которого мы не принимаем из-за его колоссальных последствий для нашей этики. Этика – или, выражаясь менее пышно, но, возможно, более точно, попросту эсхатология – в качестве движителя науки? Возможно; в любом случае, к чему действительно сводится человеческое исследование – это к вопрошанию одушевленным неодушевленного. Неудивительно, что результаты неопределенны, еще менее удивительно, что методы и язык, которые мы используем при этом процессе, все больше и больше напоминают саму материю. В идеале, возможно, одушевленному и неодушевленному следует поменяться местами. Это, конечно, пришлось бы по вкусу бесстрастному ученому, отстаивающему объективность. Увы, это вряд ли произойдет, поскольку неодушевленное, по-видимому, не выказывает никакого интереса к одушевленному:



**Бродский  
Иосиф  
Александрович**  
(1940-1996) –  
отечественный,  
американский  
поэт, эссеист,  
переводчик;  
лауреат  
Нобелевской  
премии (1987 г.)

<sup>7</sup> Это эссе, посвященное поэтическому творчеству, называется "Кошачье «Мяу»"; вероятно, этот заголовок Бродский выбрал потому, что любил и считал кошек длинными творцами...

мир не интересуется своими человеками. Если, конечно, мы не приписываем миру божественное происхождение, которое вот уже несколько тысячелетий не можем доказать».

Это поэтически-философское ощущение познания мира удивительным образом совпадает с идеями, которые обсуждались в данной главе, – как часто при создании математических моделей мы переносим наш опыт исследования «простых» физико-химических систем на системы «сложные» – экологические, экономические и социальные. И как бываем разочарованы получаемыми результатами... «Модели, используемые в настоящее время в экологии, крайне несовершенны. Используемый математический аппарат – системы обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ), системы ОДУ с запаздывающим аргументом, системы рекуррентных уравнений и т. д., – пришел в экологию из механики. Этот аппарат предназначался для решения совсем других задач, и на первых порах казалось, что для задач экологии он тоже вполне подойдет. Однако не подошел. И сейчас в математической экологии возникла странная ситуация – стало понятно, что старый математический аппарат практически непригоден (но им по инерции продолжают пользоваться), а нового, столь же хорошо разработанного, просто нет. Поэтому математики-модельеры и не торопятся сопоставлять теорию с экспериментом – просто нет никакой надежды на получение хорошего результата... Именно поэтому многие математики продолжают строить и исследовать все новые и новые модели, что, конечно, вызывает у биологов ехидную усмешку (нередко граничащую с полным неприятием экологического моделирования): математики придумали математическую игрушку для самих себя и только! Да, пока это так. Но без этого, без поиска нового математического аппарата продвижение вперед представляется попросту нереальным» [Недорезов, Утюпин, 2011, с. 4-5].

Многие аспекты системных исследований в экологии рассматривались нами ранее [Миркин, Розенберг, 1978а,б; Розенберг, 1984, 1988, 1993; Розенберг, Мозговой, 1992; Розенберг и др., 1998б, 1999, 2002, Розенберг, Рянский, 2004]. Завершить же данный обзор можно цитатой из работы А.И. Баканова [2000, с. 7]: «Кажется, что сейчас нет необходимости обосновывать применение системного подхода к исследованию водных экосистем, ведь никто открыто не возражает. Но много ли можно привести примеров всестороннего и плодотворного анализа водных экосистем с его позиций? Таковых фактически нет... Дело заключается не в консерватизме ученых-экологов и не в недостатке у них соответствующего "системологического" образования, а в недостаточной разработанности многих методологических и методических вопросов, не позволяющей в полной мере реализовать преимущества системного подхода». Хочется надеяться, что данная глава будет способствовать переводу эколого-системологических рассуждений на рельсы «конструктивной экосистемологии».

## Глава 2

# ЭМПИРИКО-СТАТИСТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

*Между прочим, числа меня интересовали давно. И человечество меньше всего знает о том, что такое число. Но почему-то принято считать, что если какое-либо явление выражено числами, и в этом усмотрена некоторая закономерность, настолько, что можно предугадать последующее явление, то все, значит, понятно... Не число объяснит, что такое звук и тон, а звук и тон прольют хоть капельку света в нутро числа.*

Даниил Хармс,  
«Письмо К.В. Пугачевой»,  
4 ноября 1933 г.  
(Хармс, 1988, с. 489, 490).

Экосистемы являются стохастически-детерминированными сложными системами, что и определило в конечном итоге успех применения в экологических исследованиях методов математической статистики. Эмпирико-статистическое моделирование призвано помочь выяснить, насколько достоверны те или иные наблюдаемые различия некоторых параметров экосистем, упорядочить экологическую информацию и способствовать более обоснованному выбору тех или иных подходов к построению математических моделей других типов. Методы математической статистики позволяют отсеять недостоверные гипотезы о структуре и динамике экосистем. Еще раз подчеркну, – математическая статистика позволяет только **о т в е р г а т ь** гипотезы; принятие гипотезы на основе некоторых статистических тестов еще не означает их справедливость и доказанность («гипотеза может быть только проверена, но никогда не может быть доказана!» [Закс, 1976, с. 38]). В этом можно видеть оценочный характер эмпирико-статистических моделей (подобно *моделям потенциальной эффективности сложных систем* [Флейшман, 1971, 1982; Розенберг, 1999в, 2003б, 2005б; см. далее]).

Написание этой главы для меня во многом облегчено тем, что, хотя я неоднократно давал самому себе слово больше не заниматься эмпирико-статистическими моделями (точнее, их теоретико-методическим обосновани-

ем), однако жизнь заставляла возвращаться к этим проблемам вновь и вновь, что вылилось в несколько крупных обобщений, выполненных с моими коллегами и, прежде всего, с **В.К. Шитиковым** [Шитиков и др., 2003, 2005; Количественные методы экологии., 2005; Розенберг, 2007а; Проблемы экологического., 2008]. Эти работы следует рассматривать как составную часть настоящей главы.

Математическая статистика как прикладная наука биологического профиля (биостатистика) прошла долгий и противоречивый путь становления, начиная с 1901 г., когда **К. Пирсон** начал издавать журнал "Biometrika", посвященный статистическим методам в биологии. Два исследования [Колосов, 1906; Гордягин, 1907] оспаривают «пальму первенства»<sup>1</sup> среди отечественных биометрических работ [Фляксбергер, 1933; Терентьев, 1978; Боголюбов, 2002, 2003].

Шли десятилетия, появлялись новые подходы к обработке данных, новые алгоритмы и технологии. В статистике, как и в большинстве других отраслей наук, происходит смена парадигм (см., например, [Розенберг, Смелянский, 1997; Розенберг и др., 1999; Орлов, 2004] и далее в главе 5, раздел 3 и главе 10, раздел 5): предыдущая была сформирована к 50-60-м годам XX столетия, а развитие современной



**Шитиков Владимир Кириллович** (г.р. 1946) – отечественный математик, эколог, гидробиолог.



**Пирсон Карл** (Karl Pearson) (1857-1936) – британский математик, биолог, философ-позитивист.

<sup>1</sup> Достоверно известно, что свои наблюдения над числом краевых цветков у *Chrysanthemum sibiricum* (DC) на Ледяной горе около г. Кунгура (Пермская губерния), которые продолжались до 1906 г. и которые легли в основу цитированной статьи, **А.Я. Гордягин** начал 25 июля (по ст. стилю) 1903 г. В своей статье он анализирует



**Гордягин Андрей Яковлевич** (1865-1932) – отечественный ботаник, геоботаник; чл.-корр. АН СССР.

сезонную и годовую динамику числа краевых цветков, устанавливает превышение среднего числа краевых цветков в колониях южного склона над средним числом краевых цветков в колониях юго-восточного склона и пытается разрешить альтернативу: «либо замеченные различия вызваны неодинаковостью в условиях жизни на обоих местонахождениях, либо зависят от специфического различия форм, населяющих эти местонахождения» [Гордягин, 1907, с. 13].

парадигмы связано с созданием новых разделов и непривычных ранее идеологий [Шитиков и др., 2005] – статистики нечисловых данных, нейросетевого и эволюционного моделирования, логики нечетких (англ. *fuzzy*) множеств, статистики интервальных данных и пр.

Эмпирико-статистические модели объединяют в себе практически все биометрические методы первичной обработки экспериментальной информации. Основная цель построения этих моделей состоит в следующем [Розенберг, 1984; Шитиков и др., 2003, 2005]:

- упорядочение или агрегирование экологической информации;
- поиск, количественная оценка и содержательная интерпретация причинно-следственных отношений между переменными экосистемы;
- оценка достоверности и продуктивности различных гипотез о взаимном влиянии наблюдаемых явлений и воздействующих факторов;
- идентификация параметров расчетных уравнений различного назначения.

Часто эмпирико-статистические модели являются «сырьем» и обоснованием подходов к построению моделей других типов (в первую очередь, имитационных).

Несколько слов о самом понятии «эмпирико-статистическое моделирование». В экологии очень часто биометрические методы первичной обработки экспериментальной информации обозначают как «статистический анализ», «статистические методы», «статистическое моделирование», забывая при этом, что это понятие уже «занято» (статистические методы – это методы численного решения задач; например, метод Монте-Карло [Ермаков, 1971]). Повинюсь, и я не всегда был [Миркин и др., 1975; Бурцева и др., 1978; Розенберг, 1980в; Евланов, Розенберг, 1992] и бываю последовательным [Розенберг, 2007а; Шитиков и др., 2008а]. Иногда модели такого типа называют «стохастическими» [Сонечкин, 1976; Diggle, 1976; Джефферс, 1981], что также представляется не совсем удачным (все модели можно разделить на два больших класса – детерминированные и стохастические). Поэтому, в первой половине 80-х годов я ввел понятие «эмпирико-статистическое моделирование» [Розенберг, Брусиловский, 1982; Флейшман и др., 1982; Розенберг, 1983а,б, 1984 и др.], которое в дальнейшем стало использоваться именно в контексте статистической обработки исходной информации (см., например, [Баталин, 2001; Лобанов, Анисимов, 2006]). Более того, понятие «эмпирико-статистическое моделирование», как я узнал, принято в рамках Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования (по направлению 550200 "Автоматизация и управление", 2000 г.).

Важным методологическим вопросом является определение *характера зависимости* между факторами и результативными показателями: функциональная она или стохастическая, прямая или обратная, прямолинейная

или криволинейная и т. д. Здесь используются теоретико-статистические критерии, практический опыт, а также способы сравнения параллельных и динамических рядов, аналитических группировок исходной информации, графические методы и др.

*Детерминированный анализ* представляет собой методику исследования влияния факторов, связь которых с результативным показателем носит явно выраженный функциональный характер, т. е. когда результативный показатель представляется в виде произведения, частного или алгебраической суммы исходных факторов. Многочисленными примерами детерминированного подхода являются методики расчета различных индексов. В этих случаях исследователь сам берет на себя ответственность в том, что:

- причинно-следственная связь между изучаемыми явлениями действительно существует;
- эта связь носит именно постулируемый функциональный характер (аддитивный, мультипликативный, кратный или смешанный с заранее подобранными коэффициентами, отражающими субъективный опыт разработчика).

*Стохастический анализ* представляет собой обширный класс методов, опирающихся на теоретико-вероятностные представления, теоремы, критерии и методы параметрической и непараметрической статистики.

Следует оговориться, что не существует какой-либо однозначной классификации эмпирико-статистических методов. Например, широкий пласт методов кластерного анализа, распознавания образов, анализа экспертных оценок и др., занимает промежуточное положение: используя некоторые теоремы классической теории вероятностей, методы имеют принципиально детерминированный характер поиска и основаны на эвристических алгоритмах.

В данном контексте, несомненный интерес представляет одно наукометрическое исследование [Будилова и др., 1995; Budilova et al., 1997]. Авторы провели анализ публикаций из англоязычного (американского) журнала "Ecology" и отечественного журнала "Экология" за 1991-1992 гг., основанный на данных об индивидуальной и совместной частоте встречаемости в этих публикациях экологических и математических терминов. Методика такого анализа была разработана ранее [Налимов, Дрогалина, 1992; Budilova, Teriokhin, 1992].

Этот анализ позволил прояснить ряд вопросов, касающихся современного состояния научных исследований в экологии и привлечения для решения экологических задач математических методов. Прежде всего (и это не удивительно), авторы констатируют приоритет двух основных направлений в этих исследованиях: *экосистемного* и *популяционного*. Так же четко просматривается и другая классификация экологических работ – по объектам

исследований (растительные сообщества, птицы, наземные животные, водные сообщества). При этом экосистемный подход более характерен для исследования растительных сообществ, а популяционный – сообществ наземных животных и птиц; сообщества водных организмов с равным успехом служат базой для развития как экосистемного, так и популяционного направлений. Чисто количественно в проанализированном материале преобладали работы популяционного направления (почти 50% против 11% «экосистемных» работ).

Что касается математических терминов, то общее количество выделенных ключевых слов (для 182 статей из журнала "Ecology" за 1991 г. и 139 публикаций из "Экологии" за 1991-1992 гг.) составило 1774 (в "Экологии" – 402), из них различных – 349 (101), т. е. 20% (25%). При этом наиболее встречающихся (с частотой встречаемости 5 и более раз [для "Экологии" – 3 и более раз]) – 63 (21), что составляет 79% (77%) от общего количества ключевых слов. Наиболее употребительные статистические характеристики приведены в табл. 2.1.

По сравнению с журналом "Ecology" математические методы в статьях "Экологии" используются менее интенсивно как в количественном отношении, так и по разнообразию методов (а вот отечественная «индексология» – в лидерах...). Более того, в публикациях журнала "Экологии" велика доля описательных и обзорных сообщений, вообще не содержащих статистических методов. Достаточно грустный (для нас) итог: все это свидетельствует «о более низком уровне использования математико-статистических методов в отечественных экологических публикациях... Анализ применения математических методов в экологических исследованиях показал, что в подавляющей части – это применение методов статистической обработки данных, причем часто довольно развитых (последнее, правда, относится в большей степени к англоязычным работам). Вызывает удивление относительно небольшая доля работ, связанных с использованием динамических моделей основанных на дифференциальных и разностных уравнениях и на теории случайных процессов» [Будилова и др., 1995, с. 186, 188].

Согласно принятой классификации статистических методов [Прикладная статистика., 1987; Орлов, URLa,б], прикладная статистика (эмпирико-статистическое моделирование) делится на следующие четыре области:

- статистика (числовых) случайных величин;
- многомерный статистический анализ;
- статистика временных рядов и случайных процессов;
- статистика объектов нечисловой природы.

Однако прежде чем проводить статистическую обработку (строить эмпирико-статистические модели), необходимо получить «максимально ка-



чественную» исходную информацию. Этому способствуют процедуры планирования эксперимента.

Таблица 2.1.

**Частота встречаемости математических понятий и публикаций, использующих разные группы математических методов**

Термин	"Ecology"	"Экология"
Среднее (mean)	76	62
Дисперсионный анализ (ANOVA)	59	8
Регрессия (regression)	40	16
Корреляция (correlation)	38	22
Ошибка среднего (standard error)	33	48
Уровень значимости (probability level)	26	34
<i>t</i> -критерий ( <i>t</i> -test)	24	12
Гистограмма (histogram)	15	12
Индексы (indexes)	9	32
Описательные и обзорные сообщения без статистических данных	4	24
Стандартные методы	77	69
Многомерные методы	60	13
Непараметрические методы	35	0

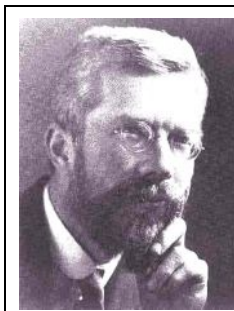
## 1. Мой вклад в дискуссию о «мнимых повторностях»

Исходный объект в любой системе обработки данных – это *эмпирический ряд наблюдений* или *выборка*. В вероятностной теории статистики, выборка – это совокупность независимых одинаково распределенных случайных элементов. Природа этих элементов может быть различной. В классической математической статистике (той, что обычно преподают студентам) элементы выборки – это числа. Многомерный статистический анализ оперирует с векторами и матрицами данных. В нечисловой статистике элементы выборки – это объекты нечисловой природы, которые нельзя складывать и умножать на числа (другими словами, объекты нечисловой природы лежат в пространствах, не имеющих формальной векторной структуры).

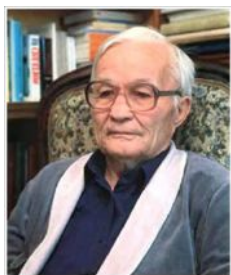
Выборки, описывающие явления и процессы в экосистеме, находятся во взаимосвязи, взаимозависимости и обусловленности. При этом каждое явление можно рассматривать и как причину, и как следствие. Одни выборки

могут быть непосредственно связаны между собой, образуя подмножества сопряженных данных, другие могут соотноситься друг с другом косвенно.

Несмотря на то, что возникновение современных статистических методов *планирования эксперимента* связано еще с работами **Р. Фишера**, проведенными в 20-х гг. прошлого века на Ротамстедской агробиологической станции (Rothamsted Experimental Station; Великобритания), долгое время математики не вмешивались в постановку эксперимента, а процесс принятия решений по планированию мониторинговых или экспедиционных наблюдений осуществлялся на интуитивном неформализованном уровне. Позднее (подробнее об истории планирования экспериментов см. [Налимов, Чернова, 1965; Draper, Smith, 1967; Налимов, 1971; Проблемы экологического..., 2008 и др.]) было показано, что наибольший эффект математическая статистика может принести, если её аппарат используется на самом первом этапе –



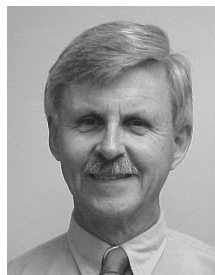
**Фишер  
Рональд**  
(Sir Ronald Aylmer Fisher; 1890-1962) – британский статистик, генетик, эволюционный биолог.



**Налимов Василий Васильевич**  
(1910-1997) – отечественный математик, философ.



**Любищев Александр Александрович**  
(1890-1972) – отечественный ученый-энциклопедист, биолог, философ.



**Хёлберт Стюарт**  
(Stuart H. Hurlbert; г.р. 1940 г.) – американский эколог, гидробиолог, лимнолог, биостатистик.

при планировании эксперимента или организации наблюдений. **В.В. Налимов**<sup>2</sup> опубликовал целую серию монографий, где излагались основные научные идеи планирования эксперимента и примеры их практического использования. Процесс пошел, но не все было так идеально. Укажу только на две статьи **А.А. Любищева** [1969а,б] "Об ошибках в применении

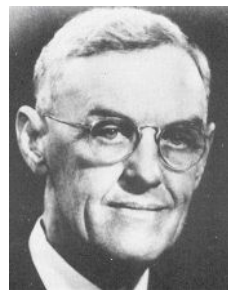
<sup>2</sup> По данным Института научной информации (Institute for Scientific Information – ISI) в Филадельфии (США), каждая из основополагающих книг В.В. Налимова [1960, 1965] цитировалась (индекс цитирования SCI) не менее 1000 раз [Орлов, URLб].

математики в биологии", имеющих подзаголовки "Ошибки от недостатка осведомленности" и "Ошибки, связанные с избытком энтузиазма". Еще больше ошибок фиксировалось в биологических и медицинских работах зарубежных коллег (см., например, [Innis, 1979a; Altman, 1980, 2000; Underwood, 1981, 1997]).

В этом ряду особняком стоит статья **С. Хёлберта** [Hurlbert, 1984, Хёлберт, 2008]<sup>3</sup> о «мнимых повторностях» (англ. *pseudoreplication*), которая по свидетельству ряда исследователей [Hefner et al., 1996] и самого автора [Hurlbert, 2004] имела большое воспитательное и «санитарно-регламентирующее» значение. «Мнимая повторность определена как проверка статистических гипотез при оценке эффекта влияния фактора по экспериментальным данным, когда группы воздействий не могут быть признаны повторными (хотя выборки были сформированы), или эти повторности не являются статистически независимыми.., мнимые повторности относятся не к проблеме планирования эксперимента (или выборочного процесса) как такового, а скорее к определенной комбинации планирования эксперимента (или выборочного процесса) и статистического анализа, который неадекватен для проверки поставленных гипотез» [Hurlbert, 1984, p. 187, 190]. Однако не все положения этой статьи встретили поддержку; более того, они вызвали и аргументированные возражения. Если резюмировать все «за» и «против» этой, можно смело сказать, международной и достаточно бурной дискуссии (подробнее, см. [Проблемы экологического..., 2008]), то они сводятся к нескольким главным положениям.

- «Эксперимент включает пять последовательных стадий: гипотеза, планирование, реализация, статистический анализ и интерпретация. Гипотеза обладает первоочередной важностью, поскольку если она не удовлетворяет некоторым критериям качества, то даже самый правильно проведенный эксперимент будет иметь не слишком большую ценность» [Hurlbert, 1984, p. 188] – с этим, достаточно очевидным, утверждением трудно спорить.

<sup>3</sup> Эта статья признана научной классикой (индекс цитирования SCI более 2000); Американская статистическая ассоциация удостоила С. Хёлберта премией **Дж. Снедекора** за лучшую статью в области биометрии в 1984 г.



- «Планируя эксперимент, Вы должны ясно и последовательно представлять место Вашей работы в логической структуре научного процесса и соответственно этому выбирать экспериментальные методы» [Oksanen, 2001, p. 36] – **таким образом, планирование эксперимента – это тактика; стратегией научного исследования является выбор «главной» установки: проводить исследование в дедуктивном или индуктивном духе.** В последнем случае, логика индукции требует «правильно организовать» анализируемую выборку (отбор объектов, повторности и пр.).
- «Мнимая повторность может быть определена в терминах дисперсионного анализа как проверка эффекта воздействия, основанная на оценке дисперсии, неадекватной рассматриваемой гипотезе» [Hurlbert, 1984, p. 190]. Иными словами, логически корректное выявление причинной связи может искажаться воздействием посторонних факторов и, «поэтому в любом случае есть альтернатива объяснения, казалось бы, очевидного факта воздействия» [Oksanen, 2001, p. 27] – **также очевидное утверждение, т. к. математическая статистика ничего не доказывает, она только отвергает гипотезы.**
- «В сущности, проблема, затронутая С. Хёлбертом, чрезвычайно проста: без повторности результат воздействия неотличим от случайных влияний» [Cottenie, De Meester, 2003, p. 394] – **естественно, для того, чтобы по выборке можно было получить достаточно точную (в вероятностном смысле) характеристику всей генеральной совокупности, необходимо, кроме планирования системы отбора образцов в выборку, планировать и само число этих образцов.**
- «Некоторые авторы привели доводы в пользу объективной необходимости и самодостаточности неповторяемых экологических исследований... И мы готовы признать, что некоторые исследования без повторностей могут быть корректно проанализированы с использованием таких статистических методов как анализ временных рядов, численный ресамплинг, ANOVA, или методов, основанных на байесовском подходе» [Heffner et al., 1996, p. 261] – **этот справедливый вывод через 20 лет подтверждает и сам автор «мнимых повторностей»** – «отсутствие повторности воздействий не только не составляет мнимую повторность, но и не всегда мешает проведению корректных статистических тестов о результатах воздействия» [Hurlbert, 2004, p. 594].

Итак, из-за чего же горел весь этот «сыр-бор»? Если несколько отстраниться и «отжать» обильно повторяющиеся рассуждения саморекламного

характера<sup>4</sup> [Hurlbert, 1984, 2004; М. Козлов, 2003; Козлов, Хёлберт, 2006], то в «сухом остатке» представлений Хёлберта будет лишь два совершенно бесспорных тезиса (или, как говорилось, «логика понимания того, что есть хороший эксперимент» [Налимов, Голикова, 1981, с. 4]):

- не всегда выводы, полученные при изучении частных выборок, корректно распространять на всю генеральную совокупность;
- оценка степени влияния фактора может оказаться ошибочной, если изучаемое воздействие должным образом не локализовано, а сопоставляемые данные взяты из недостаточно рандомизированных источников.

Эти два тезиса хорошо знакомы отечественным специалистам по биометрии и широкому кругу пользователей биометрических методов обработки экспериментальной информации, которые воспитывались на работах советской биометрической школы [Перегудов, 1948; Плохинский, 1960, 1970, 1980; Ашмарин, Воробьев, 1962; Меркурьева, 1963; Урбах, 1963, 1964, 1975; Лакин, 1968; Василевич, 1969; Миркин, 1970; Зайцев, 1973, 1984, 1991; Рокицкий, 1973; Удольская, 1976; Ивантер, 1979; Максимов, 1980; Шмидт, 1980; Глотов и др., 1982; Малета, Тарасов, 1982; Компьютерная биометрика, 1990; Животовский, 1991; Ивантер, Коросов, 1992, 2003, 2005; Строгонов, 2001; Сметанин, 2003; Коросов, 2007 и др.] и зарубежных исследователей [Fisher, 1925; Фишер, 1958; Снедекор, 1961; Бейли, 1962, 1970; Sokal, Sneath, 1963; Грейг-Смит, 1967; Bliss, 1967; Biometrisches Wörterbuch, 1968; Campbell, 1974; Sokal, Rohlf, 1981; Gilbert, 1987 и др.]<sup>5</sup>. Приведу лишь три цитаты.

«Выборка – группа объектов, отличающихся тремя особенностями:

а) это – часть генеральной совокупности; б) отобранная в случайном поряд-

<sup>4</sup> Чего, например, только стоит «строгий укор всей российской науке, не желающей читать взахлёб его труды. А эпитафия к другой собственной статье (2004) "чем разглагольствовать, читайте мои труды" – это же прямая цитата из профессора Выбегаллы...» [Шитиков и др., 2008б]; уточню для молодежи: Амвросий Амбрузович Выбегалло – персонаж повестей "Понедельник начинается в субботу" и "Сказка о тройке" [А. Стругацкий, Б. Стругацкий, 1993].

<sup>5</sup> Здесь я привел далеко не полный список только монографических работ по биометрии, которые выбрал из библиографии по количественным методам в экологии и гидробиологии, составленной **А.И. Бакановым** [Количественные методы экологии..., 2005, с. 234-404]; всего в этой библиографии – 4460 наименований. Укажу еще две работы [Goodall, 1962; Терентьев, 1980], где можно найти ссылки на биометрические исследования.

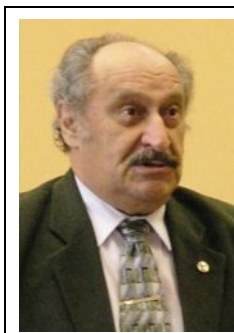


**Баканов Александр Иванович (1940-2004)** – отечественный гидробиолог, эколог.

ке, определенным образом; в) исследуемая для характеристики всей генеральной совокупности. Для того чтобы по выборке можно было получить достаточно точную характеристику всей генеральной совокупности, *необходимо организовать правильный отбор объектов из генеральной совокупности (выделено мной. – Г.Р.)*» [Плохинский, 1970, с. 19].

«Биометрическое исследование в центр внимания всегда ставит *выборку – множество значений случайной величины, совокупность вариантов, набор чисел*; отдельная варианта – объект несущий качественный или числовой признак... Основанная особенность выборки как множества значений случайной величины – это отличие отдельных вариант друг от друга, явление *изменчивости*, варьирования, появления отличий между отдельными вариантами. Биологу важно знать обычные причины варьирования. Один из источников, эндогенный, – это индивидуальные отличия по *статусу* и по *состоянию*. Например, животные одного возраста различны индивидуально, генетически, т. е. по статусу. Кроме того, каждое из них в разные годы, сезоны, время суток имеет разные морфологические характеристики, т. е. отличается по состоянию... Другой источник отличий между вариантами – факторы внешней среды, т. е. условия проведения наблюдений, среда существования объекта, возможная причина, определяющая текущее состояние объекта... С методической точки зрения при наблюдениях или в эксперименте самым важным оказывается обязательная *регистрация* максимально возможного числа факторов (как внешних, так и внутренних). Тогда появляется возможность исследовать их раздельное действие на объект, поскольку существуют методы, которые позволяют из многокомпонентной среды вычленять эффекты действия отдельных факторов (*выделено авторами. – Г.Р.)*» [Ивантер, Коровос, 2005, с. 10-12].

А что бы коллег не обвинили «в заимствовании представлений о "мнимых повторностях"»<sup>6</sup> приведу более раннее высказывание **Э.В. Ивантера** [1979, с. 3-4], демонстрирующее полное понимание негативных последствий некорректного применения статистических методов: «При этом следует иметь в виду, что сама по себе статистическая обработка данных, как бы



**Ивантер Эрнест Викторович**  
(г.р. 1935) –  
отечественный зоолог, эколог.

<sup>6</sup> А такое – вполне вероятно в рамках этой дискуссии: ведь уже «поставлено на вид» отечественной науке – труды С. Хёлберта не читаются, не изучаются и не цитируются [Козлов, 2003; Козлов, Хёлберт, 2006]...

ни была она совершенна с точки зрения математики, не может служить гарантией качества выполненного биологом исследования и не способна обеспечить надежности полученных им результатов, если само исследование проведено неправильно или использованные данные ошибочны. Более того, формальное применение математических методов, без понимания их сути и приложимости к тем или иным биологическим явлениям, и вообще злоупотребление вариационной статистикой, слепое использование её даже когда в этом нет никакой необходимости, может принести не пользу, а вред». И это притом, что в 70-80-х годах достаточно популярным было следующее ошибочное, но авторитетное суждение: «В настоящее время применение статистических методов требует сравнительно небольших математических знаний и лишь некоторого навыка. В большинстве встречающихся на практике случаев выкладки сводятся к простым арифметическим вычислениям» [Бейли, 1963, с. 11].

Завершая обсуждение своего участия в этой, в целом, совершенно неконструктивной дискуссии, соглашусь со следующей её оценкой [Шитиков и др., 2008б, с. 91]: «обильное цитирование статьи (*имеется в виду [Hurlbert, 1984]. – Г.Р.*) в зарубежных источниках определяется скорее не её научно-методологической ценностью, либо грандиозностью полученных результатов, а чисто психологическими моментами:

- желанием примкнуть к развернутой критикующей компании и самому получить шанс уличить;
- попыткой отрицать правомочность клейма "псевдорепликация" на своих работах, либо работах своих коллег;
- просто как предупредительный сигнал рецензенту "Хёлберта читал, в своей работе учитывал и в этом направлении замечаний ко мне быть не должно".

Так завязывается 20-летняя дискуссия, которая лишь частично имеет вид научной»<sup>7</sup>.

---

<sup>7</sup> Хотел, было поставить точку, но жизнь богаче на события. Уже после выхода сборника "Проблемы экологического эксперимента", получаю «электронку» из Финляндии от одного из инициаторов-участников этой дискуссии – **М.В. Козлова**, в которой ни слова по существу предметного научного анализа этой непростой проблемы, а очередные обвинения, на этот раз, в нарушении его авторских прав, так как «без его

## 2. Обзор методов планирования эксперимента<sup>8</sup>

«В целом вопрос о планировании эксперимента можно рассматривать с двух сторон. Во-первых, это проблема выбора действительной схемы эксперимента... Во-вторых, это анализ экспериментальных данных... Планирование эксперимента и анализ его результатов, безусловно, тесно связаны друг с другом» [Бейли, 1963, с. 141]. Таким образом, планирование эксперимента – это схема для анализа результатов на основе априорной информации. В зависимости от уровня априорной информации экспериментатор выбирает определенную модель планирования с целью подтвердить или отвергнуть ту или иную гипотезу. Причем, чем выше уровень и объем имеющихся знаний, тем более тонкие свойства объекта можно выявить в результате эксперимента и тем более изощренными становятся применяемые планы.

Создание системы классификации экспериментальных планов представляет собой сложную задачу. По *методу анализа и виду математической*

согласия» мы процитировали (с указанием авторства) большую часть его статей о «мнимых повторностях». Специально для него, и для напоминания коллегам, которые могут оказаться в подобной ситуации, процитирую выдержку из Закона Российской Федерации "Об авторском праве и смежных правах" (в редакции от 20.07.2004 № 72-ФЗ):



**Козлов  
Михаил  
Васильевич**  
(Mikhail V.  
Kozlov;  
г.р. 1962) –  
отечественный,  
финский  
энтомолог,  
эколог.

«Статья 19. Использование произведения без согласия автора и без выплаты авторского вознаграждения

1. Допускается без согласия автора и без выплаты авторского вознаграждения, но с обязательным указанием имени автора, произведение которого используется, и источника заимствования:

1) цитирование в оригинале и в переводе в научных, исследовательских, полемических, критических и информационных целях из правомерно обнародованных произведений в объеме, оправданном целью цитирования, включая воспроизведение отрывков из газетных и журнальных статей в форме обзоров печати».

<sup>8</sup> В этом разделе (носящем, скорее, «технический» характер), я конспективно представлю некоторые теоретические основы оптимального планирования эксперимента и обработки многофакторных опытов [Розенберг и др., 2008]; кроме того, я позволю себе не приводить биографические сведения и фотографии специалистов по планированию эксперимента, чьи имена названы некоторые из методов (Юден, Бокс, Хартли, Плакэтт, Рехтшафнер, Дженкинс и др.), так как они, все-таки, находятся «в стороне от основного курса» данной работы.



модели, используемой при представлении результатов многофакторного эксперимента, все классы планов можно объединить в три группы [Шеффе, 1980]:

1. планы дисперсионного анализа;
2. планы регрессионного анализа;
3. планы ковариационного анализа.

В алгебраической форме, наиболее общий вид уравнения модели для представления результатов многофакторного эксперимента (*план ковариационного анализа*), следующий:

$$y = \sum_i^p \beta_i x_i + \sum_j^k \gamma_j z_j + \varepsilon,$$

где  $y$  – вектор отклика модели [Малкина-Пых, 1998],  $x$  – матрица независимых переменных  $\{x_{ij}\}$ , которые могут быть как количественными, так и качественными;  $z$  – матрица количественных переменных  $\{z_{ij}\}$ , пробегающих непрерывный ряд значений;  $\beta$  – вектор эффектов (главные эффекты, эффекты взаимодействия, эффекты блоков, эффекты порядка варьирования факторов, остаточные эффекты и др.), подлежащих оценке по результатам дисперсионного анализа;  $\gamma$  – вектор коэффициентов регрессии;  $\varepsilon$  – случайная ошибка, относительно которой обычно постулируют некоррелированность и однородность. Модель для дисперсионного анализа (*план дисперсионного анализа*) включает только первую сумму, основанную на  $\{x_{ij}\}$  и  $\varepsilon$ , а для регрессионного анализа (*план регрессионного анализа*) – только вторую сумму, основанную на  $\{z_{ij}\}$  и  $\varepsilon$ . Задача любого вида анализа заключается в установлении существенности эффектов исследуемых переменных на фоне ошибки  $\varepsilon$ .

Еще одна классификация [Drapear, Smith, 1967; Адлер и др., 1976; Львовский, 1988] строится по задачам исследования и методам планирования эксперимента, используемым для их решения:

1. планы дисперсионного анализа (основаны на разложении суммарной дисперсии на составляющие; применяются для исследования сравнительно небольшого числа факторов [обычно не более 5], так как полный перебор вариантов требует постановки большого числа опытов [например, при варьировании пяти факторов на 3 уровнях необходимо поставить 243 опыта]); к данному типу планирования эксперимента относятся следующие методы: *неполноблочные планы (решетчатые планы), латинские планы (латинские и гипер-греко-латинские квадраты, кубы, прямоугольники, параллелепипеды, квадраты Юдена), теория сбалансированных блок-схем (BIB-схем, или Balanced Incomplete Block; см., например, [Smith, Street, 2003]), частично сбалансированных планов (PBIB-схем, или*

*Partially Balanced Incomplete Block*), ценные блок-схемы, решетчатые планы, сложные совмещенные планы и др.;

2. планы многофакторного анализа (используются для оценки линейных эффектов и эффектов взаимодействий многих факторов, варьируемых на одинаковом [симметричные планы] или неодинаковом [несимметричные планы] числе уровней; полный факторный эксперимент и его дробные реплики являются основой и «классикой жанра» таких планов; общее уравнение математической модели, представляющей результаты эксперимента по планам многофакторного анализа, имеет вид:

$$y = b_0 + \sum_i^p \beta_i x_i + \sum_{i>j} \sum_u^p \beta_{ju} x_j x_u + \dots + \sum_{i>j>\dots>k} \sum_k^p \beta_{ju\dots k} x_j x_u \dots x_k);$$

к этому типу планирования эксперимента относятся следующие методы: *симметричные двухуровневые и многоуровневые планы, многоуровневые несимметричные планы;*

3. планы для изучения поверхности отклика (применяются для детального изучения области оптимума и участков поверхности отклика со значительной кривизной, где линейная модель становится неадекватной); методы – *композиционные планы (композиционные схемы Бокса, планы Хартли, планы Вейстлейка), некомпозиционные планы* и пр.;
4. планы отсеивающего эксперимента (используются на стадии предварительных исследований для выделения существенных эффектов из большого количества варьируемых факторов; эти планы также используются при решении задач планирования в условиях неоднородностей дискретного типа, источниками которых могут быть, например, разные регионы сбора данных, разные установки, исполнители, способы обработки проб и т. д.); методы включают *насыщенные планы Плакетта и Бермана, сверхнасыщенные планы случайного баланса (планы Бута и Кокса и др.), планы последовательного отсеивания* и др.;
5. планы для экспериментирования в условиях дрейфа (действие неуправляемых факторов [типа неуправляемого дрейфа, характеризующего непрерывное изменение свойств объекта во времени или по какой-либо другой координате] выражается, чаще всего, в виде упорядоченного изменения выходных свойств объекта [например, аддитивного смещения поверхности отклика без её деформации]; в этом случае сама функция дрейфа имеет достаточно «плавный» характер и может быть представлена полиномом невысокой степени или другой «гладкой» функцией [например, экспонентой, логарифмической зависимостью]; зная характер дрейфа, можно реализовать план, элиминирующий его влияние на исследуемые эффекты, а также оценить эффекты дрейфа); методы планирования

включают планы, ортогональные к непрерывному дрейфу (таблицы полиномов Чебышева, планы Кокса), комбинированные планы и др.;

6. планы для динамических задач планирования (можно отнести к двум типам: сводимые и несводимые к статистическим [или, собственно, динамические]; в задачах, сводимых к статистическим, выше уровень «шумов», поэтому требуется большее число параллельных опытов); методами этого типа планирования являются *эволюционное планирование Бокса, планы Бокса–Дженкинса, планы адаптационной оптимизации* и пр.;
7. планы для изучения механизма явлений (в зависимости от уровня априорной информации), ставятся для решения следующих задач:
  - *Модель известна, константы известны; требуется уточнение* (не обязательно всех) констант. Планы такого эксперимента можно синтезировать для различных критериев оптимальности (обычно для D-оптимальности), причем, как в однократном, так и в последовательном вариантах.
  - *Модель известна, требуется оценка констант* – задача интерполяции для известной функции. Выбор критерия оптимальности обеспечивает синтез плана.
  - *Известно несколько альтернативных моделей*; требуется сравнить их, выбрать, в некотором смысле, наилучшую и оценить её константы. Такая задача приводит к планированию дискриминирующих экспериментов. План может быть синтезирован аналогично предыдущим случаям. Множества факторов в моделях должны пересекаться, а лучше – совпадать.
  - *Модель не известна* – этот случай приводит к обычной задаче аппроксимации неизвестной функции полиномом. Используется любой подходящий план. На основании результатов выдвигаются, если удастся, содержательные гипотезы о механизме явлений);
8. планы для построения диаграмм «состав – свойство» и «состав – состояние» (*симплексные решетки Шеффе, планы Мак-Лина–Андерсона, симплекс-центроидные планы, планы Дрейпера–Лоуренса*).

Настоящий обзор (даже не обзор, а перечисление) не является исчерпывающим. В работе [Голикова и др., 1974] рассмотрены также следующие планы: *Коно, насыщенный точный, D-оптимальный, несимметричный квази-D-оптимальный, насыщенный Рехтшафнера, композиционный по отношению к планам главных эффектов, схемы Бокса–Бенкина, насыщенный симплекс-суммируемый, минимаксный для проверки неадекватности линейной модели* и многие другие. Примеры постановки оптимального и экономного полевого эксперимента можно найти в методических указаниях [Проведение многофакторных опытов..., 1976]. Оптимальные пространственные размеще-

ния описаны, например, в недавно вышедшей книге [Егоршин, Лисовой, 2005].

Итак, можно резюмировать следующее. Математические методы планирования эксперимента позволяют:

- уменьшить ошибку эксперимента и сократить количество опытов;
- получить математические модели, обладающие оптимальными прогнозирующими свойствами;
- принимать решения на основе четких формализованных правил.

Выбор наилучшего плана эксперимента (оптимального в стратегическом смысле) позволяет во много раз повысить КПД исследования и снизить ресурсно-временные затраты. Такой подход особенно важен, когда эксперимент проводится в условиях неоднородностей, чтобы на фоне мощных стохастических процессов корректно выделить эффект влияния факторов, действие которых интересует естествоиспытателя. Поскольку для экологических исследований в подавляющем большинстве случаев характерно наличие сильных источников неоднородностей, то анализ экспериментальных данных, полученных без четко продуманного плана, часто может оказаться ошибочным. При этом следует понимать, что невозможно сформулировать *единую стратегию* и *тактику* оптимального планирования эмпирических исследований для изучения экосистем различного типа («например, рациональная схема организации учета соловьев будет отличаться от наилучшего плана разбрасывания навоза» [Проблемы экологического..., 2008, с. 7]).

**Метод функций отклика.** Каждый фактор имеет свою область определения. Наряду с *принципом лимитирующих факторов Либиха–Шелфорда*, в моделировании экологических систем часто применяется *принцип совокупного действия факторов Митчерлиха* (подробнее см. главу 7, раздел 3), который может считаться, своего рода, прообразом метода функций отклика.



**Либих Юстус**  
(Justus von Liebig;  
1803-1873) –  
немецкий химик.



**Шелфорд Виктор**  
(Victor Ernest Shelford;  
1877-1968г.) – американский  
зоолог, эколог.



**Митчерлих Эйльхард**  
(Eilhard Alfred Mitscherlich;  
1874-1956) – немецкий  
почвовед, агрохимик.

Функция отклика – зависимость математического ожидания отклика ( $y$ ) от факторов ( $x_i$ ) [Исследовательские испытания..., 1980; Фёдоров, Гильманов, 1980]; как отмечалось выше, –  $y = F(x_i)$ . Метод функций отклика нашел широкое применение в инженерных науках (например, теории автоматического регулирования), теории планирования эксперимента и начал активно применяться в экологии [Малкина-Пых, Пых, 1992, 1994; Малкина-Пых, 1995а,б, 1996а,б, 1998; Пых, Малкина-Пых, 1996, 1997; Pykh, Malkina-Pykh, 2000].

Основной проблемой такого подхода является выбор конкретного вида функции отклика  $F$  (чаще всего, описание функции  $F$  задается дедуктивно, исходя из некоторых правдоподобных гипотез или теоретических представлений). Иным путем идут **Ю.А. Пых** и **И.Г. Малкина-Пых** [1997; Малкина-Пых, 1998; Pykh, Malkina-Pykh, 2000]. На первом этапе они получают частную зависимость функции отклика от одного фактора-аргумента при фиксированных значениях других, используя классическую методологию однофакторного эксперимента (таким образом, *частная функция отклика*  $y_j = f(x_j)$ ). *Обобщенная функция отклика* представляет собой некоторую комбинацию частных функций отклика:  $y = \Phi[f_j(x_j)]$ . Аналогией такого разделения может служить различие «физиологического» (в монокультуре) и «экологического» отклика видов (в смешанных посевах) на воздействие того или иного абиотического фактора [Ellenberg, 1953]. При этом, «подлежащий рассмотрению показатель и воздействующие на него экологические факторы могут зависеть или не зависеть от времени, что определяется как изучаемым явлением, так и конкретной постановкой задачи. В то же время частные и обобщенная функция отклика зависят только от значений экологических факторов и не зависят от времени» [Пых, Малкина-Пых, 1997, с. 170].



**Пых Юрий Александрович**  
(г.р. 1944) – отечественный математик, биофизик, эколог.

**Малкина-Пых Ирина Германовна**  
(г.р. 1958) – отечественный математик, биофизик, психолог.



Параметрическая форма частных функций отклика задается исходя из наших знаний о качественном поведении рассматриваемого объекта. На практике, наиболее часто используются следующие частные функции отклика:

$$f(x) = ax^b \cdot \exp\left[-c \frac{x}{x_{\max} - x}\right], \quad f(x) = \frac{1}{1 + \exp(b - cx)},$$
$$f(x) = 1 - a(1 - \exp[-bx])^c;$$

при этом идентификации подлежат не отдельно параметры частных функций отклика ( $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $x_{\max}$  и пр.), а эти параметры в рамках обобщенной функции отклика  $\Phi$ . В результате имеем задачу нелинейной регрессии с достаточно большим числом параметров идентификации, которая решается с использованием стандартных пакетов прикладных программ.

Этот аппарат успешно применялся для решения проблем, связанных с прогнозированием продуктивности сортов сельскохозяйственных культур [Малкина-Пых, 1996а,б], последствий загрязнения территории радионуклидами [Пых, Малкина-Пых, 1997], предсказанием самоочищения звеньев экосистемы системы от различных поступивших загрязнителей, в том числе пестицидов [Малкина-Пых, Пых, 1992; Малкина-Пых, 1995а], прогнозированием динамики органического вещества почв при их использовании для производства сельскохозяйственной продукции [Малкина-Пых, Пых, 1994; Малкина-Пых, 1995б], с анализом изменений лесных экосистем под воздействием климата [Fritts et al., 1971; Fritts, Wu, 1986; Suarez et al., 2004], зонированием территорий по степени антропогенной нагрузки [Гелашвили и др., 2006в; Розенберг и др., 2010] и др.

**Планирование объема выборки.** Чуть подробнее остановлюсь лишь на одном аспекте планирования эксперимента, к которому имел некоторое отношение, – планирование числа наблюдений для получения средней с заданной точностью [Розенберг, 1976б; Усманов, 1984]. Хотя с момента решения этой задачи прошло уже больше 30 лет, эмпирический подход в «этом деле» продолжает присутствовать. Так, например, *экспериментальное изучение* пространственного распределения крупных почвенных беспозвоночных в трех типах лесных почв европейской части России [Савин и др., 2006] показало, что необходимое число проб площадью 76 см<sup>2</sup> для получения репрезентативных данных о численности животных варьирует в пределах 25-35 проб, для оценки таксономического разнообразия – 70-110 проб (для разных типов почв).

Во всех пособиях по биометрии можно найти следующую формулу:

$$N_b = V(n)^2 / p^2,$$

где  $N_b$  – планируемый объем выборки,  $n$  – объем первоначальной выборки,  $V(n)$  – коэффициент вариации,  $p$  – точность определения планируемой средней. Недостаток этой классической формулы (она не учитывает случайный

характер определения коэффициента вариации  $V$  преодолевается путем расчета уточненного планируемого объема выборки [Розенберг, 1976б]:

$$N_R = N_b \left[ 1 + S_t \sqrt{(2/n)} \right] n / (n - 1),$$

где  $S_t$  – показатель функции Лапласа (для  $t$  – степени надежности получаемого результата, – меняющегося от 0,08 до 0,95, значение  $S_t$  будет меняться от 1,28 до 1,96). Замечу, что при высоком значении  $t$  надежность «вступает в конфликт» с экономичностью исследования, так как для больших  $t$  будут получаться и большие  $N_R$ ; следовательно, выбор величины  $t$  должен заметно зависеть от цели исследования.



**Лаплас**  
**Пьер-Симон**  
(Pierre-Simon Laplace;  
1749-1827) –  
французский  
математик,  
астроном.

Эту «оценку сверху» ( $N_R$ ) использовал **И.Ю. Усманов** [1984] при планировании числа наблюдений для определения средних показателей продуктивности сельскохозяйственных растений (см. табл. 2.2). В качестве исходной была использована выборка ( $n = 50$ ) растений пшеницы сорта "Московская-35", выращенных в условиях микроделяночного полевого опыта на фоне удобрений  $N_{90}P_{90}K_{90}$  при стандартной густоте посева. Расчеты были выполнены для  $p = 5\%$  и  $p = 10\%$  уровней предсказания,  $S_t = 1,96$ , что соответствует  $t = 95\%$ .



**Усманов**  
**Искандер**  
**Юсуфович**  
(г.р. 1950) –  
отечественный  
ботаник,  
физиолог  
растений,  
эколог.

Таблица 2.2

**Планирование числа наблюдений для определения  
средних показателей продуктивности растений  
(пшеница, сорт "Московская-35",  $n = 50$ )**

Показатель продуктивности	Среднее	$V(n)$	$N_b$		$N_R$	
			$p = 5\%$	$p = 10\%$	$p = 5\%$	$p = 10\%$
Общее число стеблей	2,4	49	96	24	141	35
Длина главного стебля, см	86,5	14	8	2	11	3
Масса соломы, г	3,7	51	104	26	148	37
Масса листьев, г	0,5	56	125	32	183	46
Длина колоса, см	10,3	18	13	4	20	5
Масса колоса, г	1,5	32	41	11	58	14
Число зерен	32,0	25	25	7	36	10
Масса зерен, г	1,1	33	44	11	63	15

Как видно из **табл. 2.2**, при планировании с использованием  $N_R$ , несколько увеличивается (примерно, в 1,5 раза по сравнению с  $N_b$ ) число необходимых для анализа параметров растений, что компенсируется повышением вероятности получения достоверного результата. Если дисперсия параметра является объективным показателем, определяющим планируемый объем выборки, то точность планируемого числа наблюдений ( $S_i$ ) выступает в качестве субъективного фактора, определяемого исследователем. Выбор необходимой точности зависит от целей эксперимента, важности предполагаемых результатов, стоимости получения этих результатов и пр. Так, для 10%-ного уровня необходимо, примерно, в 4 раза меньшее число наблюдений, чем для 5%-ного уровня.

### 3. «Все мы вышли из грейг-смитовской "Количественной экологии растений"...»<sup>9</sup>

Конец 60-х годов уже прошлого века (и тысячелетия) ознаменовался выходом в свет двух важных для отечественных исследователей работ по количественной экологии и геоботанике – перевода монографии "Количественная экология растений" [Greig-Smith, 1957; Грейг-Смит, 1967]<sup>10</sup> и монографии **В.И. Василевича** [1969] "Статистические методы в геоботанике"; потом, как говорится, «процесс пошел...» (обзоры см.: [Количественные методы экологии..., 2005; Шитиков и др., 2005; Розенберг, 2007a]).



**Василевич  
Владислав  
Иванович**  
(г.р. 1935) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог,  
эколог.

<sup>9</sup> Это интересно: расхожая фраза о русских писателях «Все мы вышли из гоголевской "Шинели"», как было показано [Рейсер, 1968], принадлежит... французскому критику **Э. де Вогюэ** и приведена в его книге "Le roman russe" 1886 г.

**Вогюэ Эжен Мелькиор де** (Eugène-Melchior vicomte de Vogüé; 1848-1910) – французский дипломат, писатель-путешественник, археолог, меценат, литературный критик.



<sup>10</sup> **Грейг-Смит Питер** (Peter Greig-Smith; 1922-2003) – британский фитоценолог, эколог.

На протяжении 50 лет (40 лет для отечественных исследователей) книга Грейг-Смита является одной из основных монографических работ по количественной геоботанике [Розенберг, 2007a].



«Переход от качественного к количественному подходу характерен для развития любой отрасли науки. Когда достигается определенная степень понимания явлений в общих чертах, внимание исследователей, естественно, сосредотачивается на более тонких деталях структуры или поведения, наблюдаемые различия которых менее значительны и могут быть оценены лишь с помощью измерения. Не удивительно, что количественный подход развился ранее в большинстве отраслей наук о неживой природе, чем в биологической науке. По-видимому, одно из наиболее значимых различий между физикой и химией, с одной стороны, и биологией, с другой, состоит в том, что во первых обычно можно временно изолировать одну переменную величину для изучения, в то время как в биологии это редко бывает осуществимо. Таким образом, в физике и химии относительно простая программа качественных исследований позволяет легко установить общие черты явлений и подготовить путь для применения более точных количественных методов. В биологии не только редко удается изолировать для изучения отдельные переменные, но объекты изучения сами обычно настолько сложны, что плохо поддаются измерению» [Greig-Smith, 1957, p. 7; Грейг-Смит, 1967, с. 13].

Далее, в соответствии с классификацией статистических методов [Прикладная статистика..., 1987; Орлов, URLa,б], обозначенной в этой главе выше, я конспективно рассмотрю четыре основные области эмпирико-статистического моделирования.

### **Статистика (числовых) случайных величин**

«Цели, для которых применяется количественная оценка растительности, укладываются в рамках одной из трех категорий: а) общая характеристика состава растительности на определенном участке, причем производится также сравнение с другими территориями или с тем же участком в другое время; б) изучение изменений в составе растительности в пределах одного участка; в) взаимосвязь изменений состава растительности с изменениями одного или нескольких факторов среды» [Грейг-Смит, 1967, с. 43]. «Одной из задач статистики... является сведение большого числа исходных данных к нескольким показателям с сохранением возможно большей части информации, содержащейся в первоначальном материале» [Василевич, 1969, с. 20].

**Определение средних, дисперсий, ошибок и пр.** Это, по-видимому, наиболее простой и часто используемый метод обработки результатов наблюдений. Однако следует еще раз подчеркнуть, что исчисление средних – не механическая счетная операция. Выбор средней должен согласовываться с предполагаемым распределением варьирующего и усредняемого признака

(кроме того, следует учитывать и цель определения средней тенденции). Различают арифметическое среднее, геометрическое среднее, средневзвешенную, медиану, бивес-оценку и другие показатели (подробнее см. главу 9, раздел 4; см. также: [Розенберг и др., 1993, 1994; Розенберг, 2002а, 2007а; Шитиков и др., 2003, 2005]).

**Размещение видов в пределах сообществ.** «Для геоботаников и фитогеографов представляет большой интерес выяснение причин, определяющих характер размещения изучаемых ими объектов – от размещения особей на небольшой площадке до размещения типов растительности и систематических групп растений на поверхности Земли... Поскольку изучение факторов, т.е. причин, определяющих распределение растений и растительности, является основной задачей геоботаники, любая методика, которая может способствовать их выявлению, очевидно, представляет ценность. В то же время нужно подчеркнуть, что обнаружение и анализ неслучайного распределения есть исходная точка дальнейшего исследования факторов, лежащих в его основе, а не самоцель» [Грейг-Смит, 1967, с. 90, 92]. «Наблюдая растительность любого участка, мы можем легко обнаружить, что особи одного вида распределены более или менее равномерно по площади, особи другого вида образуют скопления в определенных местах, а третий вид образует более или менее плотные пятна, разделенные промежутками, где особи этого вида почти полностью отсутствуют» [Василевич, 1969, с. 39].

Исследование горизонтальной структуры сообществ (фитоценозов) включает собственно *анализ распределения* видов (без учета конкретного положения пробных площадок на местности) и *анализ размещения* (с учетом такого положения). В первом случае, методы анализа практически остались прежними (многочисленные индексы гомогенности и гомотонности сообществ [Миркин и др., 1989; Крамаренко, 2006]). Что касается анализа размещений, то его методы, основанные на сравнении матриц сходства «*a la* цепи Маркова», весьма корректны [Pielou, 1965, 1977; Миркин, Розенберг, 1976; Миркин, Янтурин, 1981], но, к сожалению, пока все еще не нашли широкого применения в экологических и фитоценологических исследованиях [Кононов, Розенберг, 1978].

**Флуктуирующая асимметрия.** *Симметрия* (как, впрочем, и дополняющая её *асимметрия*), точная или приближительная, является важнейшим свойством живых организмов (см.: [М. Гиляров, 1944; Урманцев, 1974; Захаров, 1987; Гелашвили и др., 2004а,б] и главу 10, раздел 4). При этом различают три типа асимметрии: флуктуирующую, направленную и антисимметрию [Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1986, 2001].

*Флуктуирующая асимметрия* (англ. *fluctuating asymmetry*) представляет собой незначительные ненаправленные (случайные) отклонения от строгой симметрии в строении счетных признаков различных морфологических структур по разным сторонам тела, в норме обладающих билатеральной симметрией (например, для рыб – число лучей в парных плавниках, число чешуй в боковой линии и т. п.). С канонических позиций математической статистики, флуктуирующая асимметрия – это форма изменчивости различий между правой и левой сторонами, когда их значения нормально распределены вокруг нуля. Показатели флуктуирующей асимметрии выступают «главными характеристиками изменений гомеостаза [развития] с морфологической точки зрения» [Захаров и др., 2007, с. 79] и используются в качестве меры стабильности индивидуального развития живых организмов и для оценки качества (здоровья) среды («при средовом или генетическом стрессе величина асимметрии различных, даже не скоррелированных между собой признаков показывает согласованные изменения» [Захаров и др., 2007, с. 79]). *Направленная асимметрия* отличается от флуктуирующей тем, что значение признака на одной из сторон в среднем больше, чем на другой. Статистически это выражается в отличие от нуля среднего различия между сторонами. *Анти-симметрия* имеет место, когда асимметрия проявления признака является нормой, при этом совершенно не важно, в какую сторону направлено различие между сторонами. Статистически это выражается в том, что различия между правой и левой сторонами распределены вокруг нуля, но частоты распределения отклоняются от нормальности в сторону отрицательного эксцесса или бимодальности.

Перспективы применения флуктуирующей асимметрии в системе биомониторинга требует разработки корректных методов количественной оценки её величины, обзор которых можно найти в целом ряде работ [Кожара, 1985; Захаров, 1987; Захаров и др., 2000а; Palmer, Strobeck, 2001; Гелашвили и др., 2004б; Коросов, 2007; Зорина, 2009]. Число научных публикаций, посвященных флуктуирующей асимметрии, возрастает экспоненциально и сопровождается оживленной дискуссией (не всегда в «парламентских выражениях») как по методологическим проблемам, так и по методическим аспектам оценки стабильности (нестабильности) развития. В этом контексте показатель-



**Захаров  
Владимир  
Михайлович**  
(г.р. 1953) –  
отечественный  
зоолог, эколог,  
популяционный  
биолог,  
чл.-корр. РАН.

на, возникшая на страницах бюллетеня "Заповедники и Национальные парки", полемика по поводу издания группой **В.М. Захарова** практических рекомен-

даций для заповедников по использованию флуктуирующей асимметрии в целях оценки здоровья среды [Захаров, 2000; Захаров и др., 2000а,б; М. Козлов, 2001; Стабильность развития..., 2002; Гелашвили, 2002], аргументы которой «за» и «против» сведены в **табл. 2.3**.

Эта таблица не требует комментариев. Разве что, приведу еще одну цитату: «Некоторое удивление вызывает манера, в которой написана критическая заметка М. Козлова. В ней неоднократно высказывается сожаление по поводу отсталости российской науки. По его мнению, у него, как у представителя финской науки, есть все основания для снисходительного тона старшего товарища. Вот несколько цитат: "Такое упрощение я считаю крайне опасным: оно наверняка приведет к публикации в российских изданиях целого ряда работ, которые с точки зрения мирового научного сообщества будут представлять собой "информационный шум"»; "этот метод, прочно укоренившийся в сознании российских биологов, в настоящее время на Западе практически не используется, а сравнение выборочных оценок флуктуирующей асимметрии проводится с применением дисперсионного анализа"; "к сожалению, проблема мнимых повторностей в экологических исследованиях, с которой западные ученые после вышеуказанной публикации успешно борются, остается совершенно неизвестной для российских ученых"<sup>11</sup>. Хотелось бы заверить, что не все так плохо в российской науке. Конечно, если нет доводов более серьезных, чем постулат "это хорошо, потому что так поступают на Западе", в качестве основного можно использовать и его, но нам это не кажется достаточно убедительным. На наш взгляд, использование любого метода – не мода или попытка встать в строй западных исследователей и минимально выделяться среди них, чтобы тебя приняли за своего, а сознательный выбор в соответствии с поставленной задачей» [Стабильность развития..., 2002, с. 43].

<sup>11</sup> В этой критической рецензии есть и такой пассаж: «Результаты работ могут привести к ошибочным выводам и послужить основой для принятия необоснованных решений. Например, я могу легко доказать (при соблюдении всех условий, оговоренных в методическом руководстве), что любой (я подчеркиваю – любой!) источник выбросов не оказал отрицательного влияния на состояние окружающей среды» [М. Козлов, 2001, с. 26]. Замечу, что сам М. Козлов с коллегами, используя флуктуирующую асимметрию листьев березы извилистой сначала приходит к выводу о возрастании этого показателя с приближением к источнику загрязнения [Kozlov et al., 1996], а в последствии объясняет этот рост тем, что имела место «недостаточная точность замеров..., наложившаяся на уменьшение размера листа при приближении к комбинату. Увеличение относительной ошибки измерения было неверно истолковано нами как увеличение асимметрии» [Козлов, 2001, с. 24]. Доказать можно всё... Здесь выражу только сожаление, что М. Козлов не учел эффект масштабирования линейных размеров, что *обязательно* необходимо делать при использовании пластических признаков [Гелашвили, 2002, с. 45].

## «За» и «против» флуктуирующей асимметрии

Критические замечания М. Козлова [2001]	Ответ коллектива авторов практического руководства для заповедников "Здоровье среды: методика оценки" [Стабильность развития..., 2002]	Комментарий Д.Б. Гелашвили [2002]
1	2	3
<p>Особенно подкупает простота методики замеров и расчетов флуктуирующей асимметрии: создается впечатление, что эта работа может быть легко выполнена даже школьниками средних классов. Однако так ли все просто на самом деле? К сожалению, ответ на этот вопрос будет отрицательным. Рассматриваемое методическое руководство отражает оптимистичный взгляд на универсальность соотношения между неблагоприятным воздействием на организм и уменьшением устойчивости развития, которое проявляется в увеличении флуктуирующей асимметрии. К сожалению, эта точка зрения отражает ситуацию примерно десятилетней давности.</p>	<p>Методика в том виде, в котором она описана в нашем руководстве, предложена для решения практических задач для широкого применения её на ООПТ. В связи с этим она дана в упрощенном виде. Однако следует заметить, что допущенные упрощения абсолютно корректны. О том, что «оптимистический взгляд на универсальность соотношения между неблагоприятным воздействием на организм и уменьшением устойчивости развития, которое проявляется в увеличении флуктуирующей асимметрии» обоснован, свидетельствует наш многолетний опыт ведения экологического мониторинга в различных регионах России... При этом применялся не только морфологический, но и другие тесты, характеризующие состояние организма: цитогенетический, иммунологический и биохимический подходы... Все эти показатели изменяются согласованно, что неудивительно, т. к. отражают состояние базовой характеристики состояния организма – гомеостаза.</p>	<p>Мы полностью солидарны с М. Козловым по поводу <i>кажущейся</i> (здесь и далее курсив автора. – Г.Р.) простоты метода оценки флуктуирующей асимметрии (далее – <i>ФА</i>), предложенной группой В.М. Захарова, но не более того. Иллюзия простоты, жертвой которой стал М. Козлов, обусловлена тем, что авторы критикуемого им руководства отнюдь не ставили своей целью вооружить работников заповедников методом <i>выявления и обоснования</i> флуктуирующих признаков. Задача руководства скромнее – привить навыки практического пользования новым методом. Этому предшествовала многолетняя кропотливая научная работа группы В.М. Захарова, отраженная и обобщенная в многочисленных статьях, диссертациях, монографиях, хорошо известных отечественным и зарубежным исследователям.</p>

**1**

В последние годы преобладает более осторожное, если не сказать скептическое, отношение к использованию флуктуирующей асимметрии для выявления стресса у животных и в особенности у растений. Названия некоторых дискуссионных статей говорят сами за себя: "Вальсирование с асимметрией" [Palmer, 1996] и "Что асимметрия половых признаков говорит нам о стрессе?" [Bjorkstein et al., 2000].

**2**

В обзорной статье А. Палмера и К. Стробека\* [Palmer, Strobeck, 1986], на которую, кстати, ссылается М. Козлов, упоминаются, по крайней мере, 14 иностранных исследователей, использующих аналогичный показатель.

**3**

Однако манипулирование читателем путем цитирования броских заголовков статей (например, "Вальсирование с асимметрией"... ) вряд ли уместно. Кстати, и сам А. Палмер, являющийся признанным апологетом  $\Phi A$ , в своей работе [Palmer, Strobeck, 2001] обсуждает 18 алгоритмов оценки  $\Phi A$ , но отнюдь не предаёт её анафеме. О необходимости совершенствования методов количественных оценок  $\Phi A$  шла оживлённая дискуссия на 3-й Международной конференции "Здоровье среды" (22-23 мая 2001 г., Москва)... На этой же конференции выступал сам А. Палмер и другие специалисты.

Любое измерение признака содержит в себе некоторую ошибку. Следовательно, даже при замере идеально симметричного организма мы можем получить отличное от нуля значение флуктуирующей асимметрии. Очевидно, что ошибка измерения должна быть учтена в расчетах... а это достигается многократным (на практике – двух- либо трехкратным) проведением замеров. Данные замеров при этом не усредняются, а используются в дисперсионном анализе... Из этого анализа мы узнаём, достоверно ли отличие полученного нами значения флуктуирующей асимметрии от нуля, то есть имеем мы дело с истинным значением либо с помехой.

При разработке системы признаков для анализа стабильности развития для всех рекомендованных в нашем методическом руководстве объектов мы проводили анализ признаков на направленность асимметрии и антисимметрию. Как показали наши исследования, ни направленность асимметрии, ни антисимметрии для этих признаков не наблюдается.

Алгоритм стандартной процедуры оценки  $\Phi A$  изучаемого признака всегда начинается с *обязательной* проверки статистически значимого отличия от нулевого среднего (тест на ненаправленность и случайность флуктуаций). Этот этап необходим на стадии выбора, обоснования и верификации флуктуирующего признака. В методическом руководстве В.М. Захарова и сотрудников приведены признаки, для которых этот этап был выполнен в предшествующих работах! Кстати, выражение М. Козлова «идеально симметричный организм» является информационным шумом, поскольку в реальном мире идеальной симметрии не существует! [Вейль, 1968].

**1**

Предложение авторов рассматриваемого здесь руководства суммировать (на первых этапах анализа данных!) значения флуктуирующей асимметрии для ряда признаков одного и того же объекта вызывает серьезные возражения. Если анализируемые признаки скоррелированы (как, например, разные промеры листовой пластинки березы), то замер нескольких из них не даст никакой дополнительной информации по сравнению с замером любого из них. Если же признаки изменяются независимо друг от друга, суммирование может привести к потере важной информации либо даже к ошибочным выводам: если один признак дает четкую реакцию, а девять других не отвечают на воздействие, усреднение окажет плохую услугу исследователю. Так что суммирование как способ «свертывания информации», если без него не обойтись, стоит применять только на завершающих этапах анализа, приводя при этом не только среднее значение, но и индивидуальные уровни асимметрии для каждого из изученных признаков в отдельности.

**2**

Нельзя надежно охарактеризовать стабильность развития организма, анализируя лишь один признак. При работе с одним признаком... велик элемент ошибки. Для характеристики организма в целом нам необходима выборка признаков. Использование интегральной характеристики позволяет сглаживать различия между чувствительностью признаков в разных выборках. А так как, в конечном счете, нас интересует стабильность развития не одной конкретной особи, а популяции в целом, мы используем среднюю величину для популяционной выборки... В принципе, при использовании нескольких признаков можно также просчитать и обобщенную дисперсию для выборки, однако такой подход достаточно сложен, и мы не можем рекомендовать его для широкого применения в практических целях [Zakharov et al., 1991]. Кроме того, существенным недостатком дисперсии как показателя является ее высокая чувствительность к сильно уклоняющимся вариантам. Важным преимуществом использования средней величины асимметрии является то, что на основе такого интегрального показателя возможно построение балльной шкалы для оценки степени отклонения стабильности развития от нормы, которая позволяет представлять результаты более наглядно.

**3**

Еще большее недоумение вызывает фраза: «если анализируемые признаки скоррелированы». Безусловно, скоррелированные признаки или их асимметрию использовать для оценки  $\Phi A$  нельзя. Но какое отношение это имеет к авторам руководства, которые рекомендуют *нескоррелированные* признаки листовой пластинки березы. Что касается «свертывания информации», то процедура суммирования (линейная) – один из распространенных подходов в индексологии. Мы предложили [Гелашвили и др., 2001] новый подход математической процедуры, позволяющей с любой степенью точности определять  $\Phi A$ , заимствованный из кристаллографии и основанный на использовании так называемой свертки.

**1****2****3**

Трудно (скорее даже невозможно) согласиться с предложением авторов оценивать значимость различий между выборками по критерию Стьюдента. Этот метод, прочно укоренившийся в сознании российских биологов, в настоящее время на Западе практически не используется, а сравнение выборочных оценок флуктуирующей асимметрии проводится с применением дисперсионного анализа (ANOVA, или ANalysis Of VAriance)

Сравнение средних можно производить как с применением *t*-критерия Стьюдента, так и методом ANOVA... Если говорить о сравнении выборок, то оба подхода близки и могут быть выведены один из другого... Кроме того, главное назначение дисперсионного анализа состоит в оценке влияния определенных факторов., хотя для работы с природным материалом для этого лучше использовать непараметрические критерии. Задача опубликованного нами практического руководства – обеспечить сбор данных по единой методике с использованием интегральных показателей асимметрии и оценить их отклонения от условно нормального состояния. Для этого использование *t*-критерия Стьюдента адекватно и корректно.

Совершенно непонятно, чем плох *t*-критерий Стьюдента, который может и должен применяться при *парных сравнениях* (независимо от географии и на Западе, и на Востоке). При множественных сравнениях следует, например, применять *поправку Бонферрони*. Что касается дисперсионного анализа, то теоретический анализ и наш опыт изучения *ФА* общественных насекомых... свидетельствует об эффективности многомерного дисперсионного анализа (MANOVA).

При оценке антропогенного воздействия на экосистемы особого внимания заслуживает выбор мест сбора материала. Подавляющее большинство работ подобного типа, публикуемых Российскими учеными, основываются на сравнении выборок всего из 3-5 мест сбора, расположенных к тому же вдоль одного (я подчеркиваю – одно-го) градиента загрязнения. Такой же методике придерживаются и авторы рассматриваемого руководства. К сожалению, эта методика в корне

С советом М. Козлова «внимательно подходить к выбору мест сбора материала» нельзя не согласиться. В нашей работе мы, как правило, анализируем выборки из мест, удаленных друг от друга не более чем на 20 км. Едва ли можно ожидать, что точки, удаленные друг от друга на такое расстояние, находятся под влиянием существенно различающихся климатических условий... Если мы сравниваем стабильность развития в двух точках, расположенных на разном удалении от источника загрязнения и, найдя различия, утверждаем, что стабильность развития в этих точках различна, то наше утверждение корректно...

В заключение не могу отказать себе в удовольствии еще раз процитировать М. Козлова: «Я считаю это направление весьма многообещающим, но лишь при условии тщательного сбора исходной информации и скрупулезного анализа полученных результатов» (с. 25). С этим выводом трудно не согласиться.



порочна, поскольку не позволяет отличить предполагаемое воздействие выбросов от влияния иных, не учтенных исследователем факторов среды... Другими словами, различия между «воздействием» и «контролем» должны сравниваться с изменчивостью внутри каждой из этих групп.

Такой подход обоснован, тем более что воздействие источника загрязнения часто носит направленный характер (в направлении господствующих ветров) и нет смысла искать эффект воздействия в противоположном направлении, как рекомендует М. Козлов.

\* – фотографии А. Палмера и К. Стробека приведены далее (см. с. 89-90).



**Гелашвили  
Давид  
Бежанович**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
зоолог, эколог.

Теперь, несколько слов, собственно о методе определения флуктуирующей асимметрии. Сегодня известно достаточно много интегральных индексов флуктуирующей асимметрии, из которых рассмотрим несколько, различающихся алгоритмами нормировки.

Введем следующие обозначения:  $L_{ij}$  и  $R_{ij}$  – значения  $j$ -го признака ( $j = \overline{1, n}$ ), соответственно, слева и справа у  $i$ -й особи ( $i = \overline{1, m}$ ),  $FA_{ij}$  – значение асимметрии  $j$ -го признака у  $i$ -й особи,  $b_{ij}$  – бинарное значение асимметрии (0 – отсутствие асимметрии  $j$ -го признака у  $i$ -й особи, 1 – наличие). Большая часть предложенных схем для анализа флуктуирующей асимметрии множества признаков представляет собой комбинацию нескольких элементов, среди которых можно выделить нормирование данных, свертку информации и применение того или иного статистического критерия.

*Нормирование данных* необходимо, когда выявлена значимая размер-зависимость асимметрии, либо когда разные признаки имеют разную размерность, а также когда имеет место значительная гетерогенность асимметрии признаков. Чаще всего нормировка производится следующим образом [Захаров и др., 2000a]:

$$FA_{ij} = \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})},$$

где  $L$  и  $R$ , еще раз, левая и правая стороны тела;  $(L - R)$  и  $|L - R|$ , соответственно, величина асимметрии, то есть разность между величиной признака на левой и правой стороне тела с учетом знака и по абсолютной величине (по модулю);  $(L + R)$  – суммарная величина признака на обеих сторонах тела.

Возможен иной метод нормировки:

$$FA_{ij} = \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{\text{avg}|L_{ij} - R_{ij}|},$$

где  $\text{avg}|L_{ij} - R_{ij}|$  означает усреднение по всем выборкам, рассматриваемым в исследовании. Эта нормировка направлена на то, чтобы снять гетерогенность асимметрии различных признаков. В результате применения такой нормировки, значения асимметрии оказываются распределены вокруг единицы.

Наиболее распространенным способом *свертки информации* является простое суммирование значений асимметрии всех признаков:

$$FA_i = \sum_{j=1}^n FA_{ij},$$

где  $n$  – число признаков.

Для оценки величины флуктуирующей асимметрии по интегральному показателю имеет значение как частота проявления асимметричного признака

(т.е. «пенетрантность»), так и его выраженность (величина; т.е. «экспрессивность»). Алгоритмом, удовлетворяющим не только этим требованиям, но и позволяющим оценивать полностью симметричные и антисимметричные объекты, является *свертка функций*, успешно применяемая для оценки степени инвариантности атомных структур псевдосимметричных кристаллов относительно изометрических преобразований пространства [Чупрунов и др., 1988а,б] и используемая для оценки степени симметричности биообъектов [Гелашвили и др., 2004б-г]. Свертка может быть интерпретирована как скалярное произведение функций, образующих бесконечномерное пространство векторов, и записана в виде функционала:

$$\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = \frac{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3) f(g(x_1, x_2, x_3)) dx_1 dx_2 dx_3}{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3)^2 dx_1 dx_2 dx_3},$$

где интегрирование ведется по всей области  $\Omega$  определения функции  $f(x_1, x_2, x_3)$ . Величина асимметрии в этом случае может быть представлена выражением:

$$FA_i = 1 - \frac{2 \sum_{j=1}^n (L_{ij} \cdot R_{ij})}{\sum_{j=1}^n (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}.$$

Метод оценки степени инвариантности биосистем, основанный на использовании данного функционала, является достаточно универсальным и эффективным по следующим причинам [Гелашвили и др., 2004б]:

- величина  $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)]$  всегда находится в интервале от  $-1$  до  $+1$ , что позволяет использовать функционал для оценки симметрии, асимметрии и антисимметрии, а также сравнивать оценки, полученные с помощью батареи тест-организмов;
- придавая разный смысл функции  $f(x_1, x_2, x_3)$  – длина, число отверстий, цвет и т. д. – можно оценивать степень симметричности биообъектов практически по любой комбинации признаков по единому алгоритму;
- определяя соответствующим образом оператор преобразования  $g$ , можно оценивать степень симметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотной, трансляционной и др.);
- предлагаемый подход дает возможность оценить симметрию (асимметрию) с любой степенью подробности, поскольку учитывает не только альтернативное, но и непрерывное варьирование признака;

- наконец, алгоритм свертки позволяет автоматизировать распознавание степени симметричности биообъектов с помощью компьютерных технологий.

Особенностью этого метода является и то, что он носит нелинейный характер, при этом нормировка производится одновременно со сверткой.

Очень важный аспект использования флуктуирующей асимметрии при оценке тех или иных воздействий (как природного, так и антропогенного характера) состоит в следующем [Зорина, 2009]. Число публикаций, в которых показано изменение величины флуктуирующей асимметрии под воздействием антропогенных факторов, во много раз превышает количество работ по её фоновой изменчивости [Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1996]. Но, не зная нормального проявления асимметрии, нельзя говорить о её поведении в экстремальных условиях. В результате проведенного сравнительного анализа на разных группах организмов (гадюка обыкновенная, бурозубка обыкновенная, полевка рыжая, лютик едкий, береза повислая и береза пушистая [Зорина, 2009; Зорина, Коросов, 2009]) было показано, что

- доля флуктуирующей асимметрии не превышает 25% в общей изменчивости всех изученных билатеральных признаков;
- направленная асимметрия наблюдалась у 8% признаков;
- естественные факторы среды в природных условиях и антропогенные воздействия могут определять одинаковую интенсивность уровня флуктуирующей асимметрии.

Все это заставляет весьма осторожно (с «открытыми глазами») подходить к оценке разного рода воздействий путем определения флуктуирующей асимметрии параметров тех или иных организмов.

В качестве примеров достаточно эффективного использования флуктуирующей асимметрии для сравнения различных воздействий на популяции, назову всего три работы<sup>11</sup> – по млекопитающим [Гилева и др., 2007] – межвидовые и межпопуляционные сравнения у грызунов (Mammalia: Rodentia), по рыбам [Романов, 2001, 2010] – сравнение заводского и естественного воспроизводства лососей и корюшки разных водоемов, и по древесным растениям [Солдатова, 2006] – биоиндикация качества городской среды с использованием березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.).

**Флуктуирующая асимметрия признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta*.** В качестве иллюстрации, чуть более подробно рассмотрим исследование Д.Б. Гелашвили с соавторами [2004г], которые изучали флук-

---

<sup>11</sup> Не потому, что эти работы – лучшие, а, скорее, потому, что в них рассмотрено применение данной методики к диаметрально различным объектам и они раньше других «попались» мне на глаза...

тулирующую асимметрию признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta*, самая северная популяция которой известна в окрестностях г. Тольятти [Епланова и др., 2001; Гелашвили и др., 2004г, 2007в; Епланова, 2005а]. Этот аспект особенно интересен в связи с аналогичным исследованием по прыткой ящерице *Lacerta agilis* [Жданова, 2003], где было показано, что уровень случайной изменчивости флуктуирующей асимметрии возрастает в северной части ареала. У разноцветной ящурки *Eremias arguta* статистическому анализу были подвергнуты два билатеральных признака: количество бедренных пор и количество верхнегубных щитков. Животные были отловлены в 2001-2002 гг.; общий объем выборки составил 105 особей, из которых 63 – самцы и 42 – самки.

В табл. 2.4 приведены оценки уровня флуктуирующей асимметрии выборок самцов и самок разноцветной ящурки *Eremias arguta* (а также объединенной выборки), рассчитанные по алгоритмам, приведенных в работах разных авторов.

Таблица 2.4.

**Интегральные оценки флуктуирующей асимметрии выборок разноцветной ящурки *Eremias arguta***

Алгоритмы	Выборки			P*
	Самцы	Самки	Самцы + Самки	
$FA_1 = \frac{1}{n \cdot m} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n b_{ij}$	<b>0,55</b>	<b>0,52</b>	<b>0,54</b>	<b>0,69</b>
$FA_2 = \frac{1}{n \cdot m} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{\text{avg} L_{ij} - R_{ij} }$	<b>1,04</b>	<b>0,94</b>	<b>1,00</b>	<b>0,49</b>
$FA_3 = \frac{1}{n \cdot m} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	<b>0,036</b>	<b>0,034</b>	<b>0,035</b>	<b>0,74</b>
$FA_4 = 1 - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{2 \sum_{j=1}^n (L_{ij} \cdot R_{ij})}{\sum_{j=1}^n (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}$	<b>0,0050</b>	<b>0,0048</b>	<b>0,0049</b>	<b>0,84</b>

\*  $p$  – уровень значимости различий при сравнении выборок самцов и самок по критерию Манна–Уитни.

Полученные значения индексов позволяют провести сравнение выборок. Результирующие значения, характеризующие особь, заведомо отклоняются от нормального распределения, поэтому для сравнения был использован

непараметрический критерий Манна–Уитни (англ. *Mann–Whitney U test* [Mann, Whitney, 1947]). Различий по уровню флуктуирующей асимметрии между самцами и самками не обнаружено, что подтверждает ранее полученные результаты об отсутствии гендерных различий по отдельным признакам. Данный вывод позволяет, например, корректно рекомендовать объединение самцов и самок в единую выборку при проведении дальнейших исследований.

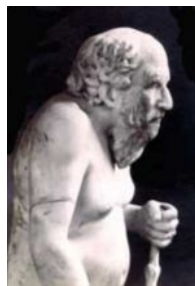
Завершить это обсуждения я хочу кратким разбором статьи **А. Палмера** [Palmer, 1996], которая представляет интерес в нескольких аспектах:

- прежде всего, у неё весьма оригинальное и броское название "Вальсируя с асимметрией: действительно ли флуктуирующая асимметрия – мощный новый инструмент для биологов или только очаровательное новое танцевальное па?";
- во-вторых, она вызвала оживленную «пикировку» в рассмотренной выше дискуссии «Захаров–Козлов–Гелашвили»;
- в-третьих, её автор – А. Палмер – известный и авторитетный специалист в данной области количественной экологии;
- наконец, статья написана «на рубеже веков» (и даже – тысячелетий), что делает её особенно интересной и как итоговую работу, и как возможное «целеуказание» для дальнейших исследований.

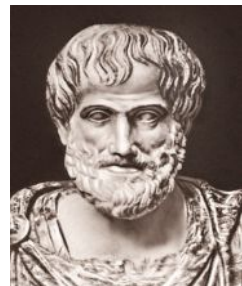
Палмер «копает» глубоко – в соответствии с **Диогеном Лаэртским** [1979, с. 64], который говорил, что «не только философы, но и весь род людей берет начало от эллинов», он ведет свой обзор проблем флуктуирующей асимметрии с **Аристотелем**, который еще в те далекие времена обращал внимание на асимметрию клешней крабов и других ракообразных. Далее – «процесс пошел» и «литература по морфологиче-



**Палмер Аллисон Ричард**  
(Allison Richard [Rich] Palmer;  
г.р. 1951)  
– канадский зоолог, эколог, гидробиолог.



**Диоген Лаэртский**  
(Διογένης ὁ Λαέρτιος;  
1-я пол. 3 в. н.э.) –  
позднеантичный историк философии.



**Аристотель из Стагирь**  
(Αριστοτέλης;  
384-322 до н.э.) –  
древнегреческий философ.

ской асимметрии судорожно и капризно прогрессировала, от анекдотических наблюдений и интересных историй, к обширным компиляциям явных асимметрий» [Palmer, 1996, p. 518]. Первоначально, морфологические асимметрии воспринимались как некие редкости, диковины (англ. *curiosities*) и лишь в последнее время естествоиспытатели стали понимать, что отклонения от симметрии – это нечто большее, чем просто артефакты.

Флуктуирующая асимметрия воспринимается как достаточно эффективный инструмент анализа соотношений между неблагоприятными воздействиями на организм и уменьшением устойчивости его развития, которое и проявляется в увеличении флуктуирующей асимметрии. При этом, «очарование этого нового и, по-видимому, простого инструмента привлекло значительное внимание, но его *некритическое применение* также породило большой скептицизм (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Palmer, 1996, p. 518]. Среди примеров, на которых Палмер демонстрирует работоспособность данного метода, назову его сравнительный анализ оценки эффективности метаболизма в зави-



**Озернюк  
Николай  
Дмитриевич**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
биофизик,  
специалист  
по биологии  
развития.

симости от температуры для гольца (*Misgurnus fossilis*) по данным **Н.Д. Озернюка** и аналогичное поведение усредненной величины флуктуирующей асимметрии также как функции температуры для ящериц (*Lacerta agilis*) по данным В.М. Захарова (хотя организмы и диапазоны температуры различны, отклонения от оптимальных

условий ведут к понижению эффективности метаболизма и росту флуктуирующей асимметрии).

С другой стороны, и в обзорной статье А. Палмера и **К. Стробека** [Palmer, Strobeck, 1986], и в «вальсирующей» статье Палмера [Palmer, 1996] подчеркивается, что «биологический сигнал», определяемый с помощью флуктуирующей асимметрии, весьма слаб (очень наглядна, например, приводимая им таблица, в которой для различных организмов [млекопитающие,



**Стробек  
Куртис  
[Кёртис]**  
(Curtis  
Strobeck;  
г.р. ? ) –  
канадский  
молекулярный  
биолог,  
генетик.

рыбы, птицы, насекомые, ракообразные] показан процент флуктуирующей асимметрии от размера самого признака; эта величина для всех рассмотренных объектов не превосходит 11,5%). Поэтому, без повышенного внимания к фундаментальным методологическим и концептуальным проблемам обоснования данного метода, статистический анализ

изменений флуктуирующей асимметрии может оказаться «биологически бессмысленным» (англ. *biological meaningless*). Однако, когда метод «используется с осторожностью, флуктуирующая асимметрия предлагает уникальный инструмент для количественных сравнений особенностей развития широкого диапазона организмов и [отдельных] признаков» [Palmer, 1996, p. 529].

## Многомерный статистический анализ

**Сопряженность между видами.** Коэффициент сопряженности – величина, определяющая степень ассоциированности или сопряженности видов; такой показатель незаменим в тех случаях, когда качественные признаки не поддаются упорядочению по самой природе явления. На практике коэффициент сопряженности применяют и для исследования связи между непрерывными случайными величинами, если отсутствуют сведения как о законе их распределения, так и о форме ожидаемой связи между ними. «Четкие связи между видами выявляются без применения специальных методов, однако часто встречаются менее тесные взаимоотношения, обнаружить которые не так легко...» [Грейг-Смит, 1967, с. 145]. «Растительные сообщества относятся к числу систем, характеризующихся довольно слабой целостностью... В растительном сообществе мы, как правило, встречаемся не с функциональными зависимостями, а со стохастическими» [Василевич, 1969, с. 70]. «Наличие таких сопряженностей между гидрохимическими переменными указывает на некоторые характерные особенности гидрологии в исследуемом водоеме, а наличие статистической связи между отдельными гидрохимическими и биологическими переменными может характеризовать отклик биотической компоненты экосистемы на изменение абиотических условий» [Булгаков и др., 2003, с. 103].

Число индексов (коэффициентов) взаимосвязи видов весьма велико, что свидетельствует об успешном развитии в рассматриваемый период «индексологии». Правда, большинство из этих показателей так и остаются на уровне «хорошо что-нибудь с чем-нибудь сложить и на что-то поделить...».

Здесь остановлюсь только на одном показателе – *трансформированном коэффициенте Дайса* (ТКД; [Миркин и др., 1972; Миркин, Наумова, 1974; Розенберг и др., 1978]):

$$\text{ТКД}(A,B) = [a - \min(b,c)] / [a + \min(b,c)] ,$$

где  $a$  – число совместных встреч видов  $A$  и



**Дайс Ли**  
(Lee Raymond Dice;  
1887-1977) –  
американский  
зоолог, эколог.

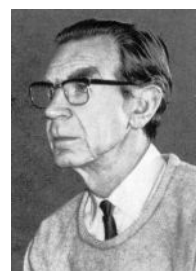


$B$ ,  $b$  – число встреч вида  $B$ ,  $c$  – число встреч вида  $A$ . Для этого показателя были определены ошибка и  $\chi^2$ -критерий достоверности. Преимущество этого индекса (именно для этого он и создавался) – это его независимость от так называемого  $d$ -эффекта (т. е. ТКД не зависит от числа совместного отсутствия видов  $d$ )<sup>12</sup>. Причем этот эффект достигается либо, когда виды действительно «не хотят» встречаться по каким-то экологическим соображениям, либо у них существенно различается встречаемость в данном типе растительности (например, пальма и берёза в Тольятти...). Этот индекс «выдержал» как теоретическую критику [Ефимов, 1976; Розенберг и др., 1978], так и прошел хорошую практическую апробацию (например, высокую эффективность и работоспособность этого коэффициента подтвердили построенные с его помощью количественные классификации луговой растительности Якутии [Кононов, Сафронеева, 1974; Кононов и др., 1976]).

Еще раз подчеркну своего рода «трезвость» подхода при выборе того или иного показателя взаимосвязи – *каждый из них обладает своей областью применимости и не существует единого и пригодного для всех случаев индекса*. Во все более четком определении этих областей применимости и видится путь дальнейшего развития «индексологии».

**Коэффициенты сходства.** «Ясно, что любая попытка объективного сравнения списков видов из разных сообществ (как бы полезен не был этот метод при сравнении флор разных регионов) основывается на таком количестве недоказанных предположений, что едва ли стоит предпринимать её. Это тем более справедливо, что необходимо принимать во внимание неточность флористических списков как критериев при характеристике сообществ» [Грейг-Смит, 1967, с. 209]. «Проблема качественной оценки или количественного определения сходства между объектами чрезвычайно важна в любой науке» [Василевич, 1969, с. 134].

Прогресс в этом разделе количественной геоботаники и экологии в целом за последние 30-40 лет не велик. Можно смело утверждать, что основными показателями сходства, наиболее часто используемыми в процедурах количественной классификации, остаются *коэффициенты Сьёренсена* и



**Сьёренсен  
Торвальд**  
(Thorvald Julius  
Sørensen;  
1902-1973) –  
датский ботаник,  
фитоценолог,  
биолог.

<sup>12</sup> Например, коэффициент линейной корреляции для четырехпольной таблицы (см., например, [Грейг-Смит, 1967, с. 70]) зависит от клетки  $d$ , и в случае очень большого числа совместно отсутствующих сравниваемых видов корреляция может быть близка к единице.

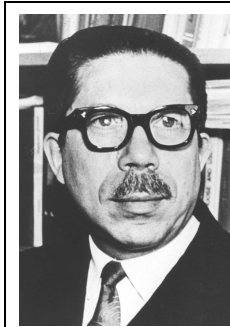
*евклидово расстояние* (по так или иначе нормированному пространству признаков-видов).

**Биоиндикация.** «Поскольку различия в растительности определяются различиями в условиях среды, следует ожидать, что они коррелируют друг с другом. Если различия в растительности или в факторах местообитания малы, выявить корреляцию с помощью качественного исследования очень трудно, и существующую связь можно установить лишь путем объективной оценки соответствующих количественных данных» [Грейг-Смит, 1967, с. 170]. Эти слова имеют прямое отношение не только к «взаимоотношениям» растительности и среды, но и в более широком, экологическом плане – биотических и абиотических компонент экосистем.

Наиболее часто цитируемой и в то же время наиболее «идеологически» расплывчатой областью экологии является некоторая совокупность методов, называемая «биоиндикацией». Хотя истоки наблюдений за индикаторными свойствами биологических объектов можно найти в трудах естествоиспытателей самой глубокой древности (правда, П. Грейг-Смит не рассматривает проблемы количественной геоботанической индикации, а в монографии В.И. Василевича [1969] они уже обсуждаются), до сих пор отсутствуют стройная теория и адекватные методы биоиндикации.

Относительно благополучно дело обстоит с описательным объяснением терминов. Например, согласно определению **Н.Ф. Реймерса** [1990, с. 44], «Биоиндикатор: группа особей одного вида или сообщество, по наличию, состоянию и поведению которых судят об изменениях в среде, в том числе о присутствии и концентрации загрязнителей... Сообщество индикаторное – сообщество, по скорости развития, структуре и благополучию отдельных популяций микроорганизмов, грибов, растений и животных которого можно судить об общем состоянии среды, включая ее естественные и искусственные изменения».

Безусловно, объективные факты свидетельствуют о существовании тесного влияния факторов среды на биотические процессы экосистемы (плотность популяций, динамику видовой структуры, поведенческие особенности). Такие факторы среды, как свет, температура, водный режим, биогенные элементы (макро- и микроэлементы) и другие, имеют функциональную важность для организмов на всех основных этапах жизненного цикла. Однако можно использовать обратную закономерность и судить, например, по видо-



**Реймерс  
Николай  
Федорович**  
(1933-1993) –  
отечественный  
зоолог, эколог.

вому составу организмов о типе физической среды. Поэтому «биоиндикация – это определение биологически значимых нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ. В полной мере это относится ко всем видам антропогенных загрязнений» [Криволуцкий и др., 1988, с. 11]. С этих позиций основной задачей биоиндикации является разработка методов и критериев, которые могли бы адекватно отражать уровень антропогенных воздействий с учетом комплексного характера загрязнения и диагностировать ранние нарушения в наиболее чувствительных компонентах биотических сообществ.

Биоиндикация, как и мониторинг, осуществляется на различных уровнях организации биосферы: макромолекулы, клетки, органа, организма, популяции, биоценоза [Биоиндикация: теория., 1994]. Очевидно, что сложность живой материи и характер ее взаимодействия с внешними факторами возрастает по мере повышения уровня организации. В этом процессе биоиндикация на низших уровнях организации должна диалектически включаться в биоиндикацию на более высоких уровнях, где она предстает в новом качестве и может служить для объяснения динамики более высокоорганизованной системы.

Рассмотрим частную задачу биоиндикации, в которой оценивается степень влияния произвольного фактора среды на некоторую совокупность измеренных показателей экосистемы. Если рассматривать её формальную сущность, то тут фигурируют две векторные переменные:  $Y$  – характеризует состояние экологического объекта (растительности или гидробиологического сообщества),  $X$  – состояние среды (например, почвы или воды). Будем считать, что обе эти переменные являются *номинальными*, т. е. измерены в некоторых упорядоченных шкалах (о последних см. главу 9, раздел 4). Это позволяет оценить плотность распределения вероятности  $p_0(x)$  значений  $y_i$  для каждого интервала значений  $X$  (хотя с точки зрения классической математической статистики эта процедура относится к классу некорректных задач). Если распределение вероятности параметра экосистемы по оси значений фактора является равномерным, то можно говорить о том, что параметр не является индикатором фактора  $X$ .

Пусть задан некоторый критерий –  $s$ -мера отклонения закона распределения вероятности, восстановленного по эмпирическим данным, от равномерного распределения. Тогда при  $s$ , превышающем некоторое пороговое значение  $s_{пор}$ , можно говорить об *индикаторной значимости* переменной  $Y$ , а диапазоны значений  $X$ , где функция распределения принимает экстремальные значения, можно считать *индицируемыми диапазонами фактора*. С точки зрения математики поставленная задача биоиндикации в реальных ус-

ловиях относится к *классу плохо формализуемых задач*, поскольку характеризуется следующими особенностями:

- существенной *многомерностью* факторов среды и измеряемых параметров экосистем;
- сильной *взаимообусловленностью* всего комплекса измеренных переменных, не позволяющей выделить в чистом виде функциональную связь двух индивидуальных показателей  $F(y,x)$ ;
- *нестационарностью* большей части информации об объектах и среде;
- *трудоемкостью* проведения всего комплекса измерений в единых координатах пространства и времени, в результате чего обрабатываемые данные имеют обширные пропуски.

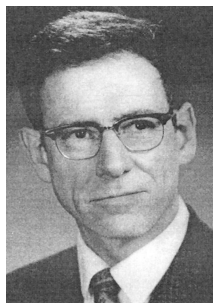
В связи с этим нахождение адекватной связи индикаторов и индицируемых факторов является типичной операцией с «размытыми» множествами [Заде, 1974, 1976], а, следовательно, характеризуется существенной неопределенностью (стохастичностью). В то же время к настоящему моменту сложились условия, позволяющие преодолеть некоторую математическую «ущербность» биоиндикации:

- сформированы банки многолетних данных по наблюдениям за природными экосистемами;
- разработан и апробирован ряд методов и математических моделей интегральной оценки состояния сложных систем различного типа, позволяющих осуществлять «поиск детерминации и распознавание образов в многомерном пространстве экологических факторов для выделения границ между областями нормального и патологического функционирования экосистем» [Левич, Терехин, 1997, с. 329];
- развиваются аппаратные и программные информационные компьютерные технологии, позволяющие анализировать необходимые массивы экологических данных;
- существует огромный объем неформальных знаний высококвалифицированных специалистов, частично сконцентрированный в методических разработках (возможность использования такого знания см. главу 3 и [Starfield, Bleloch, 1983, 1986]).

П. Грейг-Смит [1967, с. 174], характеризуя возможность использования количественных методов для оценки связей в системе «растительность—среда», исходит из четырех ситуаций, когда растительность и среда описываются либо количественными, либо качественными данными. Основными методами анализа тогда (да и, во многом, сегодня) были *сравнение средних, характер распределения параметров растений* (например, встречаемости) *вдоль градиента среды и регрессионный анализ*.

Рассмотрим в этой связи некоторые специальные методы и инструментальные средства построения автоматизированных и неавтоматизированных экспертных систем для решения задач биоиндикации.

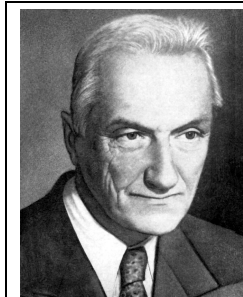
**Прямой градиентный анализ как основа количественных биоиндикационных исследований.** Учитывая непреходящую важность прямого



**Уиттекер Роберт**  
(Robert Harding Whittaker; 1920-1980) – американский ботаник, эколог, фитоценолог.

градиентного анализа, который широко используется не только в биоиндикационных, но и в ординационных исследованиях (см. далее), напомним его как «классические», так и некоторые «современные» составляющие [Розенберг, 1998].

В начале 50-х гг. XX в. **Р. Уиттекер** [1980] предложил «интуитивно-статистический» метод прямого градиентного анализа применительно к растительности горных систем, сущность которого сводилась к следующему. Горная система представлялась в двухмерной схеме, где по одной оси откладывался комплексный градиент высоты над уровнем моря (гидротермический градиент), а по другой – топографический (различные экспозиции склона). В этих осях координат строились распределения отдельных популяций растений и некоторые характеристики видового разнообразия и продуктивности, что позволило подтвердить *концепцию континуума Раменского–Глисона*.



**Раменский Леонтий Григорьевич**  
(1884-1953) – Отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.



**Глисон Генри**  
(Henry Allan Gleason; 1882-1975) – Американский ботаник, эколог, фитоценолог.



**Миркин Борис Михайлович**  
(г.р. 1937) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.

Следует заметить, что эти пионерские работы по прямому градиентному анализу встретили достаточно острую критику (см. обзор: [Миркин, Наумова, 1998]), которая в первую очередь касалась произвольности (субъективности) выбора осей ординации. Уиттекер [Whittaker, 1973] убедительно

показал, что, «субъективно» выбирая эти оси, исследователь опирается на значительный багаж знаний об экологии видов и осуществляет ординацию по бесспорно ведущим градиентам.

Другой недостаток метода Уиттекера (а именно его интуитивно-статистический характер) был исправлен в количественной модификации *прямого градиентного анализа*, разработанного уфимскими геоботаниками под руководством **Б.М. Миркина** [1971; Миркин, Розенберг, 1979; Миркин и др., 1989]. Построение графиков изменения наблюдаемого признака (вес, встречаемость, обилие и пр.) для отдельных видов в зависимости от изменения выбранного для ординации видов фактора сопровождается расчетом некоторых статистических характеристик:

- *средневзвешенная напряженность фактора:*

$$\bar{X}_i = \sum_{j=1}^r p_{ij} X_j ;$$

- *средневзвешенная дисперсия:*

$$\bar{D}_i = \sum_{j=1}^r p_{ij} (X_j - \bar{X}_i)^2 ,$$

где  $X_j$  – середина  $j$ -ой градации исследуемого фактора;  $r$  – число этих градаций,

$$p_{ij} = \frac{m_{ij}}{n_j \sum_k (m_{ik} / n_k)} , \quad \sum_{j=1}^r n_j = N ,$$

где  $n_j$  – число наблюдений в  $j$ -й градации фактора;  $m_{ij}$  – число встреч вида  $i$  в этой градации,  $N$  – общее число наблюдений;

- кроме того, рассчитывается *сила влияния исследуемого фактора на данный вид*, получаемая из однофакторного дисперсионного анализа ( $\eta^2$ ).

С помощью средневзвешенных значений фактора каждый вид «привязывается» к определенному отрезку градиента, а малое значение  $D_i$  и большое  $\eta^2$  свидетельствуют о высокой индикаторной роли вида  $i$ , причем преимущество следует отдавать оценке по значениям  $D_i$ , [Миркин, 1971] – чем меньше  $D_i$ , тем вид занимает более узкий участок по оси данного фактора и, следовательно, является хорошим его индикатором.

В 60-70-х гг. прошлого столетия прошла дискуссия по вопросу об оценке показателя силы влияния фактора  $\eta^2$  при дисперсионном анализе. Сравнению подвергались в основном три показателя – *квадрат корреляционного отношения Пирсона* ( $P = \eta^2$ ), рекомендованный для биологических исследований **Н.А. Плохинским** [1964, 1978], *показатель Миллса*–

*Лукомского*<sup>13</sup> (ML; [Mills, 1955; Миллс, 1958; Лукомский, 1958]), пропагандируемый **В.Ю. Урбахом**<sup>14</sup> [1964], и *коэффициент Снедекора* (S), отстаиваемый **Э.Х. Гинзбургом** [1973]. Аргументы «за» и «против» в этой дискуссии были подробно проанализированы [Розенберг, Долотовский, 1988; Розенберг и др., 1993].



**Плохинский Николай Александрович** (1899-1988) – отечественный генетик, биостатистик.



**Лукомский Яков Ильич** (1906-1961) – отечественный математик, статистик, экономист.



**Гинзбург Эмиль Хаимович** (1936-2003) – отечественный, израильский генетик.

Признавая состоятельность всех трех оценок силы влияния фактора в дисперсионном анализе, участники дискуссии стремились в большей степени доказать «неработоспособность» противного подхода и часто «уходили» от ответов на вопрос о той или иной особенности «своего» показателя. Еще одной отличительной особенностью этой дискуссии было привлечение в качестве основного аргумента моделирования различных случайных дисперсионных комплексов на ЭВМ вместо попытки строгого аналитического анализа предлагаемых показателей.



**Долотовский Игорь Михайлович** (г.р. 1953) – отечественный генетик, физиолог растений.

Совместно с **И.М. Долотовским** было доказано [Розенберг, Долотовский, 1988], что показатели Плохинского и Миллса–Лукомского полностью эквивалентны, так как оказываются связанными линейной зависимостью – их различие состоит только в границах изменений:  $R$  меняется от 0 до +1, а  $ML$  – от

<sup>13</sup> **Миллс Фредерик** (Frederick [Fred] Cecil Mills; 1892-1964) – американский математик, статистик, экономист.

<sup>14</sup> **Урбах Виктор Юльевич** (1929-1975 ?) – отечественный математик, статистик.

$-(r-1)/(N-r)$  также до  $+1$ . Отсюда следует, что показатель  $ML$  неизбежно должен давать отрицательные значения в тех случаях, когда  $P < (r-1)/(N-r)$ . Иными словами, показатель  $ML$  полностью дублирует  $P$ ; границы изменения последнего от  $0$  до  $+1$  делают его предпочтительнее в силу удобства. Преимуществом показателя  $S$  является разработанная Гинзбургом оптимальная схема планирования структуры дисперсионного комплекса. При малых  $n$  величина и достоверность показателей существенно зависят от структуры исследуемого материала, что обуславливает необходимость вообще осторожно использовать любые биометрические методы; для больших  $n$  все показатели практически близки.

При расчете силы влияния фактора необходимо учитывать следующий факт. В эксперименте, как справедливо подчеркивает В.И. Василевич [1969, с. 8], трудно добиться «изменения одного фактора при постоянстве других». Таким образом, более корректным представляется использование 2-х, 3-факторных и т. д. комплексов, которые построить на практике довольно сложно (см. выше раздел 2). Поэтому некоторые авторы при оценке  $P = \eta^2$  прибегают к ряду эвристических процедур. Один из способов состоит в сглаживании влияния неконтролируемых факторов на изучаемый фактор [Розенберг, 1984; Розенберг и др., 1993; Биоиндикация: теория..., 1994].

Пусть нам задан однофакторный равномерный дисперсионный комплекс для количественных признаков. Количество градаций одного комплекса равно  $r$ , а число наблюдений в каждой градации –  $n$ . Анализ дисперсионного комплекса начинается с рассмотрения ряда частных средних для каждой градации фактора:

$$\overline{X_j} = \left( \sum_{i=1}^n X_{ij} \right) / n,$$

где  $X_{ij}$  – значение исследуемого признака при  $i$ -м наблюдении в  $j$ -й градации ( $j = \overline{1, r}$ ).

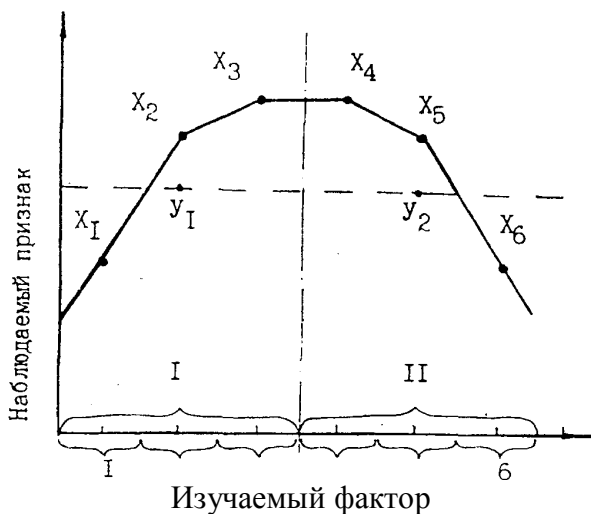
Ряд частных средних может быть задан линией регрессии. Следует отметить, что «течение» эмпирической линии регрессии почти никогда не бывает плавным, так как большое влияние на изменение частных средних оказывают всевозможные «шумы», в роли которых выступают как случайные (неучтенные) факторы, так и тесно скоррелированные с изучаемым. Таким образом, кривые встречаемости признака в зависимости от изучаемого фактора оказываются многовершинными.

Наблюдаемая многовершинность противоречит представлениям о существовании только одного экологического оптимума распределения вида по градиенту среды (см., например, [Уиттекер, 1980]) и резко завышает значение силы влияния фактора  $P = \eta^2$  за счет увеличения дисперсии, объяс-



няющей влияние фактора ( $C_x$ ). Наличие многовершинности для кривой встречаемости признака можно объяснить двумя причинами: либо большим числом градаций фактора, либо большой степенью зависимости изучаемого фактора от неучтенных показателей. Замечу, что это понимал и Грейг-Смит [1967, с. 182]: «С этой трудностью (распределение значений фактора среды для всей совокупности описаний значительно отличается от нормального. — Г.Р.) пришлось бы столкнуться, если бы кривая значений фактора имела бы два отчетливо выраженных максимума, что указывало бы на возможное наличие в выборке образцов из двух совершенно разных местообитаний».

В первом случае путем укрупнения градаций фактора можно добиться одновершинной кривой частных средних (действительно, для двух градаций фактора кривая частных средних всегда будет одновершинной, а для трех — в восьми случаях из девяти). Однако слишком крупные градации фактора не позволяют вскрыть его «тонкое» влияние, тем самым огрубляя и заметно понижая значение  $P$  и соответственно снижая общую эффективность дисперсионного анализа. На **рис. 2.1** показана некоторая теоретическая модель зависимости частных средних от изучаемого фактора, разбитого на шесть градаций. Если теперь представить, что фактор разбит на две градации, то нетрудно убедиться, что для этого случая значения частных средних совпадут с общей средней и, следовательно,  $C_x = 0$ , а отсюда и  $P = 0$ , что заведомо неверно.



**Рис. 2.1.** Теоретическая модель зависимости частных средних от изучаемого фактора.

В случае зависимости изучаемого фактора от других, применяя схему многофакторного дисперсионного анализа, можно представить общую дисперсию как сумму дисперсий, вызванных воздействием отдельных составляющих и их сочетаний. Однако если эксперимент не планировался для многофакторного дисперсионного анализа, то отсутствуют исходные данные для построения дисперсионного комплекса и, следовательно, отсутствует возможность воспользоваться результатами этого анализа.

Одним из простейших методов, позволяющих элиминировать случайные колебания эмпирической линии регрессии, вскрыть зависимость признака от изучаемого фактора, так сказать, в чистом виде и получить плавную и одновершинную теоретическую кривую, является способ выравнивания *методом скользящей средней*. Будем определять средние после выравнивания по следующим формулам:

$$\overline{\overline{X}}(i) = [\overline{X}(i-1) + \overline{X}(i) + \overline{X}(i+1)]/3$$

для всех  $1 < i < r$ ; крайние значения ряда выровненных частных средних определим следующим образом:

$$\overline{\overline{X}}(1) = [2\overline{X}(1) + \overline{X}(2)]/3 \quad \text{и} \quad \overline{\overline{X}}(r) = [\overline{X}(r-1) + 2\overline{X}(r)]/3 ,$$

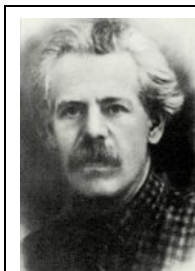
где  $\overline{X}(i)$  – частные средние исходного дисперсионного комплекса,  $\overline{\overline{X}}(i)$  – выровненные значения частных средних.

Эти же данные можно представить как некоторый новый теоретический однофакторный дисперсионный комплекс, где в качестве наблюдений, соответствующих  $i$ -й градации фактора, выступают частные средние исходного комплекса (по три значения, приведенных выше, для каждой градации). Легко убедиться, что общие средние исходного и теоретического дисперсионного комплексов равны между собой. Из этого факта легко получается следующая зависимость между дисперсиями:

$$C_x = n\overline{C}_y/3 ,$$

где  $\overline{C}_y$  – общая дисперсия теоретического комплекса. После преобразований общая дисперсия исходного комплекса  $C_y$  представляется в следующем виде (зависимость между дисперсиями для безграничных связанных рядов в общем случае получена Е.Е. Слуцким [1927]):

$$C_x = n\overline{C}_x/3 + \overline{C}_z ,$$



**Слуцкий  
Евгений  
Евгеньевич**  
(1880-1948) –  
отечественный  
математик,  
статистик,  
экономист.

где  $n\bar{C}_x/3$  и  $\bar{C}_z$  – это, соответственно, дисперсии, связанные с влиянием изучаемого фактора после выравнивания ряда частных средних и воздействием случайных и неучтенных факторов. Тогда сила влияния фактора после выравнивания определяется по следующей формуле:

$$P = \eta_x^2 = tC_x / C_y,$$

где  $t$  – коэффициент, прямо пропорциональный числу наблюдений в каждой градации комплекса, являющегося исходным для выравнивания ( $n$ ), и обратно пропорциональный количеству частных средних, по которым производится выравнивание (для данного частного случая  $t = n/3$ ).

Выравнивание способом скользящей средней можно повторять многократно. Последним следует считать тот шаг  $h$ , после которого кривая частных средних по градиентам фактора становится достоверно одновершинной, что проверяется сравнением средних, например, по критерию Стьюдента. При количестве выравниваний  $h > 1$  значение  $t = 1$ , так как исходным для получения теоретического комплекса  $h$  является комплекс  $(h - 1)$ , для которого число наблюдений в каждой градации равно количеству частных средних, по которым проводится выравнивание.

Получение на практике равномерных комплексов возможно лишь в немногих случаях, когда градации фактора можно спланировать до проведения эксперимента (например, пространственные градиенты). Для количественных неравномерных комплексов (чаще всего это эоклины) значительно усложняется процесс нахождения коэффициента  $t$ , так как он является функцией от числа наблюдений. В качестве оценки величины  $n$  можно использовать среднее значение числа наблюдений в каждой градации фактора.

**Влияние фактора засоления на распределение видов.** В качестве примера процедуры выравнивания рассмотрим распределение проективного покрытия *Puccinellia tenuiflora* и *Plantago canescens* в зависимости от засоления (Намский район Якутии [Бурцева, 1978, с. 145-149]). Реальное распределение этих видов имеет двухвершинный характер с «провалом» в классах засоленности 2,5-3 и 2-2,5, соответственно. После процедуры однократного выравнивания были получены результаты, представленные в **табл. 2.5**.

Таблица 2.5.

**Сравнение силы влияния фактора засоления на распределение двух видов солончаковатых лугов Средней Лены до и после выравнивания**

Вид	До выравнивания		После выравнивания	
	$\eta^2$	достоверность	$\eta^2$	достоверность
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	0,40	46,7	0,17	14,3
<i>Plantago canescens</i>	0,25	23,2	0,08	6,1

Можно констатировать, что после выравнивания влияние фактора засоленности заметно снизилось (в 2-3 раза), хотя и осталось достоверным. Это делает более объективным наши представления о характере связи этих видов с данным фактором.

Изложенный выше метод позволяет, минуя схему многофакторного анализа, извлечь более объективную информацию о влиянии одного фактора на изучаемый признак. Однако следует отметить, что данный алгоритм является приближенным и может использоваться только тогда, когда по каким-либо причинам невозможно построение многофакторных комплексов. Таким образом, *при планировании того или иного эксперимента исследователь должен не только иметь рабочую гипотезу, но и четко представлять тот математический метод, с помощью которого он будет подтверждать или опровергать ее.* Если условия корректности эксперимента, напрямую или косвенно содержащиеся в любом математическом методе, соблюдены, то и использование данного метода можно считать обоснованным.

Из «свежих» работ по прямому градиентному анализу остановлюсь на монографии **С.И. Мироновой** [2000]. Основные её результаты количественной обработки сосредоточены в главе «Ординационный анализ техногенной растительности», которая может быть названа «Увертюрой<sup>15</sup> к однофакторному прямому градиентному анализу», континуум изменений растительности развернут в хроноклины, которые проанализированы в традиционных подходах школы уфимских фитоценологов (построение графиков распределения проективного покрытия видов во времени, определение средневзвешенной и силы влияния фактора времени на распределение видов). При этом анализ проведен для отвалов Западной и Южной Якутии по пяти группам видов («сквозного» распространения, тяготеющих к ранним, средним и более поздним стадиям сукцессии, имеющим двухвершинное распределение, т. е. находящихся под существенным влиянием не только фактора времени); кроме того, различался верхний (поверхность и склоны отвалов) и нижний уровни («пазухи» и берега искусственных водоемов). Теперь становится ясным, почему данный однофакторный анализ хроноклинов можно назвать лишь «увертюрой» – если бы Миронова довела обработку до конца (а фактически



**Миронова  
Светлана  
Ивановна**  
(г.р. 1948) –  
отечественный  
фитоценолог,  
ботаник,  
эколог.

<sup>15</sup> Раз пошли такие «музыкальные» аналогии, то работу [Биоиндикация: теория..., 1994] я назвал бы «Гимном прямому градиентному анализу»...

материал предполагает трехфакторную схему градиентного анализа: сукцессионное время, запад–юг, верх–низ), то можно было бы с полным правом назвать эту главу «Симфонией прямому градиентному анализу». Правда, в последнем разделе главы Миронова предпринимается попытка качественного сравнения хроноклинов разных вариантов и приходит к ряду интересных выводов (закономерное изменение фитоценологического спектра по пяти классам сообществ, снижение гамма-разнообразия низких местообитаний за счет выпадения неустойчивых луговых видов, различная роль в ходе сукцессии злаковых и бобовых компонент техногенных экосистем, наконец, контрастность видового состава разных этапов сукцессии, оцененная по степени сходства).

**Распознавание образов как метод биоиндикации.** С позиций П. Грейг-Смита [1967, с. 174] (перебор использования качественных и количественных данных о растительности и среде), методы распознавания образов (см.: [Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг, 1984, 1994, 1998] следует отнести к методам, которые используют качественные данные о среде (или «балльно-количественные») и качественные или количественные данные о растительности. Отличие от прямого градиентного анализа состоит в том, что биоиндикация методами распознавания осуществляется не по видам-индикаторам, а по растительным сообществам в целом.

Распознавание образов (обучение с «учителем») осуществляется в два этапа: первый – нахождение признаков-видов, характеризующих принадлежность описания-сообщества к классу среды, указанному «учителем» (в принципе, эту задачу решает прямой градиентный анализ), второй этап – построение решающего правила для такого разбиения градиента среды на классы, чтобы качество распознавания было наилучшим (рекомендуется использовать *правило близости* и *дихотомическое деление градиента исследуемого фактора*; см.: [Миркин, Розенберг, 1978, с. 179-180]). На первой итерации этого этапа (рис. 2.2) экзаменационный объект (С) относится к одной из двух частей градиента (между классами I и III или III и V); в определении принадлежности объекта к классам первого порядка участвуют I(A) и V(B) классы обучения. Координаты точки D определяются по классической теореме Пифагора:

$$AD = (AB^2 - CB^2 + AC^2) / (2 \cdot AB) .$$

После того как объект отнесен к одной из частей градиента (на **рис. 2.2** – между классами I и III), происходит новое разбиение (итерация) на классы второго порядка (в данном случае – между классами I и III; при этом в качестве обучающих объектов участвуют классы I(A) и III(B); объект С ближе к III классу и попадает в интервал между II и III классами). В принципе

путем увеличения числа обучающих классов можно добиться сколь угодно мелкого разбиения градиента фактора; однако с биологической точки зрения вряд ли целесообразно делать более трех итераций (разбиение на  $2^3 = 8$  классов; естественно, необходимо учитывать протяженность оцениваемого градиента и амплитуды распределения видов-индикаторов). По «обучающей» последовательности, следует провести укрупнение полученных классов с тем, чтобы вероятность правильного распознавания в целом (средняя вероятность правильного распознавания) была как можно выше (например, более 0,7).

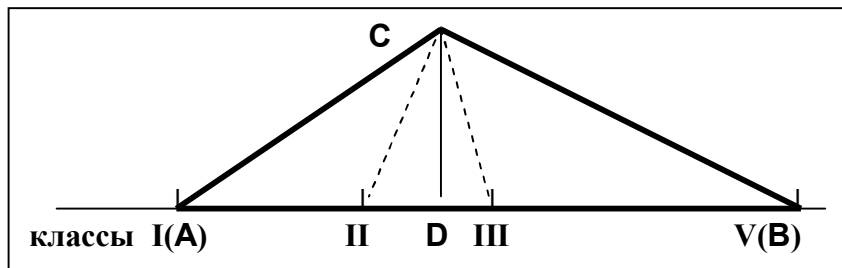


Рис. 2.2. Схема реализации правила близости.

### Пример 2.3.1. Распознавание условий среды по растительности.

В табл. 2.6 приведены некоторые результаты распознавания условий среды по растительности [Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг, 1984].

Иллюстративный пример по растительности горных луговых степей Северо-Восточного Хангая (Монголия) был построен на основе 150 геоботанических описаний (повторно отобранных из репрезентативной выборки в 386 описаний площадок 10 x 10 м [Кашапов и др., 1975]). Для каждого описания проводились учеты нескольких факторов среды; все описания были упорядочены в три последовательности по степени возрастания значений факторов гумусированности, кислотности и скелетности почвы. Пробные площадки располагались на профиле ориентации С – Ю, пересекавшем три складки местности с перепадами высот 1400-2000 м.

Степи этой территории распадаются на два высотных варианта:

- луговые степи на черноземных почвах с гумусированностью свыше 5% с господством ковыля *Stipa baicalensis* при участии лугового и лугово-степного разнотравья;
- сухие степи на каштановых почвах с гумусированностью ниже 3% (сообщества полидоминантного состава с преобладанием злаков [*Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarosa*, *Koeleria cristata*, *Poa attenuate*, *Elymus chinensis*], специфического разнотравья и пологом караган [*Caragana microphylla* и *C. pygmaea*]);

Таблица 2.6.

## Результаты распознавания условий среды по растительности

Объект	Фактор	Число достоверно распознаваемых градаций	Объем каждого из пяти классов обучения (число описаний)	Средняя относительная частота правильного распознавания
Солончаковатые луга Башкирского Предуралья	Засоление почвы	3	15	0,726
Солончаковатые луга Башкирского Зауралья	Засоление почвы	4	12	0,724
Солончаковатые луга поймы р. Лены	Засоление почвы	2	15	0,705
Горные луговые степи Северо-Восточного Хангая (Монголия)	Гумусированность	3	12	0,795
	Скелетность	2	12	0,793
	Кислотность (рН)	3	15	0,731

- эти высотно обусловленные варианты степей имеют переходную зону (экотон) на темно-каштановых почвах с гумусированностью 3-5%, где смешиваются обе группы видов.

И луговые, и сухие степи разделяются на варианты по второму фактору – скелетности почвы, образуя сообщества типичных мягких почв, сильно защелоченных (петрофитных – *Thymus gobicus*, *Chamaerhodos altaica*, *Arctogeron gramineum*, *Androsace incana* и др.) и переходные варианты (мезопетрофитные).

Выделенные методом распознавания образов градации весьма экологичны:

- гумусированность почвы: интервал до 2,25 – область каштановых почв, 2,26-4,25 – темно-каштановых, а выше 4,26 – черноземов и близких к ним мерзлотных почв; как уже указывалось, в растительности этим почвам соответствуют северный вариант сухих степей, южный вариант луговых степей и типичные луговые степи;
- кислотность почвы: интервал  $pH < 6,1$  соответствует типичным горным луговым степям, растительности опушек, где в почвообразовательном

процессе достаточно велика роль промерзания; интервал  $pH \sim 6,11-6,7$  характеризует слабокислые (экологически нейтральные) почвы расположенного ниже пояса перехода от типичной луговой степи к сухой; наконец интервал выше 6,71 соответствует области сухой степи, где в силу облегченного механического состава карбонаты в верхнем слое не накапливаются, но реакция почвенного раствора варьирует около 7;

- скелетность почвы: разбиение градиента на два отрезка выглядит вполне оправданным, т. к. многие петрофиты этого района «спускаются» в подгорные территории на легкие почвы, вследствие чего достоверно по растительности удастся распознать лишь классы мягких, лишенных скелета (до 20%) и скелетных почв (причем, дальнейшее возрастание количества хряща в почве не значительно сказывается на флористическом составе).

Для солончаковатых лугов поймы р. Лены [Бурцева и др., 1978] с вероятностью выше 0,7 по растительности было определено всего две градации засоления (менее 1,2% плотного остатка и более). При этом малое число распознаваемых градаций в условиях солончаковатых лугов Якутии представляется интересным экологическим феноменом (эколого-фитоценотический диапазон выборки, полученной на лугах Намского района Якутии, укорочен в силу злостности сульфатно-хлоридного засоления, адаптации растений к солончаковатости почвы (растительность лугов поймы Средней Лены представлена солестойкими экотипами даже тех видов, которые принято считать гликофитами), резкой переменностью климата Якутии, что ведет к переменности режима засоления).

**Ординация (методы анализа растительных континуумов).** «Ординация связана с концепцией растительности как континуума... При изучении ординации насаждений каждое из них стараются расположить в некоторой системе координат (образованной одной или большим числом осей) таким образом, чтобы иметь возможность получить максимальную информацию о его составе» [Грейг-Смит, 1967, с. 233]. «За последние два десятилетия (во второй половине XX века. – Г.Р.) в геоботанике получил широкое распространение взгляд на растительность как на непрерывно варьирующую систему – континуум» [Василевич, 1969, с. 188]. Здесь я не буду вдаваться в теоретические основы становления континуальной парадигмы и отошлю читателя к монографии [Миркин, Наумова, 1998].

Практически весь список методов ординации – *прямой градиентный анализ* (о котором говорилось выше), *композиционная (висконсинская) ординация*, *факторный анализ* и пр. – достаточно широко используются в экологии и фитоценологии.



**Композиционная ординация по фактору увлажнения.** Для иллюстрации приведу пример композиционной ординации видов аласов Центральной Якутии по фактору увлажнения [Гоголева и др., 1987]; см. табл. 2.7.

Таблица 2.7.

**Обработка результатов композиционной ординации по фактору увлажнения (отобрано по два вида в каждую из экологических групп)**

Виды	Средневзвешенное (балльное) значение фактора	Сила влияния ( $\eta^2$ )	Экологические группы
<i>Psathyrostachys juncea</i>	1,29	0,92	ксерофиты
<i>Stipa krylovii</i>	2,97	0,87	
<i>Galium verus</i>	2,85	0,42	мезоксерофиты
<i>Festuca lenensis</i>	4,30	0,65	
<i>Koeleris cristata</i>	5,58	0,13	ксеромезофиты
<i>Agrostis trinii</i>	6,61	0,57	
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	5,90	0,68	мезофиты
<i>Saussurea amara</i>	7,46	0,34	
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	7,58	0,29	гигромезофиты
<i>Caltha palustris</i>	8,89	0,12	
<i>Scirpus lacustris</i>	8,95	0,12	мезогигрофиты
<i>Glyceria triflora</i>	9,71	0,30	
<i>Stellaria palustris</i>	9,93	0,47	гигрофиты
<i>Phragmites australis</i>	10,30	0,17	

Среди многомерных методов ординации стабильным успехом, начиная со ставшей классической работы [Goodall, 1954], пользуются методы факторного анализа, и в первую очередь *метод главных компонент*; работ такого плана – огромное количество.

**Пример 2.3.2. Ординация малых рек Самарской области.** Для демонстрации работоспособности метода главных компонент приведу данные по ординации в пространстве двух ведущих факторов 34 малых рек Самарской области (р. Чапаевка представлена двумя «точками» – в верхнем и нижнем течении; таким образом, всего 35 объектов) в «пространстве» 19 видов, отражающих обилие различных групп хирономид, и 3 гидрофизических параметров [Зинченко, Шитиков, 1999; Шитиков и др., 2005] – см. **рис. 2.3** и **2.4**. Каждая река характеризуется несколькими станциями наблюдений (всего их 247); поэтому для того, чтобы избежать некоторых «изобразительных»

трудностей в этом демонстрационном примере, на **рис. 2.3** каждая малая река представлена «усредненным» описанием. При таком способе отображения следует иметь в виду, что точки на этом рисунке являются, в свою очередь, кластерами, диаметр которых перекрывает значительную часть диапазона варьирования факторов.

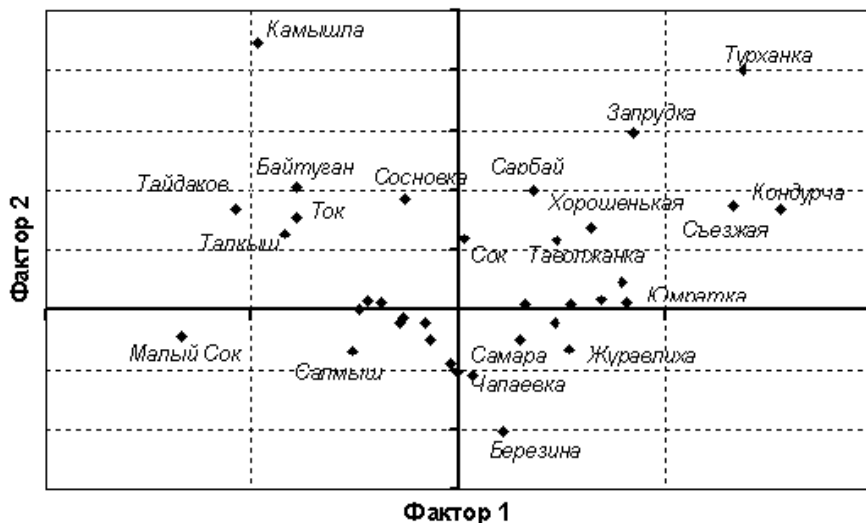


Рис. 2.3. Отображение малых рек Самарской области в пространстве двух главных факторов по результатам отбора проб хирономид.

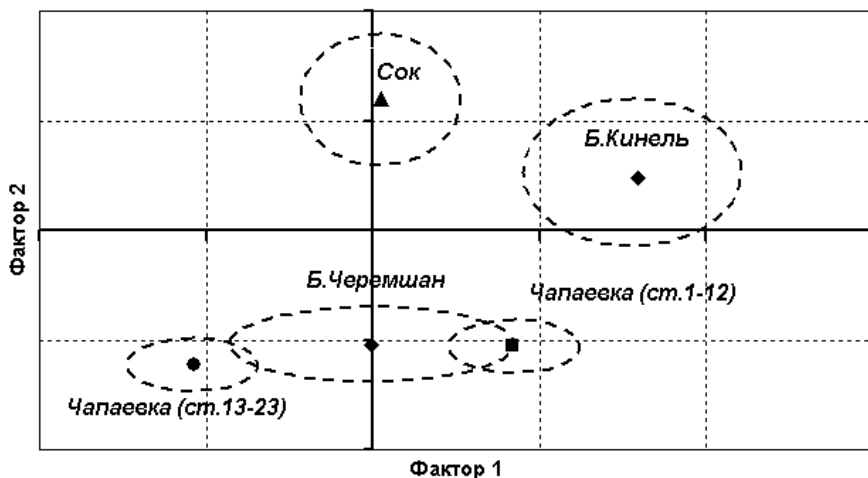


Рис. 2.4. Отображение четырех малых рек Самарской области в пространстве двух главных факторов по результатам отбора проб хирономид (пунктиром обозначена доверительная область варьирования факторов для каждой реки).

На **рис. 2.4** представлено несколько рек из «срединной» части общего графика **рис. 2.3** и для них пунктиром обозначен доверительный интервал значений факторов (который значительно уже минимаксного интервала, соответствующего диаметру подмножеств).

Верхний правый квадрант обоих графиков соответствует рекам, у которых велико как значение фактора 1 (который связан с обилием ассоциации хищных хирономид из трибы *Chironomini* и подсемейства *Tanyrodinae*), так и фактора 2 (фитодетритофаги-собиратели *Orthocladinae* и *Tanytarsini*). Нижний левый квадрант объединяет объекты с низким обилием всех этих групп. Можно, например, предположить, что хирономидный комплекс р. Сок отличается от комплекса р. Б. Черемшан высоким обилием видов, объединяемых фактором 2, а верхнее течение р. Чапаевка (станции 1-12) по сравнению с нижним течением той же реки (станции 13-23) характеризуется более высокой численностью видов хищных хирономид при одинаковом относительно низком обилии фитофильных личинок ортокладеин.

#### **Автоматическая классификация (выделение однородных групп).**

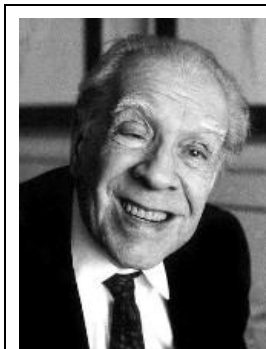
«Его (*Аристотеля*. – *Г.Р.*) величайшим и в то же время чреватым наиболее опасными последствиями вкладом в науку была идея классификации, которая проходит через все его работы... Аристотель ввел или, по крайней мере, кодифицировал способ классификации предметов, основанный на сходстве и различии...» [Бернал, 1956, с. 117]. Классифицирование – одна из первых ступеней познавательной деятельности [Мейен, 1984]; именно этот факт накладывает свой отпечаток на весь дальнейший ход и результативность принимаемых исследований.

*Классификация* (от лат. *classis* – разряд, класс и *facio* – делаю, раскладываю) – разбиение множества (класса) объектов на подмножества (подклассы) по определенным признакам. В научной классификации свойства объекта поставлены в функциональную связь с его положением в определенной системе. Различают *искусственную* и *естественную классификации*: в отличие от искусственной (в её основе, как правило, лежат не существенные для систематизации предметов признаки; например, расположение книг по алфавиту или по цвету корешков...), в естественной классификации по максимальному количеству существенных признаков объекта определяется его положение в системе (например, периодическая система элементов).

В качестве оригинального примера искусственной классификации аргентинский писатель **Хорхе Луис Борхес** [Borges, 1952, p. 123-124] предлагал такую «классификацию животных», приписываемую им «одной китайской энциклопедии под названием "Небесная империя благодетельных знаний"»

(исп. "*Emporio celestial de conocimientos benévolos*". – Г.Р.). На её древних страницах написано, что животные делятся на

- a) принадлежащих Императору (исп. *pertenecientes al Emperador*),
- b) набальзамированных (*embalsamados*),
- c) прирученных (*amaestrados*),
- d) сосунков (*lechones*),
- e) сирен (*sirenas*),
- f) сказочных (*fabulosos*),
- g) отдельных собак (*perros sueltos*),
- h) включенных в эту классификацию (*incluidos en esta calcificación*),
- i) бегаящих как сумасшедшие (*que se agitan como locos*),
- j) бесчисленных (*innumerables*),
- k) нарисованных тончайшей кистью из верблюжьей шерсти (*dibujados con un pincel finísimo de pelo de camello*),
- l) прочих (*etcétera*),
- m) разбивших цветочную вазу (*que acaban de romper el jarrón*),
- n) похожих издали на мух (*que de lejos parecen moscas*)».



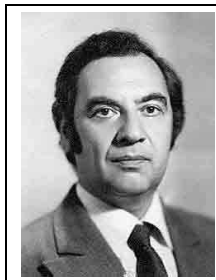
**Борхес  
Хорхе Луис**  
(Jorge  
Francisco  
Isidoro Luis  
Borges  
Acevedo;  
1899-1986) –  
аргентинский  
прозаик, поэт,  
публицист.

И все-таки, прежде чем говорить о классификации, следует еще несколько слов сказать об определении сходства. «Растительные сообщества (как, впрочем, и экосистемы в целом. – Г.Р.) относятся к числу систем, характеризующихся довольно слабой целостностью... В растительном сообществе мы, как правило, встречаемся не с функциональными зависимостями, а со стохастическими...» [Василевич, 1969, с. 70]. А, как известно, стохастическая (статистическая, вероятностная, корреляционная) зависимость между переменными величинами имеет место тогда, когда каждому значению зависимой переменной соответствует не какое-то определенное, а множество значений другой переменной, причем сказать заранее, какое именно значение примет зависимая величина, нельзя. Чаще всего, это объясняется тем, что все факторы, от которых зависит интересующая нас величина, действуют взаимосвязано. В зависимости от того, насколько оптимально сочетаются эти факторы, будет неодинаковой степень воздействия каждого из них на величину резуль- тативного показателя. Взаимосвязь между исследуемыми факторами и резуль- тативным показателем проявится, если взять для исследования большое количество наблюдений (объектов) и сравнить их значения. Тогда в соответ- ствии с законом больших чисел влияние других факторов на резуль- тативный показатель сглаживается, нейтрализуется, что позволяет установить связь

между изучаемыми явлениями. Таким образом, стохастическая связь – это неполная, вероятностная зависимость между показателями, которая проявляется только в массе наблюдений.

Число индексов (коэффициентов) взаимосвязи видов и показателей сходства сообществ весьма велико, что свидетельствует об успешном развитии в последние 40-50 лет «экологической индексологии». Правда, большинство из этих показателей так и остаются на уровне «хорошо что-нибудь с чем-нибудь сложить и на что-то поделить...».

**Ю.А. Шрейдер** строго и подробно определил и понятие «расстояние» [Шрейдер, 1963], и понятие «сходство» [Шрейдер, 1971]. Но вот, что интересно. В книге "Равенство, сходство, порядок" [Шрейдер, 1971] он подробно



**Шрейдер  
Юлий  
Анатольевич**  
(1927-1998) –  
отечественный  
математик,  
кибернетик,  
философ.

обсуждает логико-математические аспекты таких понятий, как «отношение», «одинаковость», «эквивалентность», «сходство», «толерантность», «упорядоченность», но нигде не берет на себя смелость предложить, например, конкретную меру сходства. Это демонстрирует, своего рода, «трезвость» при выборе того или иного показателя – каждый из них обладает своей областью применимости и не существует единого и пригодного для всех случаев индекса.

«Классификация состоит в объединении насаждений в классы, члены каждого из которых имеют некоторое количество общих характеристик, благодаря чему они оказываются ограниченными от членов других классов. Классификация растительности – не новая область исследований, хотя до последнего времени она базировалась на данных, которые были в значительной степени субъективными» [Грейг-Смит, 1967, с. 233]. «После того как тем или иным методом определено сходство каждой пары площадок, можно приступать к выполнению следующего этапа работы: выделению групп сходных описаний» [Василевич, 1969, с. 159].

Последний (из известных мне) обзор количественных методов классификации в фитоценологии [Миркин, Розенберг, 1979] содержал чуть более 20 алгоритмов. За прошедшие 30 лет в этом направлении наметился заметный прогресс, что связано с «переходом на идеологию» обработки баз экологических и фитоценологических данных, таких как "Turbo (Veg)" [Hennekens, 1996]; в 60-80-х гг. под эгидой Р. Уиттекера стало развиваться математическое обеспечение количественных ординационно-классификационных методов анализа растительности. Прежде всего, это пакеты программ TWINSPAN (**T**wo-way **I**ndicator **S**pecies **A**nalysis [Hill, 1979]), DECORANA (**D**etrended

Correspondence Analysis), ORDIFLEX<sup>16</sup>, COMCLUS<sup>17</sup> [Gauch, 1977, 1982] и др.; имеются и отечественные разработки – «Фитоценолог» [Голуб и др., 1995] и др.

Один из основных способов первичного анализа и визуализации корреляционной матрицы (по коэффициентам сопряженности между видами или сходства между описаниями) сводится к построению специальных графиков – дендрограмм или дендритов (графов «максимального корреляционного пути»). Наиболее простыми способами построения таких графиков являются метод «корреляционных плед» **П.В. Терентьева** [1959] и, так называемая, «вроцлавская таксономия» [Florek et al., 1951].



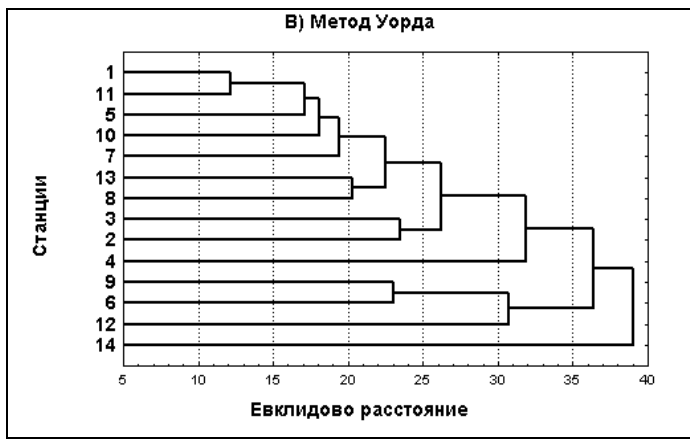
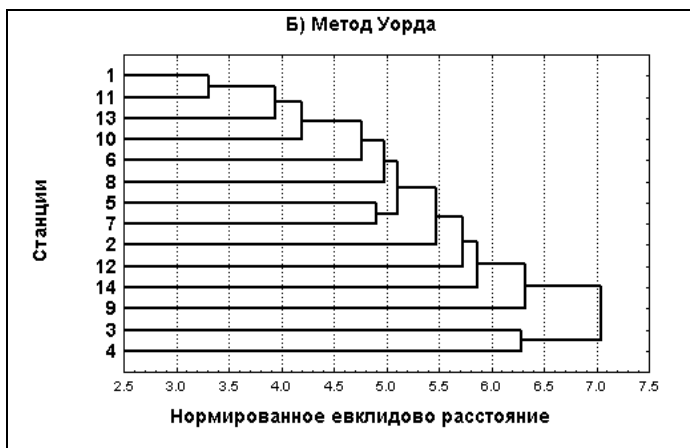
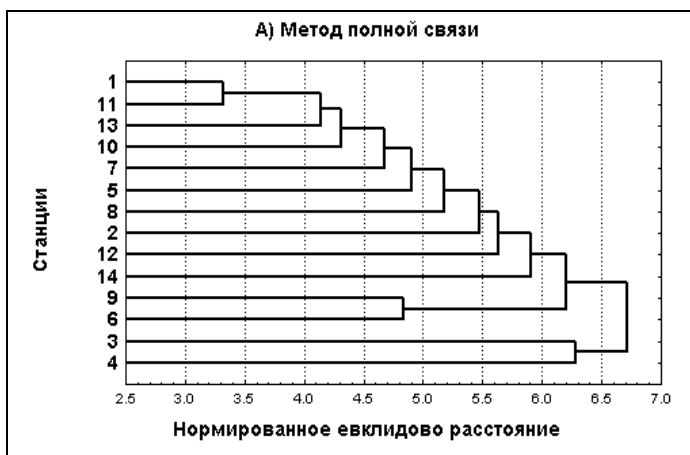
**Терентьев  
Павел  
Викторович**  
(1903-1970) –  
отечественный  
зоолог,  
герпетолог.

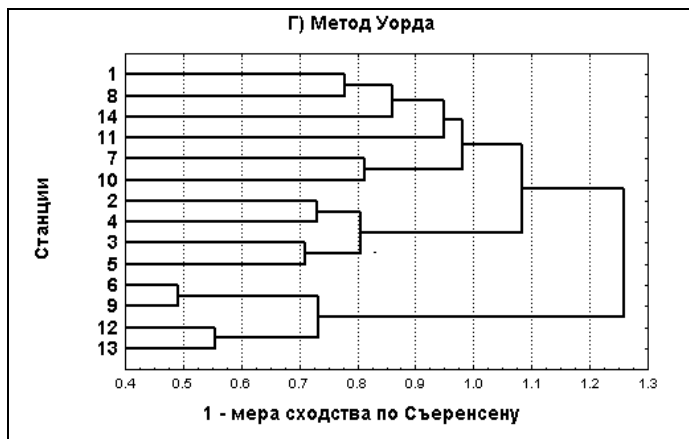
**Пример 2.3.3. Классификация створов реки Сок (Самарская область).** Для иллюстрации возможностей автоматической классификации выберем из 97 измерений, сделанных на 14 станциях наблюдения р. Сок (Самарская область), по одной пробе для каждой станции, отобрав их из общего множества по критерию максимального биологического разнообразия (наибольшему количеству видов). Общее количество видов зообентоса, которое встретилось в этих пробах, составило 155 [Головатюк, 2005; Шитиков и др., 2005]. Кластерный анализ участков реки выполнен с использованием различных методов объединения и мер расстояния (полученные дендрограммы представлены на **рис. 2.5**):

- евклидова расстояния в пространстве показателей обилия 155 видов, рассчитанных по формуле  $\ln(\sqrt{N \cdot B})$ ;
- евклидова расстояния с использованием показателя обилия, пронормированного от 0 до 1 по максимальному размаху для каждого вида;
- меры сходства по Сьёренсену.

<sup>16</sup> ORDIFLEX – ординационная (**ordination**) гибкая (**flexible**) программа для четырех методов (взвешенных средних, полярной ординации, главных компонент и взаимного усреднения).

<sup>17</sup> COMCLUS – «**Composite Clustering**».





**Рис. 2.5.** Дендрограммы классификации станций наблюдения на р. Сок по пробам зообентоса, выполненные с использованием различных методов и мер расстояний.

Эти результаты свидетельствуют о том, что при выполнении кластерного анализа исследователь находится в достаточно тяжелом «комбинаторном положении», будучи поставлен перед необходимостью выбора не только комплекта исходных данных, но также метрики расстояния и алгоритма объединения. Например, если для тех же 14 классифицируемых станций р. Сок можно использовать не менее 5 общеупотребимых формул для построения матрицы сходства и не менее 5 широко распространенных методов построения иерархической классификации, то исследователь получит 25 возможных вариантов разбиений, т. е. «деревьев», в разной степени отличающихся друг от друга. В итоге неопределенность исходных данных подменяется другой, еще более туманной, – неопределенностью результатов классификаций. Формализации процедуры выбора того или иного показателя сходства или метода автоматической классификации *не существует* – имеются лишь некоторые, в разной степени логически размытые рекомендации по выбору технологии расчетов (например, считается, что более «изощренный» алгоритм Уорда [Ward, 1963] приводят к лучшим результатам, хотя при сравнении, в частности, фиг. «А» и «Б» **рис. 2.5**, это не бросается в глаза...).



**Уорд Джо**  
(Joe H. Ward Jr.;  
1926-2011) –  
американский  
психолог,  
математик,  
статистик.



Пример 2.3.3 показателен, но не нагляден (аналогично выглядит и результат статистического анализа экологических связей в экосистеме Куйбышевского водохранилища [Меншуткин и др., 1988]). Более демонстративными оказываются примеры с небольшим числом классифицируемых объектов (предельный случай – три), т. к. в этом случае, чаще всего, получаемый результат близок к интуитивным представлениям специалиста и легко интерпретируем. Рассмотрим один из таких примеров.

Изучая механизмы покатной миграции молоди речных рыб, **Д.С. Павлов** с соавторами [2000, 2007] осуществил кластерный анализ трех группировок плотвы *Rutilus rutilus* (L.)

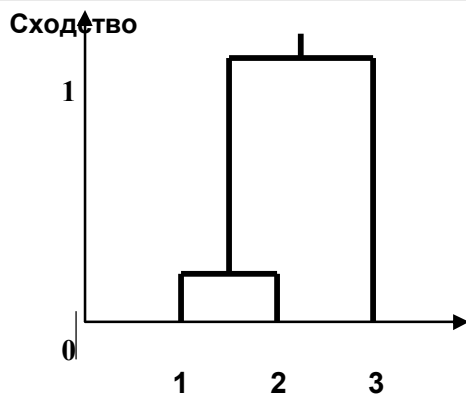
– личинки-«покатники» (1 – группировка молоди плотвы, осуществляющая скат в русловом потоке), личинки из реоусловий (2 – участки прибрежья, в которых вектор течения постоянен, а величина скорости выше пороговых величин для реореакции находящихся там рыб) и из лимноусловий (3 – участки прибрежья, в которых течение отсутствует или оно не постоянно по

направлению; величина скорости течения ниже пороговых значений для рассматриваемых видов рыб). При этом в качестве параметров этих групп выступали биохимические (гормональные) индикаторы молоди плотвы (катехоламины, серотонин, кортикостероиды, тиреоидные гормоны). Результат показан на **рис. 2.6** (сходство – евклидово расстояние).

«По результатам кластерного анализа покатники и личинки из реоскопления составляют одну группу, а из лимноскопления – вторую, т. е. по данным биохимических исследований в реке (р. Большая Коша, приток Верхней Волги. – Г.Р.) существует две группировки личинок плотвы» [Павлов и др., 2007, с. 56]. Для «покатников» и особей реогруппы выше содержание ДОФА, тироксина и кортизола, для лимногруппы – кортизона. Иными словами,



**Павлов  
Дмитрий  
Сергеевич**  
(г.р. 1938) –  
отечественный  
ихтиолог,  
гидробиолог,  
эколог,  
академик РАН.



**Рис. 2.6.** Группировки молоди плотвы (Павлов и др., 2007, с. 57).

для личинок в лимноусловиях характерно пониженное содержание гормональных веществ. Таким образом, поведенческие различия у рыб данных группировок связаны с разным уровнем «синтеза тех гормонов, которые непосредственно регулируют энергетические процессы в организме» [Павлов и др., 2007, с. 60].

**Оценка биоразнообразия.** «Сравнение сообществ только по составу имеющихся видов без какого-либо указания на обилие – грубое и нечувствительное средство их характеристик» [Грейг-Смит, 1967, с. 203]. П. Грейг-Смит практически не обсуждает проблем количественного измерения биоразнообразия, более того, само понятие «биоразнообразия» (в контексте *показатель биоразнообразия*) используется им всего два раза: при обсуждении способа измерения отклонения от случайного распределения с применением *индекса Симпсона*<sup>18</sup> (с. 108) и при описании соотношения между числом видов и числом особей с применением *индекса Уильямса*<sup>19</sup> (с. 205, 206, 232).

На саммите ООН в Рио-де-Жанейро (1992 г.) биоразнообразию было определено как «вариабельность живых организмов из всех источников, включающих *inter alia* (лат. *среди прочих*) наземные, морские и прочие водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются: это включает разнообразие в пределах вида, разнообразие видов и разнообразие экосистем». Это официальное определение с точки зрения буквы закона, поскольку вошло в Конвенцию ООН по вопросам биоразнообразия (статья 2).

Сегодня проблемы сохранения биологического разнообразия (с разных позиций) признаны наиболее значимыми (укажу лишь несколько отечественных работ [Чернов, 1991; Чернов, Пенев, 1993; Букварева, Алещенко, 1994; А. Алимов и др., 1996; Барсков и др., 1996; А. Алимов, 1998; Миркин, Наумова, 2004; Василевич, 2009 и др.]). Именно в изучении биологического разнообразия (как теоретических проблем [прежде всего, работы Р. Уиттекера], так и методических [наверное, самым интересным и «модным» является фрактальный подход к изучению видовой структуры сообществ; см. далее глава 5, раздел 3]) за последние 50 лет достигнуты наибольшие успехи.

Р. Уиттекер [Whittaker, 1965, 1972; Magurran, 1988] предложил различать следующие типы разнообразия:

- **альфа-разнообразие** (разнообразие внутри сообщества, разнообразие «в узком смысле» – видовое богатство, *измеряемое числом видов на единицу площади или объема*, и соотношение количественных показателей участия

<sup>18</sup> **Симпсон Эдуард** (Edward Hugh Simpson; г.р. 1922) – британский математик, статистик [[http://en.wikipedia.org/wiki/Edward\\_Hugh\\_Simpson](http://en.wikipedia.org/wiki/Edward_Hugh_Simpson)].

<sup>19</sup> **Уильямс Каррингтон** (Carrington Bonsor Williams; 1889-1981) – британский энтомолог, эколог [[http://en.wikipedia.org/wiki/Carrington\\_Bonsor\\_Williams](http://en.wikipedia.org/wiki/Carrington_Bonsor_Williams)].

видов в сложении сообщества, *измеряемое выравниваемостью видов* [англ. *evenness of equitability*]);

- **бета-разнообразие** (разнообразие между сообществами, показатель степени дифференцированности распределения видов или скорости изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиентов среды; бета-разнообразие может быть *измерено числом синтаксонов одного ранга* [субассоциации, ассоциации и пр.] или величиной *полусмена* [англ. *half change, HC*] – отрезка градиента среды, вдоль которого меняется половина видового состава сообщества; таким образом, полная смена видового состава соответствует  $2HC$ );
- **гамма-разнообразие** (разнообразие ландшафтов, разнообразие «в широком смысле» – объединение альфа- и бета-разнообразия; простейшим показателем гамма-разнообразия будет *конкретная флора, список видов в пределах ландшафта*).

Уиттекер, кроме того, различал две формы разнообразия – *инвентаризационное* (оценка разнообразия экосистемы разного масштаба [сообщество, ландшафт, биом] как единого целого) и *дифференцирующее* (оценка разнообразия между экосистемами). С рядом дополнений [Brown, Gibson, 1983; Чернов, 1991] формы и типы разнообразия представлены в **табл. 2.8**).

Таблица 2.8

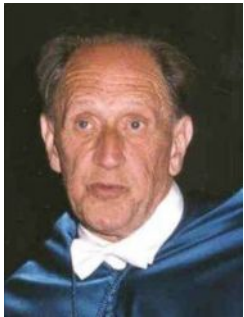
**Формы и типы разнообразия**  
[Whittaker, 1977; Чернов, 1991, с. 501]

<b>Инвентаризационное разнообразие</b>	<b>Дифференцирующее разнообразие</b>
<i>Точечное альфа-разнообразие</i> (англ. <i>point diversity</i> ; разнообразие в пределах пробной площади, субвыборки для небольших проб или микроместообитаний в пределах сообщества)	
	<i>Внутреннее бета-разнообразие</i> (мозаичное разнообразие, изменение между частями мозаичного сообщества)
<i>Альфа-разнообразие</i> (внутреннее разнообразие местообитания для описания или образца, представляющего гомогенное сообщество)	
	<i>Бета-разнообразие</i> (англ. <i>between habitat diversity</i> ; разнообразие местообитаний, изменение вдоль градиента среды между различными сообществами)
<i>Гамма-разнообразие</i> (для ландшафта или серии проб, включающей более чем один тип сообщества)	

	<i>Дельта-разнообразие</i> (географическая дифференциация, изменение вдоль климатических градиентов или между географическими территориями)
<i>Эпсилон-разнообразие</i> (для биома, крупной географической территории, включающей различные ландшафты)	

В 60-70-е годы прошлого века в качестве количественной меры видового богатства и разнообразия был предложен ряд формализованных индексов; вот некоторые из них:

- индекс **Маргалефа-1**  $k_{Mar-1} = d = (S - 1) / \lg N$  [Margalef, 1958a,b];  
(фактически, это другая форма записи уравнения Глисона);
- индекс **Менхайника**  $k_{Men} = S / \sqrt{N}$  [Menhinick, 1964];
- индекс **Одума**<sup>20</sup>  $k_{Od} = S / 1000$  особей [Одум, 1975],  
основанных на том, что во многих случаях наблюдается линейная зависимость  $S$  от  $\lg N$  или  $N^{0,5}$ ;
- индекс Маргалефа-2  $k_{Mar-2} = \lg S / \lg N$  [Маргалеф, 1992];



**Маргалеф Рамон**  
(Margalef [i López] Ramón  
(1919–2004) –  
испанский  
гидробиолог, эколог.



**Менхайник Эдвард**  
(Edward [Ed] Menhinick;  
г.р. 1938) –  
американский зоолог,  
ихтиолог, гидробиолог.



**Одум Юджин**  
(Eugene Pleasants  
Odum; 1913–2002) –  
американский  
зоолог, эколог.

<sup>20</sup> Конечно, измерять видовое богатство числом видов придумал не Ю. Одум; но так как установить «первого среди равных» не представляется возможным, для обозначения этого индекса я использую именно фамилию «Одум», во-первых, потому, что в его книге [Одум, 1975] этому показателю уделено достаточно много внимания, а во-вторых, потому, что это уже зафиксировано в целом ряде публикаций [Гелашвили и др., 2004, 2006б, 2007б].

- индекс **Животовского**  $\mu = \left( \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i} \right)^2$ , [Животовский, 1980а,б];
- индекс доли редких видов Животовского  $h = 1 - \mu / m$ , [Животовский, 1980а,б];
- индекс **Шеннона–Уивера**<sup>21</sup> см. [Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Алимов, 2000];  

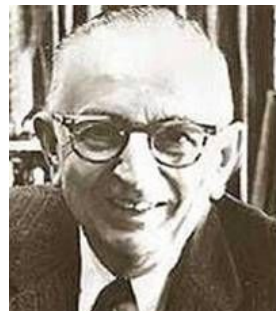
$$\overline{H} = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$$



**Животовский Лев Анатольевич**  
(г.р. 1942) –  
отечественный генетик.



**Шеннон Клод**  
(Claude Elwood Shannon;  
1916–2001) –  
американский  
математик, кибернетик.



**Уивер Уарен**  
(Warren Weaver;  
1894–1978) –  
американский  
кибернетик, менеджер.

- индекс выравненности Шеннона–Пилу [Pielou, 1969, 1977];  

$$e = \overline{H} / \ln S$$
- индекс **Реньи** (обобщенной энтропии) см. [Гелашвили и др., 2004б];  

$$\overline{H}_\alpha = \frac{1}{\alpha} \ln \sum_{i=1}^S p_i^\alpha, \quad -\infty \leq \alpha \leq +\infty$$
- индекс доминирования Симпсона–Джини [Simpson, 1949];  

$$c = \sum p_i^2$$
- индекс разнообразия Симпсона [Simpson, 1949; Розенберг, 2007в];  

$$D = 1 / \sum p_i^2$$
- индекс выравненности Симпсона [Simpson, 1949];  

$$E = 1 / (S \sum p_i^2)$$

<sup>21</sup> В названии этого индекса существуют разночтения: у нас чаще он называется индексом Шеннона–Уивера, на Западе – Шеннона–Винера; но большинство специалистов в мире сходится в том, что этот индекс должен называться *индексом Шеннона* (см.: Денисенко, 2006; Розенберг, 2010а); так в дальнейшем я и буду его называть.

где  $S$  – число видов,  $p_i$  – доля  $i$ -го вида,  $N$  – общая численность,  $m$  – число видов в выборке.



**Пилу [Пайлоу] Эвелин**  
(Evelyn Chrystalla [Chris]  
Pielou; г.р. 1924) –  
канадский ботаник,  
математик, эколог.



**Реньи Альфред**  
(Alfréd Rényi;  
1921-1970) –  
венгерский математик.



**Джини Корrado**  
(Corrado Gini;  
1884-1965) –  
итальянский экономист,  
статистик, социолог.

Детальный анализ большого числа мер разнообразия приведен в работах [Песенко, 1978, 1982; Песенко, Боголюбов, 1979; Фёдоров, Левич, 1980; Magurran, 1988; Миркин и др., 1989; Алексеев и др., 1992; Ю. Пузаченко, А. Пузаченко, 1996; Левич, 2004; Шитиков, Розенберг, 2005]; главный вывод этого анализа – преимущество той или иной меры разнообразия во многом определяется задачами исследования. Следует согласиться с Л.А. Животовским [1980, с. 835], который считает, что «задача полного установления "сфер действия" всех мер разнообразия остается нерешенной», и Ю.А. Песенко [1982, с. 113], указывавшим, что «при более общем подходе следует признать правомерным одновременное существование нескольких индексов разнообразия, что математически связано с неоднозначностью мер плохо организованных множеств». Обобщение многих из этих индексов, как уже отмечалось, будет сделано далее с использованием фрактальных представлений о структуре сообществ (см. главу 5, раздел 3).



**Песенко**  
**Юрий**  
**Андреевич**  
(1944-2007) –  
отечественный  
зоолог,  
энтомолог,  
биостатистик.

**Левич**  
**Александр**  
**Петрович**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
биофизик,  
гидробиолог,  
эколог.



Еще одно обобщение индексов биоразнообразия через ранговые распределения было выполнено А.П. Левичем [1980, 1996, 2004]. Если проину-

меровать группы организмов в порядке убывания их численностей, то номер группы  $i$  называют *рангом группы*, а зависимость численностей групп  $n(i)$  от их ранга – *ранговыми распределениями*. В качестве групп могут выступать биологические таксоны; размерные классы; совокупности особей, объединенные по каким-либо физиологическим или иным признакам. Ранговые распределения численностей (или биомасс) представляют собой достаточно действенный инструмент количественного исследования структуры экологических сообществ (см. [Уиттекер, 1980]).

Для феноменологического описания ранговых распределений [Левич, 1980, 2004; Ю. Пузаченко, А. Пузаченко, 1996] в экологии применяются различные аппроксимации: экспоненциальная модель  $n(i) \sim z^i$  (потребляется единственный ресурс и потребности видов  $q_i$  в этом ресурсе распределены линейно  $q_i \sim i$ ), гиперболическая модель  $n(i) \sim 1/(i+B)^\beta$  (фактически, закон **Ципфа** [Zipf, 1949; Бялко и др., 2007; Кудрин, 2007]), объединяющее их дзета-распределение

$n(i) \sim z^i / (i+B)^\beta$ , модель для медленно меняющегося распределения потребностей  $q_i \sim \ln[\ln i]$  или модель доступного сообществу запаса единственного и равномерно распределенного ресурса, называемая также моделью «разломанного стержня» **Мак-Артура**<sup>22</sup>  $n(i) \sim \ln(1/i)$  (), модель «экспоненциально разломанного стержня» – то же самое, но для экспоненциально распределенного ресурса [Федоров, 1978, с. 22-37] (в формулах  $n(i)$  обозначает численность особей ранга  $i$ ;  $z$ ,  $\beta$  и  $B$  – параметры моделей). Иными



**Ципф [Зипф] Джордж** (George Kingsley Zipf; 1902-1950) – американский лингвист, филолог, статистик.



**Мак-Артур Роберт** (Robert Helmer MacArthur; 1930-1972) – американский математик, эколог, биogeограф, генетик.

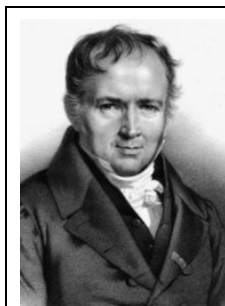
<sup>22</sup> «Любопытно, что плохое соответствие предсказанного модели Мак-Артура экологии пытались объяснить чем угодно, но только не ограничениями исходных допущений... По-видимому, первым, кто осознал непрочность исходных предпосылок модели, был сам Роберт Мак-Артур. Во всяком случае, в 1966 г. Мак-Артур, согласившись с замечаниями Е. Пилоу, в весьма элегантных и содержательных выражениях отказался от своей модели, выразив при этом надежду, что она "служит грубым приближением экологии сообществ, которому надо позволить отмереть естественным путем". Однако "отречение" Мак-Артура оказалось не в состоянии подорвать популярность модели среди экологов...» [Фёдоров, 1978, с. 37].

словами, «распределения численностей полностью порождается распределением их потребностей» [Левич, 2004, с. 530].

Параметры ранговых распределений отражают скорость (резкость, выравненность, равномерность, однородность и т. п.) убывания численностей от группы к группе или, что то же самое, степень доминирования групп с высокой численностью. Эти параметры с точностью до коэффициентов совпадают с эмпирическими индексами видового разнообразия ( $k_{Mar-1}$  – для экспоненциального рангового распределения;  $k_{Men}$  – для гиперболического; эти индексы выделяются в класс *параметрических*). Другой класс (*императивные* индексы) образуют показатели разнообразия, которые однозначно связаны с инвариантами математических структур, порождающими функционалы вариационной модели. Иными словами, энтропийный функционал  $\bar{H}$  соответствует модели сообщества, слагаемого экологическими группами сходных видов,  $D$  – сообществам с конкуренцией (хищничеством), пополнением пула особей извне и существенным доминированием и пр. Таким образом, «вариационная модель позволяет сознательно выбирать индекс разнообразия, адекватный структуре и состоянию сообщества. А именно, императивные индексы разнообразия определяются математической структурой, принятой для описания сообщества, и допустимыми его функционированием преобразованиями. Параметрические же индексы порождаются экстремизацией некоторого императивного индекса и, кроме того, зависят от матрицы потребностей (квот) видов и запаса ресурсов в среде» [Левич, 2004, с. 530].

Следует заметить [Шитиков, Розенберг, 2005], что, независимо от типа распределения видов по обилию в любой конкретной пробе, такое распределение обязательно имеет «хвост», образованный редкими видами, представленными в пробе единичными особями. Их попадание в пробу следует рассматривать, как совершенно случайное событие, а поэтому оно, скорее всего, должно подчиняться *распределению Пуассона*. С точки зрения статистики, вопрос, как отличить редкие виды (по отношению к которым ранжирование по обилию вряд ли имеет экологический смысл) от «нередких», является весьма не простым и, во всяком случае, для его решения нельзя предложить какой-либо рецепт, пригодный на все случаи жизни.

Перечисленными примерами далеко не исчерпываются варианты различных классов функций, аппроксимирующих с той или иной точностью эмпирические распределения обилия видов: согласно *принципу множественно-*



**Пуассон**  
**Симеон-Дени**  
(Siméon-Denis  
Poisson;  
1781-1840) –  
французский  
математик,  
физик.



сти моделей В.В. Налимова (см. главу 1, раздел 5) для прогнозирования конкретной экологической ситуации возможно построение неограниченного множества математических моделей примерно одинаковой достоверности. Однако тут возникают естественные вопросы: *ну и что?* Какие конкретные результаты по оценке точечного биоразнообразия можно извлечь из результатов аппроксимаций распределения (кроме естественного чувства удовлетворения их авторов от «модельных игр»)? Имеющиеся публикации, к сожалению, не дают на это четкого ответа, а лишь позволяют смутно предположить, что тот или иной параметр модели может быть как-то связан с разнообразием...

Все это позволяет прийти к малоутешительным выводам [Шитиков, Розенберг, 2005, с. 129]:

- количественная оценка биоразнообразия с помощью различных индексов в пространстве видов в значительной мере некорректна, в первую очередь потому, что никак не учитывается морфологическое, функциональное, экологическое сходство (различие) между самими видами – каждый вид представляется как изолированный таксон, информационно равно удаленный от всех остальных;
- модели разнообразия, основанные на тех или иных аналитических формулах распределения популяционной плотности, остаются лишь интерпретацией весьма частных гипотез и не могут служить фундаментом для формально строгой методики оценки биоразнообразия;
- приходится констатировать, что со времен Р. Уиттекера, заложившего вербальную основу понятий разнообразия для совокупности местообитаний, сколько-нибудь строгих методов количественной оценки бета- или гамма-разнообразия до настоящего времени не выработано;
- отсутствуют также общепринятые методические разработки для расчета средней популяционной плотности и списка характерных видов произвольного сообщества организмов, которые должны являться неотъемлемыми «кирпичиками» построения любой количественной концепции биоразнообразия;
- и еще один вывод, который следует из полутора векового (если считать от работ **Х. Уотсона**) количественного изучения видового разнообразия: только биоразнообразие нельзя считать критерием эффективности развития экосистем в целом; цель такого развития [Букварева, Алещенко, 1997, с. 23] – «экстремизация какого-то другого па-



**Уотсон  
[Ватсон]  
Хьюитт  
(Hewitt  
Cottrell  
Watson;  
1804-1881) –  
британский  
ботаник.**

раметра. В качестве одного из наиболее общих критериев эффективности биосистем можно рассматривать комплекс, объединяющий минимизацию производства энтропии (*оценивается индексами биоразнообразия  $\bar{H}$  или  $e$ . – Г.Р.*) и максимизацию интенсивности потоков вещества, энергии или информации через систему...»; на основе этого допущения предлагается [Букварева, Алешенко, 1997] различать динамику оптимального уровня биоразнообразия в случайно меняющейся среде для систем с четкой функциональной структурой (например, сообщество) и систем из более или менее однотипных взаимозаменяемых элементов (популяция) – в условиях дестабилизации среды разнообразие первых уменьшается, а вторых – растет; при стабильности факторов среды идут обратные процессы.

Почти полвека тому назад Р. Мак-Артур [MacArthur, 1965, p. 531] писал: «Подводя итог, скажем, хотя полное разнообразие – это обширное число видов в некоторой филогенетической группе в достаточно обширной географической зоне, составленной из некоторого количества местообитаний, – было предметом многих спекуляций и табулирования данных, этот аспект видового разнообразия сегодня наименее четко истолкован». Прогресс в этом направлении сегодня, на мой взгляд, можно связать лишь с формализациями в терминах ранговых распределений (рассмотрены выше) и фрактальной геометрии (будут обсуждаться в главе 5).

## Статистика временных рядов и случайных процессов

Этого раздела, к сожалению, нет ни в книге П. Грейг-Смита, ни в книге В.И. Василевича. «Существует широкой класс явлений, в которых объектом наблюдения служит какая-либо числовая величина или последовательность числовых величин, распределенные во времени. Температура, непрерывно записываемая самопишущим термометром; курс акций на бирже в конце каждого дня; сводка метеорологических данных, ежедневно публикуемая бюро погоды, – все это временные ряды, непрерывные или дискретные, одномерные или многомерные... Их изучение относится к обычным разделам статистической науки» [Винер, 1968, с. 115].

*Случайный процесс* (случайная функция) в теории вероятностей – семейство случайных величин, индексированных некоторым параметром, чаще всего играющим роль времени (реже – пространства). Числовые данные, полученные как результат реализации случайного процесса во времени, образуют ряды динамики (часто называемые *динамическими*, *хронологическими* или *временными рядами*). Важными характеристиками случайного процесса являются *математическое ожидание* и *дисперсия*. Временной ряд стациона-

рен, если порождающий его механизм не меняется при сдвиге во времени, а соответствующий случайный процесс достиг статистического равновесия (это определение не вполне точно, однако выражает существо дела [Розенберг и др., 1994]).

В центре внимания исследователей находятся обычно общие закономерности, скрытые в эмпирических данных и отражающие внутреннюю структуру явления. *Трендом* (или *тенденцией*) называют неслучайную медленно меняющуюся составляющую временного ряда, на которую могут накладываться случайные колебания и сезонные эффекты. Это опять же не вполне строгое понятие использует множество моделей и методов анализа динамики, в основе которых лежит разложение временного ряда на несколько компонент, одна из которых является в определенном смысле достаточно гладкой, отражая глобальную направленность процесса, а остальные – характеризуют воздействие случайных факторов.

Большинство рядов динамики экологических показателей имеют тенденцию среднего уровня, т. е. они, по существу, нестационарны. Однако такие ряды могут быть легко преобразованы в центрированные стационарные ряды путем вычитания функции тренда (*элиминирование тренда*). Во многих рядах динамики параметров экосистем можно наблюдать *сезонные колебания* под влиянием внешних факторов, действующих циклически с заранее известной периодичностью.

Среди методов, используемых для идентификации моделей временных рядов, используют *методы сглаживания, подгонки, автокорреляции*; для описания рядов и построения прогнозов – *модели авторегрессии* (в том числе и простые методы, основанные на линейной регрессии) и *скользящего среднего*.

Существуют две основные цели анализа временных рядов [Юл, Кендэл, 1960; Draper, Smith, 1967; Страшкраба, Гнаука, 1989; Прохоров, 2001а,б]:

- определение природы ряда и
- прогнозирование (предсказание будущих значений временного ряда по настоящим и прошлым значениям).

Обе эти цели требуют, чтобы модель ряда была идентифицирована и, более или менее, формально описана. Для достижения первой цели, прежде всего, любой временной ряд должен быть проверен «на случайность» чередования «пиков» (максимумов) и «впадин» (минимумов).

Один из методов [Юл, Кендэл, 1960; Вайну, 1977] основан на сравнении общего числа «поворотных точек» эмпирического ряда (максимумов и минимумов временного ряда) с теоретически ожидаемой величиной, полученной в предположении независимости наблюдений:

$$\bar{X} = \frac{2(n-2)}{3}, \quad \sigma^2 = \frac{16n-29}{90},$$

где  $\bar{X}$  и  $\sigma^2$  – среднее и дисперсия числа поворотных точек при  $n$  наблюдениях. Этот метод был использован при анализе разногодичной изменчивости фитомассы растительных сообществ [Василевич, 1970; Лацинский, 1971]. При этом был вскрыт существенный недостаток метода – необходимость очень большого числа наблюдений  $n$ , что крайне трудно реализуемо в экологических исследованиях. Так, например, при  $n = 9$  [Лацинский, 1971],  $\bar{X} = 4,7$  и  $\sigma^2 = 1,3$ ; используя «правило трех сигм» (для 99%-го уровня значимости), получается, что практически любое число поворотных точек в этом случае будет свидетельствовать о случайном характере временного ряда.

Для сравнительно небольшого числа наблюдений была предложена другая методика проверки случайного характера распределения числа поворотных точек [Розенберг, Рудерман, 1969, 1977; Розенберг, 1980а, 1984], который в последствии был назван «принципом (гипотезой) скользящих сред-немаксимальных случайного статистического ряда» [Реймерс, 1990, с. 401-402].

**Метод проверки случайности колебаний временных рядов.** Прежде всего, формализуем уже обсуждавшиеся выше представления о «поворотных точках». Пусть имеется система бесконечного числа независимых, одинаково распределенных случайных величин

$$X_0, X_1, X_2, X_3, \dots$$

Результаты однократных наблюдений над ними обозначим, соответственно,

$$x_0, x_1, x_2, x_3, \dots$$

Будем называть  $x_n$  поворотной точкой типа максимума (минимума), если будет выполняться соотношение:

$$x_{n-1} < x_n = x_{n+1} = \dots = x_{n+k-1} = x_{n+k} > x_{n+k+1};$$

$$(x_{n-k-1} > x_{n-k} = x_{n-k+1} = \dots = x_{n-1} = x_n < x_{n+1}).$$

Две поворотные точки одного типа  $x_i$  и  $x_j$  ( $i < j$ ) называются смежными, если в последовательности результатов однократных наблюдений над исходными случайными величинами

$$x_i, x_{i+1}, x_{i+2}, \dots, x_j$$

имеется только одна поворотная точка противоположного типа  $x_k$  ( $i < k < j$ ). Расстоянием между двумя смежными поворотными точками  $x_i$  и  $x_j$  ( $i < j$ ) назовем количество чисел в последовательности  $\{x_i, x_{i+1}, \dots, x_j\}$ , включая

поворотную точку  $x_i$ . Легко видеть, что расстояние между этими поворотными точками равно  $s = j - i$ . До проведения наблюдений это расстояние является случайной величиной  $S$ ; будем интересоваться её законом распределения.

Пусть  $x_1$  – поворотная точка типа максимума. Тогда событие  $S = n + k - 1$ , где  $n \geq 2$  и  $k \geq 1$ , произойдет, если при однократном наблюдении над исходными случайными величинами  $\{X_i\}$  осуществится одно из следующих событий:

$$\left\{ x_0 < x_1 \geq x_2 \geq \dots \geq x_n < x_{n+1} \leq x_{n+2} \leq \dots \leq x_{n+k-1} < x_{n+k} > x_{n+k+1} \right\} \setminus \\ \left\{ x_0 < x_1 = x_2 = \dots = x_n < x_{n+1} \leq x_{n+2} \leq \dots \leq x_{n+k-1} < x_{n+k} > x_{n+k+1} \right\},$$

$$\left\{ x_0 < x_1 \geq x_2 \geq \dots \geq x_n < x_{n+1} \leq x_{n+2} \leq \dots \leq x_{n+k-1} < x_{n+k} = x_{n+k+1} > x_{n+k+2} \right\} \setminus \\ \left\{ x_0 < x_1 = x_2 = \dots = x_n < x_{n+1} \leq x_{n+2} \leq \dots \leq x_{n+k-1} < x_{n+k} = x_{n+k+1} > x_{n+k+2} \right\},$$

и т. д.

Пусть одинаково распределенные случайные величины  $X_0, X_1, X_2, X_3, \dots$  непрерывны с плотностью вероятности каждая  $f(x)$ . Тогда вероятность осуществления события  $S = n + k - 1$  запишется следующим образом:

$$P(S = n + k - 1) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(x_1) dx_1 \int_{-\infty}^{x_1} f(x_0) dx_0 \int_{-\infty}^{x_1} f(x_2) dx_2 \dots \\ \dots \int_{-\infty}^{x_{n-1}} f(x_n) dx_n \int_{x_n}^{\infty} f(x_{n+1}) dx_{n+1} \dots \int_{x_{n+k-1}}^{\infty} f(x_{n+k}) dx_{n+k} \int_{-\infty}^{x_{n+k}} f(x_{n+k+1}) dx_{n+k+1}.$$

Событие  $S = n + k - 1$  представляет собой совмещение двух событий:  $A$  –  $x_1$  есть поворотная точка типа максимума;  $B$  – расстояние от точки  $x_1$  до смежной одноименной поворотной точки, равно  $n + k - 1$ . Вероятность события  $A$  равна  $1/3$  [Юл, Кендэл, 1960]. С учетом этого находим закон распределения<sup>22</sup> расстояния между двумя смежными поворотными точками при условии, что отсчет идет от поворотной точки типа максимума [Розенберг, Рудерман, 1977, с. 108]:

$$P(B/A) = 3 \cdot \frac{n^3 + 5n^2 + 4n - 4}{2(n+3)!}, \quad \text{для } k = 1,$$

$$P(B/A) = 3 \cdot \left[ \sum_{i=2}^n (-1)^i \frac{(k+i-1)(n-i+1)}{(k+i)!(n-i+2)!} + (-1)^{n+1} \frac{k+n+1}{(k+n+2)!} \right], \quad \text{для } k \geq 2.$$

<sup>22</sup> На возможность нахождения этого закона распределения указывал Е.Е. Слущкий [1927; 1960, с. 109]: «когда-нибудь, вероятно, удастся вычислить математическое ожидание величины расстояния от максимума до максимума и её колеблемость».

Можно записать эти выражения и в другом виде [Розенберг, 1984, с. 78]:

$$P(S) = \begin{cases} \sum_{i=1}^{(S-1)/2} \frac{6}{(2i+1)!(S-2i)!(S-2i+2)}, & S - \text{нечетное}, \\ \sum_{i=1}^{S/2} \frac{6}{(2i+1)!(S-2i)!(S-2i+2)} - \frac{3(S+2)}{(S+3)!}, & S - \text{четное}. \end{cases}$$

Таким образом, распределение вероятности получения «расстояния»  $S$  между соседними поворотными точками типа максимума имеет следующий вид:

<b>S :</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
<b>P(S) :</b>	0,4000	0,3333	0,1714	0,0667	0,0212	0,0057	0,0013	0,0003

Закон распределения  $P(S)$  для непрерывных одинаково распределенных случайных величин  $X_0, X_1, X_2, X_3, \dots$  обладает двумя очень интересными свойствами:

- независимость этого распределения от функции распределения исходной случайной величины  $f(x)$ ; иными словами, этот закон обладает значительной общностью;
- строгое равенство математического ожидания этого распределения  $M(S) = 3$  и высокая вероятность встретить ряды с «расстоянием» между максимумами в 2, 3 и 4 наблюдения (более 0,9).

Эти два свойства  $P(S)$  являются причинами частого «объявления» о существовании закономерной периодичности во временной структуре различных параметров экосистем, хотя на деле, сама случайная природа временных рядов может быть причиной «циклических» изменений, которые могут даже подтверждаться закономерными изменениями коэффициентов автокорреляции (правда, при малом числе наблюдений). Эта ситуация является одним из примеров возникновения «ложной корреляции» [Четвериков, 1969].

Временной ряд, вероятностные характеристики которого я обсуждал выше, получается при независимых наблюдениях над случайной величиной. В отличие от этого было предложено использовать представления о «связанном ряде» [Слущкий, 1912, 1927; Slutsky, 1925]: вероятность возникновения на определенном месте ряда тех или иных конкретных значений зависит от того, какие значения случайная величина получила раньше или получит позже (во многом, эти результаты Е.Е. Слущкого предвосхитили представления о том, что временной ряд на некотором интервале масштабов самоподобен (фрактален) и, как следствие, процессы идущие в настоящий момент, определялись предыдущими состояниями; подробнее см. главу 5, раздел 3). Таким образом, если члены несвязанного ряда некоррелированы между собой, то

для связанного ряда величина коэффициента автокорреляции зависит от расстояния между членами ряда и представляет одну из важнейших его характеристик. Простейшим примером связанного ряда является ряд, полученный из исходного сглаживанием по *методу скользящей средней* (см., например, выше подраздел "Прямой градиентный анализ как основа количественных биоиндикационных исследований"):

$$Y_i = \sum_{i=1}^n A_i x_i ,$$

где  $A_i$  – «вес»  $i$ -ой реализации случайной величины  $X$ . Если все  $A_i = 1$ , нетрудно показать, что коэффициенты автокорреляции будут

$r_0 = 1$ ,  $r_1 = r_{-1} = 1 - 1/n$ ,  $r_2 = r_{-2} = 1 - 2/n$ ,  $\dots$ ,  $r_{n-1} = r_{-(n-1)} = 1/n$ , где  $r_j$  – коэффициент автокорреляции между признаками данного момента времени и через  $j$  единиц (знак «минус» указывает на то, что момент времени  $j$  раньше данного, а отсутствие знака – позже).

Е.Е. Слуцкий [Slutsky, 1925; Слуцкий, 1927]<sup>23</sup> доказал очень важную теорему, утверждавшую, что для связанных рядов (при некоторых ограничениях) всегда можно подобрать синусоиду (или несколько синусоид), которая будет с заданной точностью описывать колебания связанного временного ряда. Более того, он даже предложил формулу для определения периода ( $L$ ) такой синусоиды для связанного ряда:

$$L = \frac{2\pi}{\arccos(r_1)} .$$

Период аппроксимирующей временной ряд синусоиды можно интерпретировать следующим образом. Если коэффициент автокорреляции  $r_1 = -1$ , то  $L = 2$ ; другими словами, при отрицательной связи соседних значений временного ряда мы вправе ожидать, что вслед за точкой максимума должна следовать точка минимума, т. е. период колебаний будет равен двум наблюдениям. Если  $r_1 = 1$ , то  $L = \infty$  и при абсолютной положительной связи соседних значений следует ожидать линейного характера изменений

<sup>23</sup> Одновременно и независимо, исследуя солнечную активность, к сходным результатам пришел Дж. Юл [Yule, 1927]; по этому цикличность скользящего среднего суммы случайных рядов иногда называют *эффектом Слуцкого–Юла*.



**Юл Джордж** (Udny George Yule; 1871-1951) – британский математик, статистик.

временного ряда (полное отсутствие поворотных точек). Наконец, если  $r_1 = 0$ , то  $L = 4$ ; таким образом, при отсутствии связи между соседними точками (независимость ряда) длина периода будет в среднем равна четырем наблюдениям. А это полностью соответствует ожидаемому среднему «расстоянию» между одноименными поворотными точками для закона распределения  $P(S)$ , равному трём (т. к. в величину «расстояния» включается только одна из одноименных поворотных точек) для ряда независимых наблюдений [Розенберг, Рудерман, 1977; Розенберг, 1984].

**Пример 2.3.4. Случайность колебаний прироста сосны горной (*Pinus mugo*).** Используя данные по динамике величины прироста сосны горной (*Pinus mugo*) за 272 года [Колищук, 1966, с. 711; Чесноков, Колищук, 1991], удалось получить следующую картину:

S :	2	3	4	5	6	7	8	9	M(S)	$\lambda$
Частота	27	19	17	5	3	3	-	3	3,51	1,17
встреч	0,351	0,247	0,220	0,065	0,039	0,039	-	0,039		

Сравнение эмпирического распределения с теоретическим при помощи критерия  $\lambda$  позволяет сделать вывод о том, что гипотеза о независимости членов ряда по данным эксперимента не отвергается и, следовательно, наблюдаемая «периодичность» ряда есть результат случайных эффектов. Однако, в работе [Колищук, 1966] проводится выравнивание исходного временного ряда методом скользящей средней (тем самым, получая связанный ряд, для которого справедливы все выводы Слуцкого!) и на этом основании делается вывод о возникновении «цикличности» величины прироста под периодическим воздействием солнечной активности...

Используя формулу Е.Е. Слуцкого для определения периода ( $L$ ) синусоиды для связанного ряда, можно решить обратную задачу: каков должен быть коэффициент автокорреляции между соседними годами (или, что равнозначно, какое число выравниваний необходимо провести, чтобы получить этот коэффициент), чтобы период аппроксимирующей ряд синусоиды был равен, например, 11 годам (средний период солнечной активности). Несложные вычисления дают величину  $r_1 = 0,84$ . Определение коэффициента автокорреляции по экспериментальным данным было несколько затруднено (в статье данные приведены графически), однако даже с учетом погрешностей округления первое же выравнивание дает значение  $r_1 \approx 0,80$ .

Этот пример показывает, что «периодичность» временного ряда (под которую подводится то или иное физико-биологическое обоснование) возможна в результате сложения случайных причин. Этот факт должен обратить



на себя внимание исследователей, т. к. работы такого плана продолжают появляться.

Таким образом, определение зависимости рядов и цикличности «на глаз» (по сходному поведению временных рядов) без учета способа получения этих рядов, может сыграть с исследователем злую шутку: так как закон распределения «расстояния» между максимумами ряда  $P(S)$  не зависит от распределения самой случайной величины  $f(x)$ , реализации которой и дают временной ряд при независимых наблюдениях (два разных по своей природе ряда для случайных величин  $X$  и  $Y$  имеют одинаковый закон распределения «расстояний» между максимумами), то исследователь может сделать вывод о зависимом характере поведения рядов, что по классификации «ложной корреляции» [Четвериков, 1969] является одним из самых опасных вариантов. Более того, усложняя ситуацию и переходя к связанным рядам, можно получить циклы сколь угодно большого периода («вековые» и т. д.) путем многократного выравнивания чисто случайного временного ряда. Естественно, что способ обработки информации не должен сколько-нибудь значительно влиять на физико-биологическую интерпретацию результата.

Замечу, что те же мысли опасения о «выдаче желаемого за действительное», особенно при анализе влияния солнечной ритмики (один из наиболее длинных временных рядов воздействий) на живые организмы, можно найти и в рецензии **В.В. Алпатова** [1970] на монографию [Чижевский, Шишина, 1969].



**Алпатов  
Владимир  
Владимирович**  
(1898-1979) –  
энтомолог,  
эколог,  
генетик.

**Некоторые проблемы дендрохронологии.** Здесь хотелось бы прокомментировать исследования дендрохронологических школ **С.Г. Шиятова** и **Е.А. Ваганова** [Шиятов, 1970, 1973, 1986; Ваганов, Терсков, 1977; Ваганов и др., 1996; Vaganov et al., 1999; Ваганов, Шашкин, 2000; Шиятов и др., 2000; Ваганов, Шиятов, 2005 и мн. др.].

В монографической работе С.Г. Шиятова [1986, с. 15-18] совершенно справедливо указывается, что «на величину годовичного радиального прироста древесных растений оказывает влияние большое количество внутренних и внешних факторов. К первой группе относятся факторы, связанные с генетическими, физиологическими и возрастными особенностями организмов, с периодичностью семеношения, а ко второй группе – такие факторы, как климатические, почвенно-грунтовые, фитоценоотические, катастрофические, ан-

тропогенные и т. д.». Далее, опять же справедливо, подчеркивается, что «существует довольно большое количество способов (графических и аналитических) для определения возрастной кривой прироста... Наиболее распространенными способами являются скользящее осреднение, уравнивание экспоненциального роста и полиномиальная регрессия... Основным недостатком предложенных способов расчета индексов прироста деревьев является то, что они не позволяют выявлять длительные (вековые и сверхвековые) климатически обусловленные колебания прироста деревьев» [Шиятов, 1986, с. 18]. Автор предлагает оригинальный эмпирико-графический метод вычисления индексов прироста, с помощью которых строит *обобщенные* и *генерализованные дендрохронологические ряды*. Эти ряды и становятся основой дендроклиматических исследований.



**Шиятов  
Степан  
Григорьевич**  
(г.р. 1933) –  
отечественный  
дендролог,  
лесовед,  
эколог.

**Ваганов  
Евгений  
Александрович**  
(г.р. 1948) –  
отечественный  
дендролог,  
эколог, биофизик;  
академик РАН.



А далее, все как в примере 2.3.4: производится сглаживание при помощи скользящего осреднения рядов индексов прироста (см., например, [Шиятов, с. 48-49, 59-60] для лиственницы сибирской на Полярном Урале при 30-, 50- и 110-летней скользящей средней при «выявлении» сверхвековых циклов и 5- и 15-летнего скользящего осреднения для лиственницы сибирской и ели сибирской на том же Полярном Урале при «выявлении» внутривековых циклов), что неизбежно «загоняет» ситуацию в «связанные ряды», для которой справедливы все выводы Е.Е. Слуцкого [1927].

Попытки с помощью корреляционного анализа оценить влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев, демонстрируют тот же вариант «наступления на грабли»: «корреляция значительно возрастает, если произвести усреднение индексов прироста и температуры по 5-летиям» [Шиятов, 1986, с. 79] – опять автор получает связанный ряд, который естественно будет «ближе» к аналогично связанному ряду индексов и, соответственно, выше будет, подтверждающий «причинно-следственные связи», коэффициент корреляции (в среднем, в 1,5-2 раза по сравнению с корреляцией «без выравнивания»).

Иным и, на мой взгляд, более корректным путем идут в оценке влияния климата на величину радиального прироста деревьев Е.А. Ваганов и его

коллеги [Ваганов и др., 1992; Шашкин, Ваганов, 1993; Ваганов, 1996; Vaganov et al., 1999, 2006; Ваганов, Шашкин, 2000; Скомаркова и др., 2009 и др.]. Этот путь – построение экофизиологических имитационных моделей, описывающих особенности строения древесных колец в различных условиях роста деревьев (чуть подробнее об этом я скажу в следующей главе, раздел 3). «Определяющее значение, выделяющее сибирскую научную школу (Е.А. Ваганова. – Г.Р.), имеет выработанная концептуальная схема контроля дифференциации ксилемы факторами внешней среды, подкрепленная имитационными моделями формирования структуры годичных колец в разных условиях (выделено мной. – Г.Р.)» [Петренко, 2004].

Что касается чисто статистических подходов, то и они несколько видоизменились, «ушли» от прямого сглаживания по абсолютным значениям исходных временных рядов и опираются на «различные статистики, основанные на рангах – отношениях порядка, и различные классификационные методы – отношения эквивалентности» [Шишов, 2009, с. 7]. Правда, я думаю, что и в этом случае следует быть очень аккуратным с интерпретацией получаемых результатов: специальных исследований я не знаю, но сглаживание по ранжированным данным [Шишов, Ивановский, 2006], как мне представляется, не снимает вопроса возникновения связанных рядов.

**Методы выделения тренда временных рядов.** Выбор стратегии и методов предварительной обработки и анализа рядов динамики, безусловно, зависит от цели исследования. Однако, как правило, первым этапом является оценка тренда временного ряда. Как отмечалось выше, любой ряд динамики представим в следующем виде:

$$x(t) = f(t) + g(t) + \eta ,$$

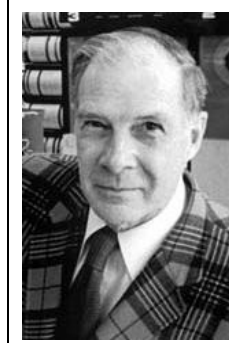
где  $f(t)$  – детерминированная компонента, представляющая собой некоторую аналитическую функцию, выражающую тенденцию в ряду динамики;  $g(t)$  – стохастическая компонента, моделирующая характер периодической и квазипериодической вариации исследуемого явления;  $\eta$  – случайная компонента типа «белого шума» (число случайный процесс, значения которого в различные моменты времени независимы и одинаково распределены). Таким образом, вычитание тренда из исследуемого ряда динамики  $\{x(t) - f(t)\}$  является изменением масштаба данных и сохраняет полную информацию о вариации явления.

Большинство методов исследования временных рядов включает различные способы фильтрации шума, позволяющие увидеть регулярную составляющую более отчетливо, и широко описаны в литературе по статистике (да и мы посвятили этой проблеме монографию [Розенберг и др., 1994]); по-

тому в этой работе я лишь перечислю основные из них, снабдив очень небольшими комментариями.

- *Метод скользящих средних* базируется на простом (и даже тривиальном) предположении, что при определении средних значений случайные отклонения погашаются.

- *Простое сглаживание* основано на составлении нового ряда из обычных средних арифметических, определяемых для промежутка времени  $q$  (ширина «окна»).
- *Взвешенное сглаживание* состоит в определении средних, взвешенных для разных точек ряда динамики. На



**Хэмминг Ричард Уэсли**  
(Richard Wesley Hamming; 1915-1998) – американский математик.

практике достаточно популярен *сглаживающий фильтр Хэмминга* –  $\bar{x}(t) = 0,25 x(t-1) + 0,50 x(t) + 0,25 x(t+1)$ ; концевые точки «копируются».

Метод скользящих средних имеет как свои преимущества, так и недостатки. К первым относятся:

- скользящая средняя дает функцию тренда, в наибольшей мере приближенную к значениям исследуемого ряда, т. к. для отдельных частей ряда выбирается наилучшая тенденция;
- к исследуемому ряду могут быть прибавлены новые значения;
- нахождение тренда не связано с большими вычислительными трудностями.

Недостатками этого метода являются:

- при увеличении периода «скольжения» (увеличение ширины «окна»  $q$ ) теряется информация о крайних значениях ряда;
- этот метод переводит ряд независимых наблюдений в связанный ряд, что может вызвать автокорреляцию остатков (*эффект Служа-Юла*; см. выше);
- в процессе скользящего среднего каждый элемент ряда подвержен суммарному воздействию предыдущих ошибок.

- *Метод скользящей медианы* основан на том, что вместо среднего используется медиана значений, попавших в «окно». Основное преимущество этого метода по сравнению со сглаживанием скользящим средним, состоит в том, что результаты становятся более устойчивыми к выбросам (связанным, например, с ошибками измерений и имеющимся внутри «окна»), что обычно приводит к более гладким или, по крайней мере, более «на-

дежным» кривым, по сравнению со скользящим средним с тем же самым «окном». Основной недостаток медианного сглаживания в том, что при отсутствии явных выбросов, он приводит к более «зубчатым» кривым (чем сглаживание скользящим средним) и не позволяет использовать веса.

• *Метод экспоненциального сглаживания* – очень популярный метод прогнозирования многих временных рядов (см., например, [Makridakis et al., 1983; Montgomery et al., 1990; Прохоров, 2001а,б]).

- *Простое экспоненциальное сглаживание* «приписывает» более «старым» наблюдениям экспоненциально убывающие веса, при этом, в отличие от скользящего среднего, учитываются *все* предшествующие наблюдения ряда, а не те, что попали в определенное «окно»:

$$\bar{x}(t) = \alpha \cdot x(t-1) + (1-\alpha) \cdot \bar{x}(t-1)$$

Если параметр сглаживания  $\alpha = 1$ , то предыдущие наблюдения полностью игнорируются; если  $\alpha = 0$ , то игнорируются текущие наблюдения; значения  $0 < \alpha < 1$  дают промежуточные результаты. Таким образом, вычислительный процесс устроен как адаптивная процедура, в которой новое значение определяется с учетом как исходных значений ряда, так и новых данных с экспоненциально убывающим весом (фактически, каждое новое сглаженное значение вычисляется как взвешенное среднее текущего наблюдения и сглаженного ряда). Выбор параметра сглаживания  $\alpha$  представляет собой достаточно сложную проблему. Рекомендуется, например, определять  $\alpha$  *методом поиска на сетке* (например, рассматривается сетка значений  $\alpha$  с шагом 0,1 и выбирается то значение  $\alpha$ , которое минимизирует ошибки прогноза на один шаг вперед, вычисленных по последней трети ряда).

- *Сезонное экспоненциальное сглаживание* – более сложная модель, включающая сезонную компоненту и тренд. Общая идея таких моделей состоит в том, что прогнозы вычисляются не только по предыдущим наблюдениям (как в простом экспоненциальном сглаживании), но и с некоторыми задержками, что позволяет независимо оценить тренд и сезонную составляющую. Сезонные компоненты, по природе своей, могут быть *аддитивными* или *мультипликативными*. Различие моделей для этих двух видов сезонности состоит в том, что в аддитивной модели сезонные флуктуации не зависят от значений ряда, тогда как в мультипликативной модели величина сезонных флуктуаций зависит от значений временного ряда [Тейл, 1971].

- *Параметрические модели тренда* – наиболее употребительные модели для сравнительно коротких временных рядов (см., например, [Drazer, Smith, 1967; Айвазян и др., 1985]). Не останавливаясь на методологии *метода наименьших квадратов*, с помощью которого, чаще всего, строятся параметрические модели тренда, предостерегу лишь от все еще популярных, к сожалению, приемов необоснованной «линеаризации» (использования линейного формализма метода наименьших квадратов) для расчета коэффициентов уравнения в той или иной нелинейной форме. Существуют специальные (более сложные, но и более корректные) методы минимизации суммы квадратов отклонений между уровнями ряда и прогнозируемыми значениями, учитывающие нелинейный характер уравнений связи (например, *прямой поиск по деформируемому многоугольнику* [Банди, 1988]).
- **АРПСС** (АвтоРегрессионное Проинтегрированное Скользящее Среднее [Бокс, Дженкинс, 1974]). Данный метод чрезвычайно популярен во многих приложениях, и практика подтвердила его мощность и гибкость, что, с другой стороны, делает его весьма сложным в реализации. Его не так просто использовать, и требуется большая практика, чтобы овладеть им: хотя часто он дает удовлетворительные результаты, они зависят от квалификации пользователя.

Эта методология объединяет два процесса – авторегрессии и скользящего среднего. Различают три типа параметров модели АРПСС: параметры авторегрессии ( $p$ ), порядок разности или запаздывание ( $d$ ), параметры скользящего среднего ( $q$ ). Модель записывается как АРПСС( $p, d, q$ ). Например, модель (0, 1, 2) содержит 0 (нуль) параметров авторегрессии ( $p$ ) и 2 параметра скользящего среднего ( $q$ ), которые вычисляются для ряда с запаздыванием 1.

На этапе *идентификации* модели определяется, как много параметров авторегрессии ( $p$ ) и скользящего среднего ( $q$ ) должно присутствовать в эффективной и экономной модели процесса (на практике очень редко бывает, что число параметров  $p$  или  $q$  больше 2). Следующий шаг состоит в *оценивании* параметров модели (для чего используются процедуры минимизации функции потерь). Полученные оценки параметров используются на этапе *прогнозирования* для того, чтобы вычислить новые значения ряда и построить доверительный интервал для прогноза.

Одним из простейших и традиционных методов выделения тренда временных рядов (точнее, оценки параметров этих трендов) можно считать *прямой градиентный анализ* в варианте *анализа хроноклинов*.

**Пример 2.3.5. Анализ хроноклинов высоты растений луговых сообществ поймы Средней Лены.** В качестве примера использования градиентного анализа хроноклинов приведу выборочные данные [Кононов, Неустроева, 1976, Кононов, 1978] по разногодичной изменчивости (1969-1974 гг.) максимальной высоты растений луговых сообществ поймы Средней Лены (табл. 2.8). «Наблюдения в течение ряда лет над высотами растений на различных типах лугов поймы р. Лены показывают, что высота луговых трав весьма сильно подвержена разногодичной изменчивости. При этом, как и следовало ожидать, большие колебания высот характерны растениям остепенного луга, в меньшей степени настоящего и еще меньшей степени – болотистого» [Кононов, Неустроева, 1976, с. 119-121].

**Автокорреляционная функция и спектр.** Автокорреляция – это взаимосвязь последовательных элементов временного (или пространственного) ряда данных. Если через  $r_k$  обозначить коэффициент корреляции и между рядами  $\{x(t), x(t+1), x(t+2), \dots, x(t+n)\}$  и  $\{x(t+k), x(t+k+1), x(t+k+2), \dots, x(t+k+n)\}$ , то последовательность  $r_k$ , где  $k = 1, 2, 3, \dots$ , называется автокорреляционной функцией. Запаздывание  $k$  называется лагом и является положительным целым числом. Таким образом, при анализе временных рядов автокорреляционная функция характеризует внутреннюю зависимость между временным рядом и тем же рядом, но сдвинутым на некоторый промежуток времени (лаг). Наличие автокорреляции затрудняет применение ряда классических методов анализа временных рядов. Так, в моделях регрессии, описывающих зависимости между случайными значениями взаимосвязанных величин, она снижает эффективность применения метода наименьших квадратов. Поэтому в математической статистике выработаны и применяются специальные статистические приемы для её выявления и элиминирования, а также для модификации самого метода наименьших квадратов.

Вид выборочной автокорреляционной функции тесно связан со структурой ряда [Бартлетт, 1958; Прохоров, 2001а,б]:

- автокорреляционная функция «белого шума» также образует стационарный временной ряд со средним значением 0;
- автокорреляционная функция стационарного ряда быстро убывает с ростом  $k$ ;
- при наличии отчетливого тренда автокорреляционная функция приобретает характерный вид очень медленно спадающей кривой;
- в случае выраженной сезонности в графике автокорреляционной функции имеются выбросы для запаздываний, кратных периоду сезонности (однако, эти выбросы могут быть завуалированы присутствием тренда или большой дисперсией случайной компоненты).

Таблица 2.8

**Сила влияния разногодичной изменчивости на максимальную  
высоту растений луговых сообществ поймы Средней Лены**

<b>Виды</b>	<b>Сила влияния (<math>\eta^2</math>), достоверность <math>\Phi_{0,95} &gt; 5,8</math></b>	<b>Мода распределения в см (в скобках – модальный год)</b>
<b>Остепненный луг</b>		
<i>Pulsatilla flavescens</i>	0,74	35,8 (1969)
<i>Myosotis suaveolens</i>	0,84	28,0 (1971)
<i>Potentilla stipularis</i>	0,73	23,3 (1971)
<i>Oxytropis strobilacea</i>	0,74	28,3 (1971)
<i>Onobrychis sibirica</i>	0,85	80,9 (1971)
<i>Kobresia filifolia</i>	0,75	31,9 (1971)
<i>Bromus irtutensis</i>	0,69	70,0 (1974)
<i>Poa subfastigiata</i>	0,68	57,3 (1971)
<b>Настоящий луг</b>		
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,74	69,0 (1974)
<i>Gentiana barbata</i>	0,68	25,8 (1970)
<i>Vicia cracca</i>	0,66	36,4 (1971)
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	0,83	94,6 (1969)
<b>Болотистый луг</b>		
<i>Caltha palustris</i>	0,81	35,0 (1969)
<i>Ptarmica cartilaginea</i>	0,75	57,8 (1969)
<i>Poa palustris</i>	0,95	47,6 (1973)

Среди методов оценки автокорреляции (см., например, [Бартлетт, 1958; Дженкинс, Ваттс, 1971]) можно выделить следующие.

- **Критерий Дарбина–Уотсона** (Durbin–Watson statistic, *DW*; [Durbin, Watson, 1950, 1951]). Пусть нулевая гипотеза состоит в отсутствии корреляции по времени в остатках модели ( $H_0: r = 0$ ), альтернативной является гипотеза  $H_1 (r \neq 0)$ . Критерий Дарбина–Уотсона основан на статистике:



**Дарбин Джеймс**  
(James Durbin;  
1923–2012) –  
британский  
статистик,  
экономист.



**Уотсон [Ватсон]  
Джозеф (Geoffrey  
Stuart Watson;  
1921–1998) –  
австралийский  
статистик.**



$$DW = \frac{\sum_{i=2}^n (e_i - e_{i-1})^2}{\sum_{i=2}^n e_i^2} \approx 2[1 - r(e_i, e_{i-1})]$$

где  $e_t$  – остатки первого порядка после сглаживания ряда. Возможные значения критерия  $DW$  находятся в интервале от 0 до 4 и табулированы его различные пороговые значения для разных уровней значимости [Лизер, 1971]. Если величина  $DW$  близка к 2, то это обозначает отсутствие корреляции между  $e_t$  и  $e_{t-1}$ ; меньшее значение соответствует положительной автокорреляции остатков, большее – отрицательной.

- **Спектральный анализ** (англ. *spectral analysis* [Bloomfield, 2000]) рядов динамики проводится с целью определения основных гармонических составляющих случайного процесса путем выделения синусоидальных компонент на различных частотах. Термин «спектральный» – своеобразная метафора для описания природы этого анализа: в сущности, применение спектрального анализа к временным рядам подобно пропусканию света через призму и разложению его на спектры (в результате успешного анализа можно обнаружить всего несколько повторяющихся циклов различной длины в интересующих исследователя временных рядах, которые, на первый взгляд, выглядят как случайный шум). В отличие от АРПСС или метода экспоненциального сглаживания (см. выше), цель спектрального анализа – распознать сезонные колебания различной длины, в то время как в названных типах анализа, длина сезонных компонент обычно известна (или предполагается) заранее и затем включается в некоторые теоретические модели скользящего среднего или автокорреляции.

Значения *спектра* или *спектральной плотности* представляют собой разложение полной дисперсии временного ряда по различным частотным составляющим и оцениваются как *косинус-преобразование Фурье* выборочной автоковариационной функции по следующей формуле [Гренджер, Хатанака, 1972]:

$$I(\omega_j) = [\lambda_0 \gamma_0 + 2 \sum_{k=1}^m \lambda_k \gamma_k \cos(\omega_j k)] / (2\pi),$$

$$\omega_j = \pi j / m$$

где  $\omega_j$  – частоты, для которых определяются значения спектра,  $j = 0, 1, \dots, m$ ,  $\gamma_k$  – автоковариационная функция,  $\lambda_k$  – веса значений автоковариационной функции, зависящие от числа частот  $m$ . Иногда, для определения  $\lambda_k$  используют *оценку*



**Фурье Жозеф**  
(Jean-Baptiste-Joseph Fourier; 1768-1830) – французский математик.

**Парзена** [Гренджер, Хатанака, 1972]:

$$\lambda_i = \begin{cases} 1 - 6k^2(1 - k/m), & 0 \leq k \leq m/2, \\ 2(1 - k/m)^3 & m/2 < k \leq m. \end{cases}$$

В качестве оценки спектра проще всего использовать *сглаженную периодограмму* (часто называемую, просто *спектрограммой*). Сама периодограмма, или *выборочный спектр*, является несостоятельной оценкой спектральной плотности, однако ее значения для различных частот асимптотически независимы, благодаря чему появляется возможность построения состоятельных оценок.

Вид спектограммы тесно связан со структурой ряда и является хорошим средством для выявления скрытых периодичностей. Например, теоретический спектр «белого шума» – константа. Для нестационарных рядов с гладким трендом периодограмма содержит резкий подъем в области низких частот, связанный с попыткой найти детерминированную периодичность с очень большим периодом. Наличие сезонных эффектов проявляет себя в виде острых узких пиков в спектрограмме на соответствующей частоте (а при несимметричной форме сезонной волны – и на кратных частотах), хотя подобные пики могут появиться и случайным образом.

- **Методы анализа периодичностей.** Некоторые из этих методов я рассмотрел выше (сравнение общего числа «поворотных точек» эмпирического ряда с теоретически ожидаемой величиной, полученной в предположении независимости наблюдений; оригинальный метод проверки случайности колебаний временных рядов; эффект Слуцкого–Юла); далее я рассмотрю еще один – гармонический анализ, цель которого состоит в определении основных синусоид, описывающих общие закономерности развития исследуемого явления. Как известно, с помощью *преобразования Фурье* любой ряд динамики можно представить в виде суммы конечного числа гармоник. Один из возможных способов разложить ряд на функции синусов и косинусов различных частот – решить задачу *линейной множественной регрессии*, где зависимая переменная – наблюдаемый временной ряд, а независимые переменные или регрессоры – функции синусов всех возможных (дискретных) частот. Такая модель линейной множественной регрессии может быть записана как:



**Парзен  
Эмануэль**  
(Emanuel  
Parzen;  
г.р. 1929) –  
американский  
статистик.

$$x_t = a_0 + \sum_{k=1}^q [a_k \cdot \cos(\omega_k t) + b_k \cdot \sin(\omega_k t)].$$

где  $a_0$  – математическое ожидание процесса  $x_t$ ;  $a_k, b_k$  – параметры, которые могут быть определены, Например, по методу наименьших квадратов [Вайну, 1977]; величина  $\omega_k = 2\pi k/q$  – круговая частота, выраженная в радианах в единицу времени.

**Интерполяция временных рядов сплайнами.** Свое происхождение термин «сплайн» (англ. *spline*) ведет от длинных гибких линеек, которые использовали чертежники в качестве лекал для проведения плавных кривых через заданные точки. Функции, подобные тем, которые сейчас называются «сплайнами», были известны математикам еще со времен **Л. Эйлера**. В 1905 г. **С.Н. Бернштейн** в качестве альтернативы «капризным» многочленам предложил пользоваться для приближенного представления функций ломаными линиями с вершинами в экспериментально определенных точках; кусочно-линейная аппроксимация – частный случай сплайнов первой степени. В 1946 г. **И. Шёнберг** впервые употребил этот термин в качестве обозначения класса полиномиальных сплайнов.



**Эйлер Леонард**  
(Leonhard Euler;  
1707-1783) – немецкий,  
отечественный  
математик; академик  
Петербургской  
академии наук и  
Императорской  
Академии наук и  
художеств.



**Бернштейн**  
**Сергей Натанович**  
(1880-1968) –  
отечественный  
математик;  
академик АН СССР.



**Шёнберг Исаак**  
(Isaac Jacob  
Schoenberg;  
1903-1990) –  
румынский,  
американский  
математик.

Поскольку из физических соображений моделируемая функция очень часто не должна иметь изломов, вместо отрезков прямых стали использовать функции более высокой степени. При этом композиция из «кусочков» многочленов данной степени состыковывается так, чтобы получившаяся функция была бы максимально гладкой. Один из наилучших способов приближения сплайнами [Алберг и др., 1977; Стечкин, Субботин, 1978] – *интерполяция в равноотстоящих узлах*, причем, наиболее употребительны сплайны третьей степени (кубические сплайны).

**Пример 2.3.6. Описание динамики некоторых параметров экосистемы Куйбышевского водохранилища.** Для иллюстрации работоспособности предложенных методов воспользуюсь следующими рядами динамики:

- $\text{NH}_4^+$  – экспериментальные значения концентраций ионов аммония (мкг/л) по данным экспедиционных исследований Куйбышевской биостанции ИБВВ АН СССР и ИЭВБ АН СССР на одном из постов наблюдений в Куйбышевском водохранилище (данные 6 месяцев вегетационного периода, с мая по октябрь, за 24 года наблюдений – с 1958 по 1988 гг.; всего 144 точки, 8 пропущенных значений<sup>24</sup>);
- $N_{\text{Cal}}$  и  $N_{\text{Rot}}$  – экспериментальные значения численностей каляноид и ротаторий (Calanoida и Rotatoria, тыс.экз./м<sup>3</sup>; данные 6 месяцев вегетационного периода, с мая по октябрь, за 21 год наблюдений – с 1958 по 1984 гг.; всего 126 точек, 14 пропущенных значений).

Поскольку эти ряды наблюдений охватывают в течение года только 6 месяцев вегетационного периода, то эти последовательности были сконструированы таким образом, что за наблюдениями, приуроченными к октябрю, следовали данные за май следующего года, а вся временная шкала представляла собой непрерывный натуральный ряд чисел.

Результаты *экспоненциального сглаживания* ряда  $\text{NH}_4^+$ , при  $p = 1$  (линейная модель), представлены на **рис. 2.7**. Сглаживающая константа  $a = 0,224$  была найдена путем минимизации ошибки прогноза на один шаг вперед, вычисленной по последней трети ряда.

Результаты *сезонного экспоненциального сглаживания* ряда  $N_{\text{Cal}}$  (аддитивная модель) и ряда  $N_{\text{Rot}}$  (мультипликативная модель) при  $l = 6$  представлены соответственно на **рис. 2.8** и **2.9**.

<sup>24</sup> Биометрические данные часто имеют *пропуски (лакуны)*, для восстановления которых на практике используются различные алгоритмы (от средней между двумя соседними с пропуском точками данных, до аппроксимации полиномами  $n$ -го порядка [Розенберг и др., 1994, с. 45-46]).

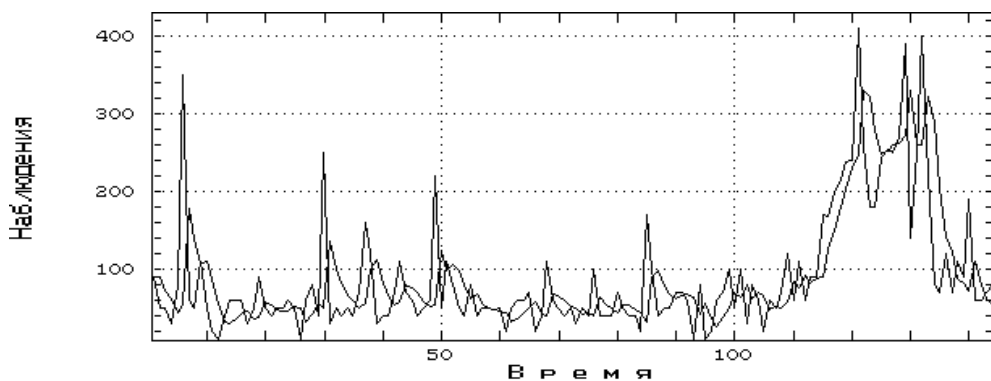


Рис. 2.7. Результаты экспоненциального сглаживания  $\text{NH}_4^+$ .

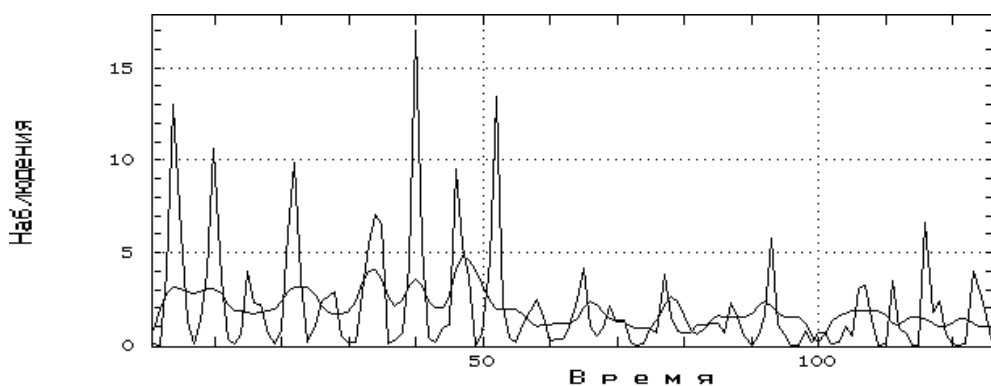


Рис. 2.8. Результаты сезонного экспоненциального сглаживания ряда  $N_{\text{Cal}}$  (аддитивная модель).

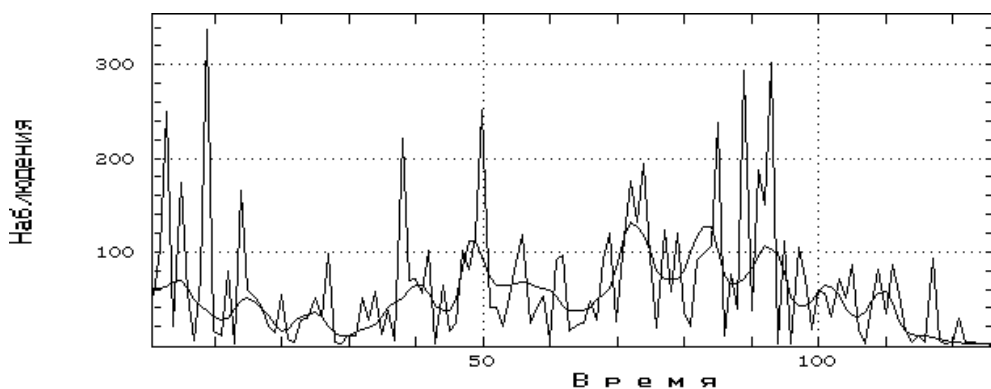
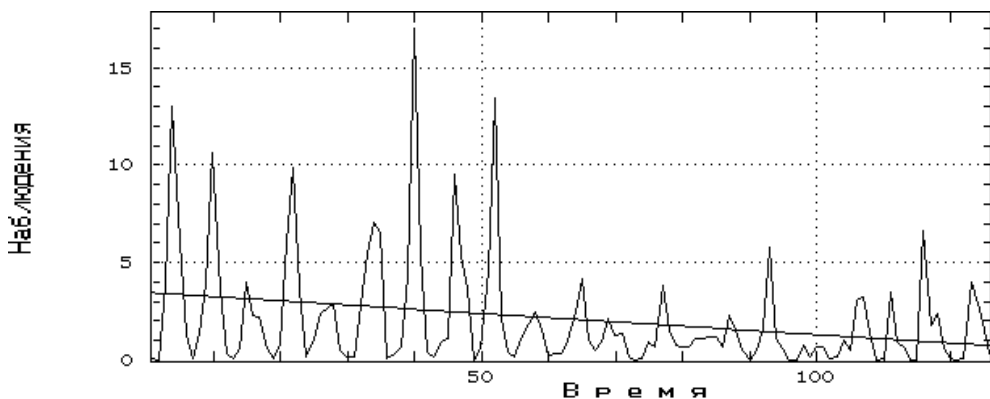


Рис. 2.9. Результаты сезонного экспоненциального сглаживания ряда  $N_{\text{Rot}}$  (мультипликативная модель).

Набор несложных функций, используемых для *параметрических моделей тренда*, применим для выделения самой общей тенденции нелинейных рядов и прогнозирования на небольшом временном лаге. Например, трудно выбрать иную модель тренда ряда  $N_{Cal}$  (см. **рис. 2.10**), чем линейная функция:

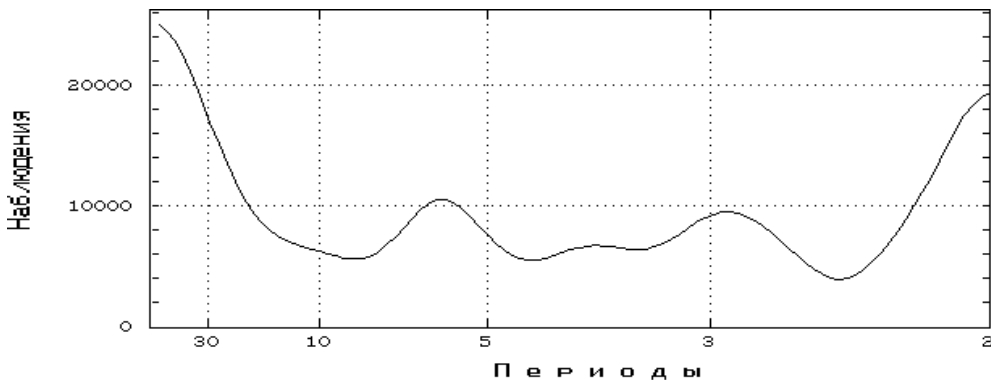
$$x(t) = -0,02171 t + 3,4826 .$$



**Рис. 2.10.** График линейного тренда ряда  $N_{Cal}$ .

Однако даже среднесрочный прогноз с использованием этого уравнения вряд ли принесет удовлетворение гидробиологам: к августу 1991 г. прогнозируется полное исчезновение каляноидов...

В качестве примера *графика спектральной плотности*, полученного сглаживанием периодограммы с помощью *окна Парзена*, продемонстрирую динамику численности ротаторий. Анализ спектра ряда  $N_{Rot}$  на **рис. 2.11** дает возможность высказать предположение об осязтимом многолетнем тренде и периодичности через два месяца для ротаторий.

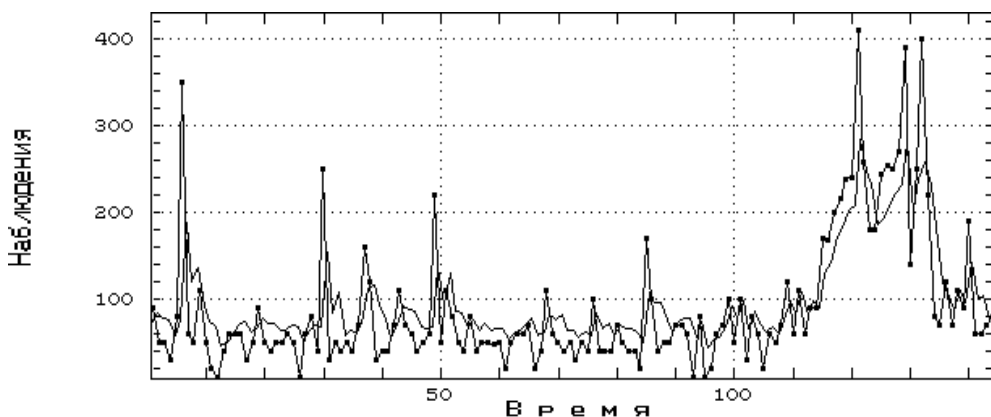


**Рис. 2.11.** Спектрограмма ряда  $N_{Rot}$ .

Наилучшая модель АРИСС(3, 0, 0) ряда  $\text{NH}_4^+$ , полученная перебором всех  $p$ ,  $d$  и  $q$  до 3-го порядка, имеет вид:

$$x_t = 17,264 + 0,421 x_{t-1} + 0,150 x_{t-2} + 0,237 x_{t-3};$$

среднеквадратичная ошибка ряда остатков – 59,68; график модели представлен на **рис. 2.12**.



**Рис. 2.12.** График прогнозируемой кривой ряда  $\text{NH}_4^+$  моделью авторегрессии 3-го порядка.

Слайн-интерполяция ряда  $\text{NH}_4^+$  для значения ошибки измерения во всех точках  $\sigma_i^2 = 1$ , с достоверностью 0,95, с 3-мя узлами сопряжения, соответствующая минимуму среднего риска, описывается следующими уравнениями:

- на диапазоне  $t$  от 1 до 37 –  

$$Y(t) = 0,00154(37 - t)^3 - 0,00022(t - 1)^3 + 0,703(37 - t) + 2,15(t - 1);$$
  - на диапазоне  $t$  от 37 до 72 –  

$$Y(t) = -0,00022(72 - t)^3 - 0,00026(t - 37)^3 + 2,15(72 - t) + 1,91(t - 37);$$
  - на диапазоне  $t$  от 72 до 108 –  

$$Y(t) = -0,00026(108 - t)^3 + 0,0025(t - 72)^3 + 1,91(108 - t) - 0,354(t - 72);$$
  - на диапазоне  $t$  от 108 до 144 –  

$$Y(t) = 0,0025(144 - t)^3 - 0,0133(t - 108)^3 - 0,354(144 - t) + 16,9(t - 108).$$
- График полученной модели представлен на **рис. 2.13**.

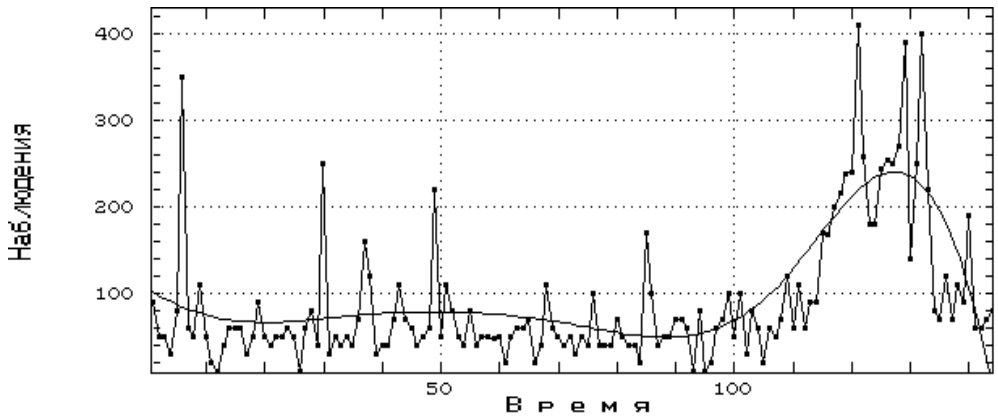


Рис. 2.13. График модели сплайна ряда  $\text{NH}_4^+$  при  $k = 3$ .

### Статистика объектов нечисловой природы

Исходный объект в классической математической статистике – это выборка (совокупность независимых одинаково распределенных случайных элементов; элементы выборки – это числа или вектора). В нечисловой статистике элементами выборки выступают *объекты нечисловой природы*<sup>25</sup> – элементы множеств, не являющихся линейными пространствами, т.е. такие объекты *нельзя складывать и умножать на число* (они не являются совокупностью действительных чисел в строго математическом смысле этого слова и лежат в пространствах, не имеющих векторной структуры). Примерами объектов нечисловой природы являются [Орлов, 1990, 1995]:

- результаты измерений в различных шкалах (наименований, порядка, интервалов и др.; см. далее главу 9, раздел 4);
- результаты парных и множественных сравнений;
- частично упорядоченные множества (в том числе, нечеткие множества).

<sup>25</sup> Понятие «статистика объектов нечисловой природы» впервые появилось в монографии [Орлов, 1979]. Интересно отметить, что при создании теории вероятностей и математической статистики исторически первыми были рассмотрены объекты... нечисловой природы – белые и черные шары в урне (см., например, [Орлов, 2004]). Именно вероятностные модели разнообразных «извлечений» этих шаров из урны позволили получить ряд распределений (в частности, биномиальное, гипергеометрическое), сформулировать некоторые теоремы и пр.



Все эти объекты, в том или ином варианте, встречаются в экологических исследованиях (см., например, [Котов, 1985; Шитиков и др., 2005]):

- использование качественных признаков (бинарные признаки, «нет» – «есть» [0 и 1] или другого заданного перечня категорий [градаций]; например, «присутствие–отсутствие» видов в геоботанических описаниях);
- результаты парных сравнений, описывающие сходство сообществ между собой или сопряженности видов;
- построенные на этих сравнениях классификации (разбиения экологических объектов по сходству на группы–кластеры; см. выше);
- вектора, координаты которых – совокупность значений разнотипных признаков (например, качественные данные «присутствия–отсутствия» видов в той или иной гидробиологической пробе и количественные данные температуры, гидрохимических параметров и пр.);
- нечеткие множества (англ. *fuzzy set*), для которых задана функция принадлежности (чем ближе  $\mu(x)$  к 1, тем в большей мере элемент  $x$  принадлежит рассматриваемому множеству); в экологии – например, использование нечетких множеств в процедурах классификации [Marsili-Libelli, 1989; Odeh et al., 1992].
- ответы на вопросы анкеты, часть из которых носит количественный (возможно, интервальный) характер, часть сводится к выбору одной из нескольких «подсказок» (например, эколого-социологический опрос по сценариям развития системы «Природа – Общество» [Costanza, 1999; Костанца, 2000; Г. Розенберг, А. Розенберг, 2006]) и т. д.

В статистике объектов нечисловой природы классические задачи математической статистики – описание данных, оценивание, проверка гипотез – рассматривают применительно к данным неклассического вида (нечисловой природы), что приводит к своеобразию постановок задач и методов их решения [Орлов, 2004]. В тоже время, использование традиционных математических методов для анализа нечисловых данных обуславливает возникновение ряда проблем. Так, например, при применении «числовых» методов для величин, полученных по шкалам «низких типов» (см. главу 9, раздел 4), возникает проблема адекватности (выявление условий, которым должен удовлетворять математический метод, чтобы полученные на его основе содержательные выводы не зависели от того, какая конкретная шкала использовалась при измерении [Толстова, 1998, с. 181]).

Вслед за **А.И. Орловым** [2004, URL6] замечу, что используемые в классической статистике результаты наблюдений также «не совсем числа». А именно, любая величина  $X$  измеряется всегда с некоторой погрешностью  $\Delta X$  и результатом наблюдения является  $Y = X + \Delta X$ . При этом:

- для большинства реальных измерений невозможно полностью исключить систематическую ошибку, т. е.  $M(\Delta X) \neq 0$ ;
- распределение  $\Delta X$  в подавляющем большинстве случаев не является нормальным;
- измеряемую величину  $X$  и погрешность её измерения  $\Delta X$  обычно нельзя считать независимыми случайными величинами;
- распределение погрешностей оценивается по результатам специальных наблюдений, следовательно, полностью известным считать его нельзя; зачастую исследователь располагает лишь границами для систематической погрешности и оценками таких характеристик для случайной погрешности, как дисперсия или размах.

Эти факты показывают ограниченность области применимости пространственной модели погрешностей, в которой  $X$  и  $\Delta X$  рассматриваются как независимые случайные величины, причем  $\Delta X$  имеет нормальное распределение с нулевым математическим ожиданием.

Кратко рассмотрю, опираясь на работы А.И. Орлова [2004, URLa,б], основные идеи статистики объектов нечисловой природы применительно к решению экологических задач. Еще раз повторюсь и отвечу на вопрос: в чем принципиальная новизна нечисловой статистики? Для классической математической статистики *характерна операция сложения*. В нечисловой же статистике *нельзя использовать операцию сложения*, поскольку элементы выборки лежат в пространствах, где нет операции сложения. Методы обработки нечисловых данных основаны на принципиально ином математическом аппарате – на применении различных расстояний в пространствах объектов нечисловой природы. Причем, в экологических исследованиях достаточно часто приходится иметь дело с определением расстояний между объектами в, так называемом, «общем случае», когда объекты характеризуются набором свойств, измеренных в шкалах различных типов. Например, при описании экосистемы исследователь пользуется набором видов (частная шкала наименований), их биомассой (частная шкала отношений), выравненностью видов при оценке биоразнообразия (частная шкала порядка), характеристиками абиотических компонент – температурой (частная шкала интервалов), освещенностью (другая частная шкала интервалов), влажностью (третья частная шкала интервалов), время (может быть измерено и в шкале интервалов, и в шкале разностей [наблюдения раз в сутки]) и пр. В этом случае реальный объект (экосистема) описывается вектором, часть координат которого – зна-



**Орлов Александр Иванович**  
(г.р. 1949) –  
отечественный  
экономист,  
статистик,  
математик.

чения количественных признаков, а часть – качественных (номинальных и порядковых).

Но сначала несколько слов об одном новом подходе к формированию выборок.

**Метод бутстрепа.** Термин «бутстреп» (англ. *bootstrap* – буквально: тянуть за уши на голенищах сапог) сразу получил известность после первой же статьи **Б. Эфрона** [Efron, 1979; Эфрон, 1988]. Основная идея бутстрепа состоит в том, что методом Монте-Карло (статистических испытаний) многократно извлекаются («вытягиваются») выборки из эмпирического распределения. Эти выборки, естественно, являются вариантами исходной, напоминают её. Необходимо подчеркнуть, что бутстреп по Эфрону – лишь один из вариантов методов «раз-



**Эфрон  
Брэдли**  
(Bradley  
[Brad] Efron;  
г.р. 1938) –  
американский  
статистик.

множения выборки» (англ. *resampling*). В самом простом варианте (метод «складного ножа» [англ. *jackknife*]) «размножение выборок» происходит путем исключения одного наблюдения: берется исходная выборка объемом  $n$  и исключается один элемент, получая похожую выборку; затем этот элемент возвращается и исключается другой. Поступив так со всеми элементами исходной выборки, можно получить  $n$  выборок объемом  $(n - 1)$ , похожих на первоначальную. Остается обработать их тем же способом, что и исходную, и изучить устойчивость получаемых выводов – разброс оценок параметров, частоты принятия или отклонения гипотез и т. д.

**Интервальная статистика.** В последние годы активно развивается математическая статистика интервальных данных. Речь идет о развитии методов математической статистики в ситуации, когда статистические данные – не числа, а интервалы, в частности, порожденные наложением ошибок измерения на значения случайных величин. Ведущей научной школой в статистике интервальных данных является школа **А.П. Воцинина** [1987; Воцинин, Сотиров, 1989; Воцинин, Акматбеков, 1991]. В частности, специалистам этой школы удалось исследовать проблемы регрес-



**Воцинин  
Александр  
Павлович**  
(1937-2008) –  
отечественный  
статистик.

сионного анализа, планирования эксперимента, сравнения альтернатив и принятия решений в условиях интервальной неопределенности.

Для вычисления биологического расстояния между двумя точками  $X = \{x_1, x_2, \dots, x_k\}$  и  $Y = \{y_1, y_2, \dots, y_k\}$  используем понятие «тип отрезка», задаваемое следующим соотношением [Котов, 1985, с. 66]:

$$\tau(x_i, y_i) = \begin{cases} 0, & \text{если } x_i = y_i, \\ 1, & \text{если } x_i < y_i, \\ 2, & \text{если } x_i > y_i. \end{cases}$$

Тогда расстояние  $K(X, Y) = \max\{\mu(X, Y), \mu(Y, X)\}$ , где

$$\mu(X, Y) = \sum_{i=1}^k \tau(x_i, y_i) .$$

«Идеологию» интервальной статистики при вычислении биологического расстояния легко продемонстрировать на следующем примере. Пусть, для трех особей живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* [Епланова, 2005б] были определены следующие показатели: длина тела (L, мм), длина хвоста ( $L_{cd}$ , мм), масса тела после родов (M, г). Были получены следующие результаты:

	L	$L_{cd}$	M
X	62	91	4,8
Y	62	99	5,4
Z	57	106	2,5

Тогда  $\mu(X, Y) = 2$   $\mu(Y, X) = 4$  и  $K(X, Y) = 4$  ,  
 $\mu(X, Z) = 5$   $\mu(Z, X) = 4$  и  $K(X, Z) = 5$  ,  
 $\mu(Y, Z) = 5$   $\mu(Z, Y) = 4$  и  $K(Y, Z) = 5$  .

Так как множество допустимых преобразований любой интервальной шкалы является линейной функцией (допустимые преобразования над шкалами даны далее в табл. 9.4), то измерение длины, например, в футах, а веса в фунтах, ничего не изменит в биологическом расстоянии между объектами X, Y и Z.

Аналогичные соотношения построены и для других типов шкал (см. [Котов, 1985, с. 52-80]). Раздельное рассмотрение биологических расстояний по группам параметров, объединенных на основе одного типа шкал, с последующим их синтезом (линейная комбинация), позволяет решить проблему измерения между объектами, которые характеризуются набором свойств, измеренных в шкалах различных типов [Котов, 1985, с. 80-86].

**Нечеткие множества.** Понятие «нечеткое множество» (*fuzzy set* – можно перевести и как расплывчатое, размытое, туманное и даже пушистое множество) было предложено **Л. Заде** [Zadeh, 1965; Заде, 1976]. Теория нечетких множеств – это раздел прикладной математики, посвященный методам анализа неопределенных данных, характеризующихся *функцией принадлежности*, отображающей некоторое множество (носитель нечеткого множества) в отрезок  $[0, 1]$ . Значение функции принадлежности меняется от 0 (полная непринадлежность) до 1 (полная принадлежность). Хорошим введением в теорию нечетких множеств является монография [Кофман, 1982].



**Заде  
Лотфи  
Али Аскер**  
(Lotfi Ali  
Askar Zadeh;  
г.р. 1921) –  
американский  
математик.

Использование нечетких множеств оказывается весьма полезным для обработки нечетких, по своей сути, экологических данных (нечеткость последних, как известно, отражает экосистемный континуум и отсутствие выраженных границ между экосистемами). В этом случае рекомендуется использовать метод нечеткой геостатистической интерполяции (так называемый, *fuzzy kriging*<sup>26</sup> [Bárdossy, 1988; Diamond, 1989]). Процедура *fuzzy kriging* может использоваться, например, для разбиения экологических параметров на области; по сравнению с традиционными методами разбиения этот подход лучше «учитывает» неточность (например, экспертный характер) исходных данных. Использование нечетких множеств возможно и в процедурах классификации (*fuzzy clustering*), что сближает результаты классификаций с ординационными [Marsili-Libelli, 1989; Odeh et al., 1992]. По сравнению с обычными методами классификации нечеткие методы объединения в кластеры позволяют лучше интерпретировать получаемый результат.

Наконец, собственно моделирование, – это еще одна область приложения нечеткой логики в экологии. При этом широко используются базы знаний экологических процессов [Salski, Kandzia, 1993, 1996]. *Нечеткое моделирование, основанное на знаниях*, может быть особенно полезным там, где нет возможности построить и исследовать аналитическую модель взаимоотношений или где имеется недостаток эмпирических экологических данных для статистического анализа [Salski, 1992; Bárdossy, Duckstein, 1995; Fuzzy

<sup>26</sup> Крайгинг – метод интерполяции, учитывающий не только удаленность исходных точек от интерполируемых, но и их взаиморасположение; при этом близкие друг к другу исходные точки считаются более коррелированными и потому получают меньший вес.

Logic in Ecological., 1996; Fuzzy Modelling in Ecology, 1996; Fuzzy Modelling: Paradigms., 1996; Bock, Salski, 1998]. В этих случаях единственное основание для моделирования – опытное знание, которое может быть сомнительным и неточным. Нечеткая логика в этом случае используется для представления и обработки этого неопределенного знания. Как пример экологической нечеткой модели, основанной на знаниях, укажу на модель популяционной динамики полевого жаворонка [Salski, 1999].

В экологических исследованиях теория нечетких множеств активно используется последние 20-25 лет (см. библиографию [Fuzzy Logic in Environmental., URL], специальные выпуски журнала "Ecological Modelling" [Fuzzy Logic in Ecological., 1996; Fuzzy Modelling in Ecology, 1996], обзоры [Salski, 1992; Moraczewski, 1993; Cao, 1995]). К сожалению, в отечественных экологических исследованиях представления о нечетких множествах обсуждаются пока еще редко [Журавлев, 1999; Деменков, Матвеев, 2003; Дилигенский и др., 2004; Коробов, 2005].

**Проблема определения средних величин.** В рамках репрезентативной теории измерений удается указать вид средних величин, соответствующих тем или иным шкалам измерения [Орлов, 1979]. В пространствах произвольной природы теоретические и эмпирические средние приходится вводить как *решения экстремальных задач*. Для *теоретического среднего* это – задача минимизации математического ожидания (в классическом смысле) расстояния от случайного элемента со значениями в рассматриваемом пространстве до фиксированной точки этого пространства (минимизируется указанная функция от этой точки). Для *эмпирического среднего* математическое ожидание берется по эмпирическому распределению, т. е. берется сумма расстояний от некоторой точки до элементов выборки и затем минимизируется по этой точке. При этом удалось сформулировать и доказать [Орлов, 1979] законы больших чисел для средних величин, определенных указанным образом, т. е. установить сходимость эмпирических средних к теоретическим.

Достаточно подробно определение средних с учетом различий шкал обсуждается в главе 9, раздел 4.

**Проверка гипотез.** Рассмотрим две выборки объемом  $n_1$  и  $n_2$ , состоящие из результатов наблюдений качественного признака, имеющего  $k$  градаций. Пусть  $m_{1j}$  и  $m_{2j}$  – количества элементов первой и второй выборок соответственно, для которых наблюдается  $j$ -я градация ( $j = 1, 2, \dots, k$ ), а  $p_{1j}$  и  $p_{2j}$  – вероятности того, что эта градация будет принята, для элементов первой и второй выборок. Для проверки гипотезы однородности распределений для

объектов нечисловой природы, соответствующих двум независимым выборкам, применяют критерий  $\chi^2$  («хи-квадрат») со статистикой

$$X^2 = n_1 n_2 \sum_{j=1}^k \frac{1}{m_{1j} + m_{2j}} \left( \frac{m_{1j}}{n_1} - \frac{m_{2j}}{n_2} \right)^2.$$

Было показано [Орлов, 1979, 1983, 2004], что статистика  $X^2$  при больших объемах выборок  $n_1$  и  $n_2$  имеет асимптотическое распределение «хи-квадрат» с  $(k - 1)$  степенью свободы, и было предложено использовать непараметрические оценки плотности в пространствах произвольной природы. В качестве примера, проведу сравнение почв по гранулометрическому составу для двух карьерных участков в подзоне крайне-северной тайги на территории Усинского нефтяного месторождения в Республике Коми (данные взяты из статьи [Лиханова, Арчегова, 2009, с. 4]; к сожалению, в статье отсутствуют сведения об общем количестве частиц соответствующих диаметров, а приведены их доли в процентах; так как пример носит методический характер, буду считать, что общее число частиц равно  $n_1 = n_2 = 100$ , а  $m_{1j}$  и  $m_{2j}$  из доле путем округления до целых величин «превращены» в число частиц, соответствующих диаметров):

- А – участок № 6 с поверхностным внесение торфа (20 т/га) и посадкой трехлетних сеянцев сосны; глубина взятия образца – 0-10 см;
- В – участок № 7; то же с посадкой трехлетних сеянцев ели; глубина взятия образца – 0-10 см.

Распределения почвенных частиц по фракциям (диаметр, мм) имеет следующий вид:

	1,0 – 0,25	0,25 – 0,05	0,05 – 0,01	0,01 – 0,005	0,005 – 0,001	менее 0,001
<b>A</b>	11	80	1	1	1	6
<b>B</b>	15	75	1	0	2	7

Величина  $X^2 = 1,82 > 1,15$  (критическое значение критерия «хи-квадрат» для 5 степеней свободы и достоверности  $P = 0,95$ ). Иными словами, согласиться с выводами авторов [Лиханова, Арчегова, 2009, с. 5] о том, что «морфологическое строение новообразованных почв на участках 6 и 7 однотипно» по гранулометрическому составу (и при моих выше сделанных предположениях) нельзя.

**Дискриминантный, кластерный, регрессионный анализы, метод многомерного шкалирования.** В пространствах произвольной природы эти варианты эмпирико-статистического моделирования основаны либо на параметрической теории – и тогда применяется подход, связанный с асимпто-

кой решения экстремальных статистических задач, либо на непараметрической теории – и тогда используются алгоритмы на основе непараметрических оценок плотности. В частности, *многомерное шкалирование* можно рассматривать как альтернативу *факторному анализу*, когда, кроме корреляционных матриц (так, *метод главных компонент* оперирует с матрицами связи, оцененными *коэффициентами линейной корреляции*), в качестве исходных данных можно использовать произвольный тип матрицы *коэффициентов сходства* объектов. Многомерное шкалирование – это не сколько определенная математическая процедура, а скорее способ наиболее эффективного размещения объектов, приближенно сохраняющий расстояния между ними в новом пространстве признаков, размерность которого существенно меньше исходного [Терехина, 1986; Дэйвисон, 1988; Шитиков и др., 2005].

Многие методы классификации используют расстояния или меры близости между объектами или признаками. Такие методы, как подчеркивает и А.И. Орлов, пригодны и для классификации объектов нечисловой природы, лишь бы в соответствующем пространстве было определено расстояние или мера близости. Таким образом, широко известные иерархические агломеративные *алгоритмы ближайшего соседа, дальнего соседа, средней связи* и др., результатом работы которых являются *дендрограммы*, на самом деле относятся к статистике объектов нечисловой природы<sup>27</sup>.

В целом ряде своих исследований А.И. Орлов [1991а,б; 2003, 2004] показал, что, зная плотности распределения классов, можно решать основные задачи классификации – как задачи выделения кластеров, так и задачи диагностики. В задачах кластер-анализа можно находить моды плотности и принимать их за центры кластеров или за начальные точки итерационных методов типа динамических сгущений. В задачах диагностики (дискриминации, распознавания образов с учителем) можно принимать решения о классификации объектов на основе отношения плотностей, соответствующих классам. При неизвестных плотностях представляется естественным использовать их состоятельные оценки. Таким образом, для переноса на пространства произвольной природы основных методов классификации рассматриваемого типа достаточно уметь оценивать плотность распределения вероятности в таких пространствах.

---

<sup>27</sup> Подобно «говорящему прозой» Журдену (персонаж комедии-балета "Мещанин во дворянстве" [Мольер, 2003] – дидактика, чтоб ей...), экологи еще с середины прошлого века, оказывается, говорили на языке «объектов нечисловой природы» (вrocławская таксономия [Florek et al., 1951], метод корреляционных плеяд [Терентьев, 1959], построение фенограмм [Фрей, 1971] и пр.).



**Детерминационный анализ.** Регрессионный и дисперсионный анализы базируются на ряде довольно жестких предпосылок, основные из которых звучат так:

- результаты наблюдений должны быть независимыми случайными величинами, распределенными нормально;
- выборочные оценки дисперсий наблюдений должны быть однородны, т. е. не должны зависеть от величины результатов наблюдений;
- ошибки в определении независимых переменных должны быть в идеальном случае равны нулю или, по крайней мере, пренебрежимо малы по сравнению с ошибкой в определении величины результатов наблюдений.

Опыт работы с экологическими данными убеждает в том, что для них ни одна из этих предпосылок не выполняется. Эти недостатки традиционной статистики не свойственны методу *детерминационного анализа* (от лат. *determinatio* – определение, ограничение; как математический объект детерминация была введена в практику обработки и анализа данных в 1972 г. **С.В. Чесноковым** [1982]), который позволяет устанавливать связи (сопряженности) между различными переменными – как числовыми, так и нечисловыми (качественными). Использованию этого метода для анализа антропогенных воздействий на пресноводные экосистемы посвящена серия работ коллектива авторов под руководством **В.Н. Максимова** [Maximov et al., 1999; Максимов и др., 1999, 2000а,б, 2001 и др.]. Детерминационный анализ оперирует лишь условными частотами многомерных событий, не обращаясь к коэффициентам корреляции или ковариации, к мерам близости и связи, т. е. к обычному инструментарию математической статистики, которая налагает, как отмечалось выше, слишком жесткие требования на исходные данные. Технология этого анализа дает возможность создавать любые новые количественные и качественные переменные; при этом исследователь контролирует признаки вновь создаваемых переменных и, соответственно, в любой момент может откорректировать их. Это делает детерминационный анализ незаменимым в ситуациях, когда необходимо найти связь изменений одной переменной с изменениями другой, если одна из них (или обе) носят качественный характер.



**Чесноков Сергей Валерианович**  
(г.р. 1943) – отечественный математик, социолог, культуролог, музыкант.



**Максимов Виктор Николаевич**  
(1933-2012) – отечественный математик, эколог, химик.

Основная концепция детерминационного анализа заключается в том, что роль функций традиционного регрессионного или факторного анализа выполняют *правила*, которые авторы метода возводят к силлогистике Аристотеля [Шитиков и др., 2005]. В данном контексте, *правило* – это особый математический объект, представляющий суждение вида «Если  $A$ , то  $B$ » (или сокращенно  $A \rightarrow B$ ), где  $A$ ,  $B$  – соответственно, объясняющий и объясняемый признаки.

Любое правило вида  $A \rightarrow B$  всегда рассматривается вместе с двумя характеристиками:

- *точностью*  $T = N(A,B)/N(A)$ , равной доле случаев  $B$  среди случаев  $A$  (т. е. доле случаев, в которых правило действует безошибочно), и
- *полнотой*  $P = N(A,B)/N(B)$ , равной доле случаев  $A$  среди случаев  $B$  (т. е. доле случаев, объясняемых данным правилом), где  $N(A,B)$  – количество случаев, в которых  $A$  и  $B$  встречаются вместе;  $N(A)$  – количество случаев, когда имеет место  $A$  безотносительно к  $B$ ;  $N(B)$  – количество случаев, когда имеет место  $B$  безотносительно к  $A$ .

Собственно, любое логическое суждение становится правилом детерминационного анализа («детерминацией») только тогда, если его точность и полнота удовлетворяют некоторым критериям, т. е. находятся в некоторых границах, причем показатель  $T$  оценивает надежность, а  $P$  – универсальность суждения (подобно тому, как в главе 1, раздел 5 говорилось о *принципе осуществимости* моделирования сложных систем и было введено понятие  $p_0, t_0$ -осуществимость – решение может быть найдено с заданной вероятностью  $p_0$  за время  $t_0$ , так и в данном случае можно говорить о  $P_0, T_0$ -детерминированности – правило выполняется с полнотой  $P > P_0$  и точностью  $T > T_0$ ; причем, как мне представляется, это не только «аналогия», а к  $P_0, T_0$ -детерминированности возможно приложение аппарата моделей потенциальной эффективности сложных систем [Флейшман, 1982]).

Подробно ознакомиться с концепцией детерминационного анализа можно на сайте [<http://www.context.ru>], где также приводятся своеобразные «рецепты» стратегии и тактики статистической обработки.

## Программное обеспечение статистической обработки экологической информации

Первоначально, я предполагал, что этот раздел будет минимальным по объему: сегодня трудно удивить и специалистов, и начинающих исследователей чем-то новым, – на рынке имеется большое число программных пакетов «общего назначения» [Козырев, 1989; Айвазян, Степанов, 1997], пригодных для статистической обработки экологических данных. Это и классическое приложение **MS Excel** из пакета офисных программ компании Microsoft (Office), представляющее собой, фактически, электронную таблицу, в ко-

торой статистические функции являются просто дополнительными встроенными формулами; и широко распространенный пакет **STATISTICA**, производимый американской фирмой StatSoft Inc. (содержит более 250 встроенных функций, позволяющих решать задачи дисперсионного, множественного регрессионного анализов, анализа временных рядов и прогнозирования, кластерного, факторного и дискриминантного анализов, многомерного шкалирования, непараметрической статистики и др.; достаточно простой в освоении этот статистический пакет может быть рекомендован для экологических исследований любой сложности [Боровиков, 2003]); и **SPSS** (Statistical Package for Social Science) – один из самых часто используемых пакетов статистической обработки данных с более чем 30-и летней историей [<http://www.spss.com>], отличающийся гибкостью в выборе нужной статистической или графической процедуры для конкретных данных и задач [Бююль, Цефель, 2005]; и целый ряд других программных средств (**МЕЗОЗАВР** [анализ временных рядов], **САНИ** [Система Анализа Неколичественной и разнотипной Информации], **JMR** [<http://www.jmp.com>], **MINITAB 14** [<http://www.minitab.com>], **NCSS** [<http://www.ncss.com>], **PRISM** [<http://www.graphpad.com>], **STADIA** [Кулаичев, 2002], **STATA** [<http://www.stata.com>], **STATGRAPHICS PLUS** [<http://www.statgraphics.com>], **SYSTAT** [<http://systat.com>] и др.).

Однако в этом разделе я хочу чуть более подробно остановиться на сравнительно новом языке программирования R [<http://www.r-project.org/>] для анализа экологических данных. Этот язык программирования и среда для статистической обработки данных и работы с графикой [с включением математической символики] был разработан в 1993 г. программистами **Р. Ихаккой** и **Р. Джентльменом** [Ihaka, Gentleman, 1996], что и объясняет название языка (первая буква их имен – R). Мой повышенный интерес к этому программ-



**Ихака Росс**  
(Ross Ihaka;  
г.р. 1955) –  
новозеландский  
математик,  
программист.

**Джентльмен  
Роберт** (Robert  
C. Gentleman;  
г.р. 1959) –  
новозеландский,  
американский  
математик,  
программист.



ному продукту объясняется тем, что в последнее время появились очень интересные работы в этом направлении [Основные понятия..., 2007; Использование языка..., 2007; Saveliev et al., 2007a,b; Rogova et al., 2007; Zuur et al., 2007, 2009a,b; Kerns, 2010]. Прежде всего, – это монография **А. Зура** с коллегами

[Zuur et al., 2009a], среди которых приятно видеть и нашего соотечественника **А.А. Савельева**.



**Зур Ален**  
(Alain [Big A])  
F. Zuur;  
г.р. ? ) –  
британский  
математик,  
статистик.

**Савельев  
Анатолий  
Александрович**  
(г.р. 1957) –  
отечественный  
математик,  
эколог.



Как отмечают сами авторы книги, она является продолжением («сиквелом») работы, которая вышла на два года раньше [Zuur et al., 2007]. Это дало возможность расширить представления и показать особенности использования регрессионных моделей с применением языка программирования R для анализа экологических данных. R – язык программирования и среда для статистической обработки данных (с обширным набором библиотек) и работы с графикой (с включением математической символики и хорошими возможностями визуализации данных и результатов). Сегодня этот язык широко используется для статистического программного обеспечения и анализа данных и фактически стал стандартом для статистических программ. Это не только статистика в узком смысле слова, но и первичный анализ (графики, таблицы сопряжённости и пр.), и продвинутое математическое моделирование. Однако основная вычислительная мощь R лучше всего проявляется именно при статистическом анализе: от вычисления средних величин до вейвлет-преобразований временных рядов. Важным методологическим вопросом является определение характера зависимости между факторами и результативными показателями: функциональная она или стохастическая, прямая или обратная, прямолинейная или криволинейная и т. д. Здесь используются теоретико-статистические критерии, практический опыт, а также способы сравнения параллельных и динамических рядов, аналитических группировок исходной информации, графические методы и др. Все это, в той или иной степени, присутствует и в языке программирования R.

Первая часть книги (главы 2-13, почти 60% текста) – это своеобразное логическое введение в регрессионное моделирование, в многочисленные методы и пакеты программ – GLM (Generalized Linear Modeling), GAM (Generalized Additive Modeling), GEE (Generalized Estimation Equations), GLMM – (Generalized Linear Mixed Models) и мн. др. Подробно обсуждаются ограничения линейного регрессионного анализа применительно к экологическим данным (анализ исходных данных на нормальность распределения, гетеро-

генность и пр.), учет в множественных линейных регрессионных моделях разного рода «нелинейностей», использование в регрессионном моделировании векторного и матричного анализа, пространственные и временные зависимости исходных данных и пр. Иными словами, авторы демонстрируют почти весь спектр реальных проблем, с которыми сталкивается естествоиспытатель в мире живых существ и которые, зачастую, не могут быть решены традиционными методами.

Вторая часть работы (главы 14-23) посвящена весьма подробному описанию конкретных экологических примеров, которые проанализированы с помощью предлагаемых методов. Только одно перечисление этих десяти экологических систем и объектов дает представление об охвате проблем, решаемых с помощью R-моделирования:

- оценка трендов изменений численности арктических птиц (два вида пингвинов [*Aptenodytes forsteri* и *Pygoscelis adeliae*] и буревестник [*Daption capense*]) в зависимости от изменений климата;
- влияние на характеристики сельскохозяйственных почв крупномасштабных дренажных работ в Шотландии;
- отрицательные биномиальные распределения в анализе гибели на дорогах амфибий (на юге Португалии);
- смешанное регрессионное моделирование распределения глубоководных морских биолюминесцирующих организмов;
- аналогичное моделирование временных (сезонных и многолетних) изменений морского фитопланктона;
- аналогичное моделирование воздействия инфекционного заболевания (AFB – American Foulbrood) на личинки медоносных пчел;
- определение возраста животных шести видов семейства китовых;
- применение GLMM для описания специального распределения коал (*Phascogale cinereus*) в фрагментарных ландшафтах восточной Австралии;
- сравнение ряда R-моделей применительно к описанию популяции барсука обыкновенного (*Meles meles*) в юго-западной Англии;
- временные корреляции обилия обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) в заливе Бантри и реке Кенмэр в Ирландии.

Эти примеры описаны очень доступно, можно сказать, даже научно-популярно. Акцент на эвристических основах процессов моделируемых экосистем, а не только (и не сколько) на технике собственно моделирования, помогает читателю понять, «почему» это, делается именно «так», а не вслепую следовать за простым списком рекомендаций «как» это делать, используя язык R. Иными словами, эти разделы будут полезны как практикующим экологам и аспирантам, которые владеют лишь азами моделирования, так и модельерам-профессионалам.

Подводя итог обсуждению этой книги [Розенберг, 2010г], следует с удовлетворением констатировать, что весь спектр формальных описаний инструментов программного обеспечения языка R, графических иллюстраций, практических примеров, все это очень качественно позволяет авторам объяснить и продемонстрировать эффективную работоспособность самых важных многомерных статистических методов для анализа экологической информации. Более того, эта книга способствует лучшему пониманию количественных (статистических) методов, применяемых авторами к реальным экосистемам. При этом не следует забывать, что чаще всего эмпирико-статистические модели (к которым относятся и регрессионные уравнения) являются «сырым» и обоснованием подходов к построению моделей других типов (в первую очередь, имитационных).

#### 4. Некоторые выводы

«На современном этапе развития геоботаники (*далее можно смело заменять «геоботанику» на «экологию»*. – Г.Р.), когда все более очевидной становится ценность количественного подхода, наблюдается тенденция либо применять количественные методы с чрезмерным увлечением, либо применять их к проблемам, к которым они не применимы вообще или по крайней мере в настоящее время... Важно сохранять чувство перспективы и учитывать, приведет ли трата времени на использование количественных методов вместо качественных к соответствующему увеличению ценности получаемых результатов» [Грейг-Смит, 1967, с. 302].

«Есть две другие опасности, с которыми сталкиваются геоботаники, использующие количественные методы: 1) настолько большое увлечение методикой, что цели исследования оттесняются на задний план, и 2) стремление втиснуть геоботанические данные в формальные математические рамки» [Грейг-Смит, 1967, с. 303].

«Количественные наблюдения следует проводить лишь при наличии определенной цели, хотя этой целью может быть только ответ на очень простой и предварительный вопрос, например: «есть ли разница в численности особей определенного вида между участками А и В? Тенденция отношения к сбору численных данных как к самоцели не заслуживает особого одобрения» [Грейг-Смит, 1967, с. 304].

«Изучение литературы показывает, что отбор образцов – наименее хорошо понимаемый аспект количественной геоботаники. Не так редко наблюдения остроумно планируются и данные тщательно анализируются, однако результаты обесцениваются неудовлетворительным способом отбора образцов... Такие ошибки, возможно, возникают в связи с тем, что при напи-

сании большинства руководств по биологической статистике главным образом имелась в виду экспериментальная работа, а при такой работе проблема отбора образцов гораздо проще; поэтому этот предмет излагается довольно поверхностно» [Грейг-Смит, 1967, с. 304–305].

Я готов подписаться под всеми этими положениями, не потерявшими своей актуальности (особенно в свете современной дискуссии по «мнимым повторностям»; см. выше раздел 1). Для меня системный подход и развитие количественных методов в экологии и фитоценологии соединены в очень простой слоган<sup>28</sup>: «Думать надо!» И здесь, как нельзя, кстати, подходят слова В.И. Василевича [1969, с. 218], которыми он заканчивает свою монографию: «Не следует думать, что тот математический аппарат, который в настоящее время используют геоботаники, дает наилучшее решения. С одной стороны, его необходимо углублять и дополнять, совершенствовать уже существующие методы, а с другой стороны, необходимо искать принципиально новые пути решения проблем. Авторитет старых методов так же опасен, как и авторитет старых теорий».

Приходится констатировать, что за последние 50 лет развития статистических методов в экологии успехов значительно меньше, чем за весь вековой период становления этих методов. Наверное, это вполне объяснимо. Некоторые методы «устоялись» и стали обязательными (прямой градиентный анализ), другие остаются экзотическими и используются в основном авторами (распознавание образов и самоорганизация при прогнозировании). Развитие количественных методов пошло в направлении разработки математических моделей и создания разного рода баз знаний и данных. Этот процесс – не простой и ожидать здесь быстрых успехов не приходится.



**Боголюбов  
Александр  
Григорьевич**  
(1954–2005) –  
отечественный  
математик,  
эколог.

И еще один момент, на котором хотелось бы заострить внимание. Новые успехи экологии следует ожидать *не в направлении разработки каких-то новых методов анализа экосистем, а в выдвигении новых представлений об их структуре и характере динамики*; иными словами, должна произойти очередная

смена парадигм.

А завершить эту главу мне хочется высказыванием рано ушедшего от нас **А.Г. Боголюбова** [2002, с. 193–194]: «Сравнение изучаемых объектов друг с другом основано на сомнении в идентичности этих объектов. Благода-

<sup>28</sup> Понятие «слоган» (sluagh-ghairm) восходит к галльскому языку и означает «боевой клич»; в 1880 г. оно было впервые использовано в современном значении.

ря математической статистике ставится нулевая гипотеза об идентичности наших объектов по выбранному показателю, которую мы принимаем или отвергаем на определенном уровне значимости против определенной, как правило, сложной альтернативы. Тем самым, математическая статистика выступает как *методология сомнения*. Вступая на путь применения математической статистики в своих исследованиях, мы начинаем оценивать ошибку своих наблюдений и анализировать источники ошибок своих наблюдений. По сути дела – это только первый этап. Именно оценка источников и величин ошибок наблюдений представляет собой первый шаг в методологии сомнения. К сожалению, понятия "уровня значимости" и "мощности статистического критерия" до сих пор являются трудно достигаемыми вершинами даже для тех коллег, которые приняли обязательство оценивать ошибку своих наблюдений и подвергать сомнению свои высказывания. *Методология сомнения в лице математической статистики дает ту степень независимости и твердости суждений, которая составляет существо научного поиска*. Но, добровольно лишая себя надежного инструмента сомнения, мы оказываемся свободными в своих интерпретациях, и свобода наших суждений становится призрачной, попадая под власть авторитета, привычки, предрассудков и фальшивого знания – четырех источников ошибок по **Роджеру Бекону** (выделено автором. – Г.Р.)».

Для многих естествоиспытателей применение статистических методов напоминает ныряние с головой в холодную воду, что прекрасно проиллюстрировано на обложке книги А. Зура с коллегами [Zuur et al., 2009a]. Действительно, еще А.А. Любищев более 60 лет тому назад писал: «...что на биофак,



**Бэкон [Бекон]  
Роджер**  
(Roger Bacon;  
около 1214-1292) –  
британский  
естествоиспытатель,  
философ, монах-  
францисканец.

как и на гуманитарные факультеты, идут преимущественно по признаку совершенной невинности в математике» (20 августа 1950 г. [Любищев, 1997, с. 59]). Сегодня эта «невинность в математике» подкрепляется и новой системой аттестации (пресловутый ЕГЭ): старшеклассники учатся избирательно и готовятся только к тем предметам, по которым они будут сдавать экзамены – выпускные в школе и вступительные в вузе. И если вступительные экзамены на «биофаке» – биология, химия, русский язык и литература – по минимуму, то математику вообще приходится осваивать уже в вузе [Розенберг, 2010д]. А это – не всегда просто...



## Глава 3

# ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

*Но, с другой стороны, обратите внимание на следующее: если мы говорим, что ничего не существует ни внутри, ни снаружи, то является вопрос: изнутри и снаружи чего? Что-то, видно, все же существует? А может, и не существует. Тогда для чего же мы говорим «изнутри» и «снаружи»?*

**Даниил Хармс,**  
«О явлениях и существованиях. № 2»,  
18 сентября, 1934 г.  
(Хармс, 1988, с. 318).

Имитационное моделирование (англ. *simulation*) в настоящее время продолжает оставаться одним из основных приемов изучения сложных динамических систем, в том числе и экологических. Литература по имитационному моделированию, развивающая как технику моделирования, так и описывающая построенные модели реальных систем, растет очень быстро. С 1963 г. в США издается журнал "Simulation", с 1975 г. в Нидерландах – журнал "Ecological Modelling", вышло несколько томов сборников "Systems Analysis and Simulation in Ecology" и "Simulation Monographs", общие проблемы имитационного моделирования вне привязки к конкретному типу объектов обсуждаются в работе **Р. Шеннона** [1978] и в совсем недавно вышедшей монографии **В.В. Меншуткина** [2010] (симптоматично: оба исследователя



**Шеннон Роберт**  
(Robert E. Shannon;  
1932-2012) –  
американский  
математик.



**Меншуткин  
Владимир  
Васильевич**  
(г.р. 1930) –  
отечественный  
математик, эколог.

рассматривают имитационное моделирование, в большей степени, как *искусство*, что следует из названия их книг); аналогичные вопросы обсуждаются и еще в ряде монографий [Страшкраба, Гнау, 1989; A. Law, Kelton, 1991; Bossel, 1994; Fishwick, 1995; Самарский, Михайлов, 1997; Encyclopedia of Computer Science, 2000; Кельтон, Лоу, 2004 и мн. др.].

**М. Страшкраба** на конференции по моделированию водных систем, проходившей в Праге в 1992 г., так охарактеризовал имитационное моделирование (цит. по: [Меншуткин, 2010, с. 357]): «Имитация систем есть специ-

фическая форма процесса познания. Предметом имитации могут быть системы реально существующие, проектируемые или даже не имеющие непосредственного отношения к реальности. Основной принцип имитации систем – получение суждений об имитируемой системе при помощи экспериментов с моделью. Именно эксперименты с моделью отличают имитацию от других форм познания». Сходные идеи высказывались им и в написанной в 1985 г. совместно с **А. Гнауком** книге [Страшкраба, Гнаук, 1989, с. 312-313]: «Кибернетическая экология – это подход, обещающий помочь нам в дальнейшем теоретическом понимании сложных природных процессов на экосистемном уровне. Классические исследования и модели были направлены главным образом на то, чтобы получить поверхностное описание структуры и (или) поведения экосистем. Смещение научных интересов в сторону изучения сил, с которыми связано формирование макроскопических, холистических свойств экосистем, во многом перекликается с термодинамическим подходом. В результате этого исследование экосистем все больше идет по пути изучения дисциплин, связанных с эволюционными процессами, т. е. тех дисциплин, которые служили областью исследований на уровне организмов и популяций».



**Страшкраба  
Милан**  
(Milan  
Straškraba;  
1931-2000) –  
чешский  
гидробиолог,  
эколог,  
математик.

**Гнаук  
Альбрехт**  
(Albrecht  
H. Gnauck;  
г.р. 1946) –  
немецкий  
математик,  
гидрохимик,  
эколог.



Накопленный опыт моделирования систем (в частности, имитационного моделирования) на самых разных направлениях человеческой деятельности позволяет рассмотреть достижения, особенности этого направления и основные тенденции развития (сложившиеся в последнее время), прежде всего, в экологии. Все это обусловлено возрастанием информационного потенциала науки и общества в целом, компьютеризацией и резким усилением сетевых коммуникаций [Новосельцев, 2002].

Общая схема математического моделирования сводится к построению триады «модель – алгоритм – программа». Готовая триада тестируется в «пробных» экспериментах. На этом этапе посредством цепочки усложнений (иерархии все более полных моделей) обеспечивается её адекватность. После этого можно переходить к «опытам» с моделью, дающим (в представлении «модельера») требуемые качественные и количественные свойства и характеристики моделируемой системы [Винберг, Меншуткин, 1974; Fath, Jørgensen, 2011].

Построение практически любых моделей (кроме самоорганизующихся; см. далее) представляет собой «применение фундаментальных законов

природы, вариационных принципов, аналогий, иерархических цепочек» [Самарский, Михайлов, 1997, с. 25], а процесс построения модели включает в себя следующие этапы:

- словесно-смысловое описание объекта или явления («формулировка предмодели»);
- завершение идеализации объекта и упрощение описания (качественный анализ модели);
- переход к выбору или формулировке закона (вариационного принципа, аналогии и т. п.) и его записи в математической форме;
- «оснащение» модели (задание начального состояния и параметров объекта; верификация);
- модель исследуется всеми доступными методами (в том числе с применением различных подходов и вычислительных методов);
- в результате исследования модели достигается поставленная цель. При этом «должна быть установлена всеми возможными способами (сравнением с практикой, сопоставлением с другими подходами) ее адекватность – соответствие объекту и сформулированным предположениям» [Самарский, Михайлов, 1997, с. 25].

Плодотворность методологии имитационного моделирования при решении разнообразных экологических задач за прошедшие годы была неоднократно подтверждена многочисленными примерами. Однако рассмотрению методологии имитационного моделирования и собственно некоторых результатов, предпослано раздел о проблемах экологического прогнозирования, так как имитационные модели, главным образом, используются для предсказания структуры и поведения сложных систем.

## 1. Некоторые проблемы экологического прогнозирования

Как уже отмечалось выше (см. главу 1, раздел 6), предсказательная функция является одной из основных функций строящейся теории моделируемого класса систем. Без прогностического подхода немыслимо эффективное решение многих задач природопользования и оптимального управления любой отраслью народного хозяйства, использующей природные ресурсы [Шварц, 1976; Антоновский, Семенов, 1978; Мауринь, 1978; Большаков, 1983; Прогнозирование экологических..., 1986; Брусиловский, 1987; Clark et al., 2001]. Именно последняя из процитированных работ "Экологические прогнозы: возникающий императив", написанная 17 авторами и опубликованная в журнале "Science", может рассматриваться как своеобразный и весьма категоричный манифест: без прогнозирования экологических изменений, уже невозможно принимать рациональные решения практически ни в одной области деятельности человека. При этом под *экологическим прогнозированием* понимается процесс предсказания [Clark et al., 2001]:

- состояния экосистемы,
- того, как данная экосистема используется (ecosystem services),
- состояния природных ресурсов.

Кроме того, должны быть точно обозначены и охарактеризованы все факторы неопределенности и всё это должно быть увязано с некоторыми сценариями:

- климатических условий,
- динамики и объемов землепользования,
- изменений численности населения,
- развития технологий,
- экономической активности и др.

Пространственные масштабы таких прогнозов должны быть иерархическими (от местных через континентальные к глобальным); «глубина» прогнозирования – не менее 50 лет. Представляется, что все это служит объяснением и более подробного рассмотрения здесь проблем экологического прогнозирования (в особенности, количественных методов такого прогнозирования).

*Прогноз* – это научно обоснованное вероятностное суждение о возможном состоянии какого-либо объекта (системы), процесса или явления к определенному моменту времени будущего. Процесс разработки или формирования прогнозов на основе анализа тенденций развития системы (как эмпирических, так и теоретических) и представляет собой *прогнозирование*<sup>1</sup> структуры или поведения системы в будущем [Рабочая книга по прогнозированию..., 1982].

Прогнозирование не сводится к попыткам предугадать детали будущего (хотя в некоторых случаях это существенно) – именно в этом проявляется вероятностный характер выбора наиболее оптимального (желательного) варианта при обосновании принимаемого решения.

При решении задач экологического прогнозирования необходимо уделять внимание трем основным аспектам:

- целям прогнозирования,
- разработке прогнозирующих моделей и
- проблеме оценки достоверности прогнозов.

Формулировка *целей прогнозирования* во многом определяет два последующих аспекта. Кроме того, цели прогнозирования позволяют ставить задачи оптимизации прогнозирующих моделей, т. е. выбора среди них таких, с помощью которых можно получить «наилучшие» для данных целей про-

---

<sup>1</sup> В прогностике различают *предвидение, предсказание, предчувствие, предугадание, предугадывание* (все эти варианты получения информации о будущем различаются степенью научности) и лишь потом – прогнозирование [Рабочая книга по прогнозированию..., 1982, с. 6-8].

гнозы. Формулирование целей прогнозирования представляет собой внутренне сложный и, скорее всего, не поддающийся эффективной алгоритмизации процесс, основанный как на эмпирических, так и на теоретических предпосылках. В самом общем виде, *целью экологического прогнозирования может быть предсказание структуры экосистемы и её поведения*. Проверка прогнозов, в свою очередь, также имеет ряд особенностей. Естественно, например, что прогнозируемая структура некоторой экосистемы не должна содержать слишком много новых параметров или новых значений старых параметров, по сравнению с «обучающей» экосистемой. Иными словами, список переменных и их пределы изменения для прогнозируемой системы должны быть строго определены (нельзя требовать от модели большего, чем в нее заложил исследователь или содержится в эмпирическом материале). То же самое можно сказать и относительно временного интервала, к которому относится прогноз поведения моделируемой экосистемы.

Определение целей прогнозирования во многом должно опираться на характер прогнозируемых систем и явлений. С этой точки зрения **С.А. Саркисян** [1977] различает шесть основных классификационных признаков систем.

- *Природа объекта* прогнозирования определяет специфичность моделируемой сложной системы (различают естественно-научные [физико-химические явления микромира, метеорологические, гидрологические, геологические, биологические, медико-биологические и пр.], научно-технические [инженерные, технологические и пр.] и обществоведческие прогнозы [социологические, психологические, демографические, юридические, образовательно-педагогические, культурно-эстетические, внутри- и внешнеполитические и пр.]).
- *Масштабность* – различают сублокальные (1-3 переменные), локальные (1-14), субглобальные (15-35), глобальные (36-100) и суперглобальные системы более 100 переменных). Рост этого параметра ведет, к так называемой, «угрозе необозримости модели» [Саранча, 2010].
- *Сложность*. Масштабность не имеет самостоятельного значения для выбора метода прогнозирования; она учитывается в совокупности со сложностью обработки информации о системе – сверхпростые (связей между переменными практически нет), простые (содержат только парные взаимосвязи), сложные (необходимо учитывать взаимосвязи и совместное действие трех и более переменных) и сверхсложные системы (необходимо учитывать взаимосвязи между всеми переменными). Нетрудно видеть, что в данном определении сложности главный упор сделан на структурную составляющую системы (о недостатках такого определения понятия



**Саркисян  
Сергей  
Арамович**  
(1921-1991) –  
отечественный  
экономист,  
статистик.

«сложности» говорилось выше – эффект «кучи», принципы усложняющегося поведения и пр.; см. главу 1, раздел 2).

- *Степень детерминированности системы* (детерминированные, стохастические и смешанные системы).
- *Характер её развития во времени* (дискретные, аperiodические и циклические системы).
- *Степень информационной обеспеченности* (наличие полной количественной информации, неполной количественной информации, качественной информации о прошлом [ретроспективная информация], полное отсутствие информации [проекты новых систем]).

К этому можно добавить седьмой признак [Рабочая книга по прогнозированию..., 1982, с. 12]:

- *Период упреждения* – промежуток времени, на который рассчитан прогноз (различают оперативные [текущие; рассчитаны на перспективу, на протяжении которой не ожидается ни количественных, ни качественных изменений объекта исследования], краткосрочные [ожидаются преимущественно количественные изменения], среднесрочные [незначительные и количественные, и качественные изменения], долгосрочные [преимущественно качественные изменения], сверхдолгосрочные [дальнесрочные; ожидаются значительные качественные изменения системы, что заставляет говорить лишь о самых общих перспективах изменений объекта исследования]).

Временная градация прогнозов является относительной и зависит от целей исследования и природы объекта (в некоторых научно-технических прогнозах долгосрочный период упреждения может измеряться часами и сутками, в геологии или космологии – миллионами лет...). Аналогичная картина наблюдается и при прогнозировании, например, динамики микробиологических (часы и сутки) и лесных сообществ (сотни лет).

По возможности прогнозировать с помощью моделей структуру и поведение экологических объектов можно различать системы типа:

- «черного ящика» (структура и поведение системы практически неизвестны),
- «серого ящика» (что-то известно),
- «белого ящика» (полная осведомленность о структуре и механизмах поведения системы).

Экологические системы, скорее всего, следует отнести к системам «серого ящика», а в цветовой шкале – даже темно-серого цвета [Karplus, 1975]. Естественно, что прогностические способности математических моделей типа «черного ящика» весьма ограничены: знание основных признаков прогнозируемых систем или явлений позволяет более конкретно формулировать цели прогнозирования и с большей уверенностью использовать для построения прогнозов тот или иной количественный метод (ту или иную математическую модель).

После того, как определены цели прогнозирования и ограничения на используемую при этом информацию, успех прогнозирования, в основном, определяется способом моделирования экосистемы. *Методы прогнозирования* экологических систем можно разделить по степени формализации на качественные и количественные.

*Качественные методы (интуитивные)* основываются на логическом анализе объектов прогнозирования, исходя из уже установленных общих закономерностей развития данного класса систем. Одним из возможных методов качественного прогнозирования является *метод экспертных оценок* [Кемени, Снелл, 1972].

*Количественные методы (рациональные, формализованные; собственно прогнозирование)* заключаются в математическом анализе моделей сложных систем – эмпирико-статистических, самоорганизующихся и имитационных. Замечу, что такое деление методов достаточно условно (например, качественный метод экспертных оценок предполагает использование различных математических приемов обработки информации, а любой количественный анализ только выиграет от качественного обоснования полученных результатов прогнозирования).

Количественным методам анализа экосистем (в том числе и прогнозированию) посвящена вся монография. Здесь более подробно остановимся на качественных методах прогнозирования, основанных только на интуиции исследователя, что связано с тем, что эти методы все еще широко распространены в экологии. Однако, как было показано выше (см. главу 1, раздел 5), такие подходы (еще раз подчеркну – основанные только на интуиции исследователя) таят в себе целый ряд возможностей совершения ошибки и построения неверного прогноза, что является проявлением одного из принципов системологии – *принципа контринтуитивного поведения сложных систем*.

К качественным методам прогнозирования можно отнести *анкетно-экспертный прогноз*, когда группа специалистов (или случайно выбранных респондентов) высказывает свои мнения по структуре и динамике прогнозируемой экосистемы. В качестве примера, приведу данные [Лифиренко, 2006], полученные путем опроса жителей одного из районов г. Тольятти для анализа оценки комфортности условий проживания в зависимости от возраста, пола респондентов, «шумового загрязнения» (см. **рис. 3.1** и **3.2**).

По результатам анкетирования были сделаны следующие выводы:

- чем старше возраст жильцов, тем хуже воспринимается наличие акустического загрязнения;
- у женщин по сравнению с мужчинами чувствительность к шуму заметно выше;
- чем больше длительность проживания опрошенных жильцов на данных территориях, тем чаще уровень комфортности определяется ими как плохой или удовлетворительный;

- более негативно относятся к шумовому загрязнению респонденты с плохой оценкой собственного здоровья.

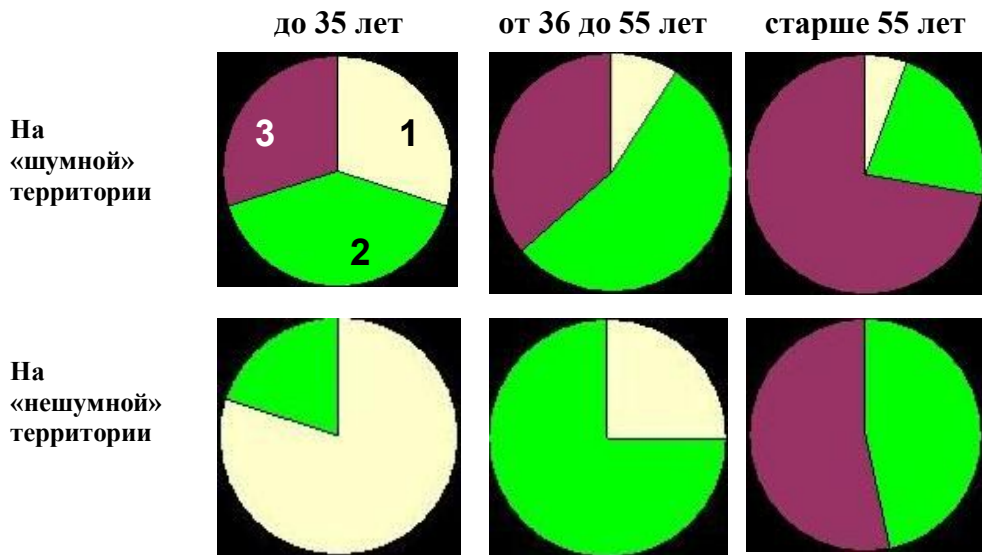
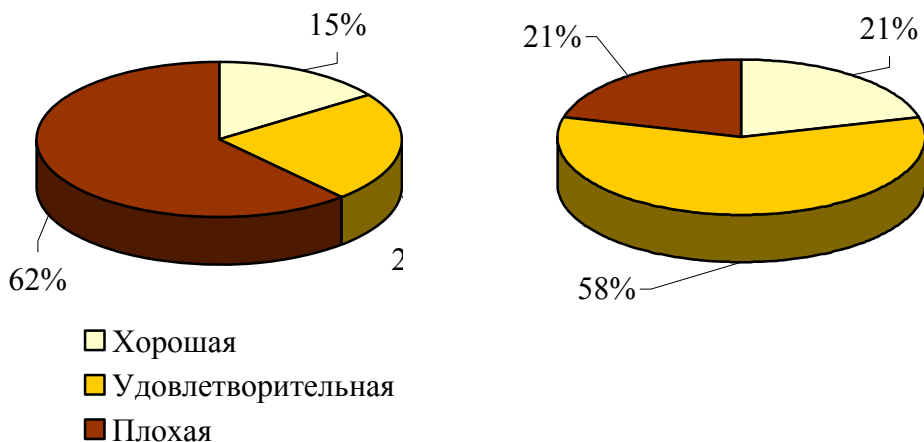


Рис. 3.1. Оценка комфортности проживания (возрастная структура; 1 – хорошая оценка, 2 – удовлетворительная, 3 – плохая).



Женщины

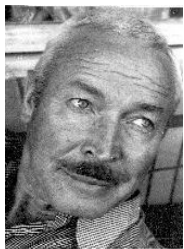
Мужчины

Рис. 3.2. Оценка условий комфортности проживания (половая структура).



Еще одним примером качественного прогнозирования может служить *метод экологических аналогий* [Ю. Кулагин, 1982], который в более широком плане можно рассматривать как общенаучный метод. Действительно, этот метод сводится к интуитивной оценке возможности переноса наших знаний с одного объекта (достаточно хорошо изученного – например, степная растительность заповедника Приволжская лесостепь в Пензенской области) на менее изученный, но экологически сходный с ним другой объект (степная растительность соседней Саратовской области). Возможны и более «далекие» аналогии: можно предположить, например, что перемещение в пространстве биомассы некоторой экосистемы в процессе сукцессии представляет собой явление диффузии вещества в направлении убывания его плотности [Okubo, 1980; Маркман, 1985]. Таким образом, интуитивные методы лежат в основе предполагаемых механизмов поведения экосистем при имитационном и аналитическом моделировании (в частности, результаты последнего могут рассматриваться как качественный прогноз).

Качественным методом прогнозирования следует считать и *визуальный анализ сходного поведения временных рядов*. В этом случае исследователь, прежде всего, обращает внимание на циклический (точнее, квазициклический) характер временных рядов, демонстрирующих динамику наблюдаемых характеристик. «Это похоже на волнение моря: мелкие волны, накладываясь, образуют крупную, а из тех выстраиваются валы. Серия валов – с "девятым", максимальным, посередине – тоже волна. Да и весь шторм – волно-событие, ибо он не всюду, он начался и кончится» (фантастическая повесть "Испытание истиной" **Владимира Савченко**). Причем, эти наложения не строго закономерны, а, в большей степени зависят от случайных причин (аналогично «ведут» себя экономические циклы **Н.Д. Кондратьева**). У исследователя возникает вполне понятное стремление «исправить» эту картину, выделив циклические компоненты этих временных рядов. Эта процедура осуществляется чаще всего *методом скользящих средних*.



**Савченко  
Владимир  
Иванович**  
(1933-2005) –  
отечественный,  
украинский  
писатель-фантаст.

**Кондратьев  
Николай  
Дмитриевич**  
(1892-1938) –  
отечественный  
экономист.

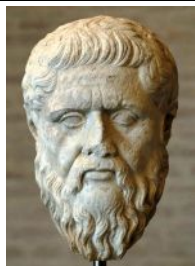


После подобного выравнивания, проводится сравнение с другими временными рядами, циклический характер которых либо давно известен (например, солнечная активность), либо определен тем же методом, и делается вывод о связи этих явлений. Только на первый взгляд, кажется, что подобный метод качественного прогнозирования логически оправдан. Однако в его основе в неявной форме предполагается строгая детерминистическая обу-

словленность наблюдаемых явлений, что не соответствует современным представлениям о характере развития экологии как науки [Simberloff, 1980; Розенберг, 1992; Розенберг, Смелянский, 1997]. Кроме того, аналитически доказано (подробнее см. [Розенберг, 1980а, 1984] и главу 2, раздел 3), что реализация любой непрерывной случайной величины будет иметь сходную по цикличности структуру временного ряда. Поэтому очень наивным и, конечно, некорректным выглядит, например, объяснение цикличности [Малоквасов, 1978, с. 34] для динамики прироста кедра корейского через «светимость квазизвездного объекта квазара 3С 273» (!), полученное, кроме исходной абсурдности такой связи, по визуально-сходному поведению всего только трех «волн» колебаний<sup>2</sup>. Пожалуй, в этот же ряд «экзотических примеров» следует отнести и «доказательство» влияния солнечной активности «на уровень урожайности в пятилетних планах» на Украине [Гедзь, 1977], с той только разницей, что здесь объяснение цикличности получено также визуально, но по 2,5 «волнам» колебаний...

Таким образом, объяснение колебаний временных рядов и дальнейшее прогнозирование путем визуального сопоставления их хода, в силу того, что различные по своей природе временные ряды наблюдений за разными случайными величинами имеют одинаковую структуру колебаний, представляется неоправданным.

**О "Манифесте".** Начать этот небольшой раздел-рецензию с крылатого выражения **Платона** «хорошее начало – половина дела» (лат. – *bonum initium est dimidium facti*; англ. – *good beginning is half the battle*) и родственного ему высказывания славного капитана **Врунгеля** «как вы лодку назовёте, так она и поплывет», меня сподвигла книга под редакцией **М.Б. Бека** "Эко-



**Платон**  
(др.-греч. Πλάτων;  
428 или 427 до н. э. –  
348 или 347 до н. э.) –  
древнегреческий  
философ.



**Врунгель Христофор  
Бонифатьевич**  
(г.р. 1937) – герой  
юмористической повести  
"Приключения капитана Врунгеля"  
Андрея Некрасова.



**Бек Брюс**  
(M. Bruce Beck;  
г.р. 1949) –  
американский  
эколог,  
гидрохимик.

<sup>2</sup> Еще одна попытка объяснить циклический характер прироста деревьев через влияние вспышек (!) сверхновых звезд [Ловелиус, 1974] была подвергнута обстоятельной критике [Уранова, 1979].

логическое предвидение и модели: Манифест" [Environmental Foresight., 2002], 40% которой составляют тексты самого редактора. Под «манифестом» (от позднелат. *manifestum* – призыв), обычно, понимают программу и принципы действий какого-либо объединения людей (политической партии, группы в искусстве и литературе и пр.), значительно реже – выражение определенной группой людей *своего мнения*. Скорее всего, именно к этой последней категории и относится книга Бека. Так о чем же этот «манифест»?

Книга стала результатом работы, начиная с 1992 г., небольшой группы исследователей в рамках международной программы по прогнозированию изменений в окружающей среде (International Task Force on Forecasting Environmental Change), финансируемой научно-исследовательскими организациями Канады (National Water Research Institute of Environment Canada), Нидерландов (National Institute of Public Health and Environmental Protection) и Австрии (International Institute for Applied Systems Analysis; IIASA). Цель исследования – «обсуждение методологических, теоретических и, в какой-то степени, философских проблем экологического прогнозирования» [Beck, 2002a, p. XIII]. Главная проблема, ограничивающая возможность прогнозировать те или иные изменения экосистем, как её увидел Бек [Beck, 2002b], состоит в «научной неопределенности» (фактически, это «проклятие многомерности» Р. Беллмана [1960, Bellman, 2003] или «угроза необозримости модели» Д.А. Саранчи [2010]). Основой предлагаемого подхода к преодолению такой «неопределенности» является описание базы знаний в рамках сети взаимодействия (*web of interactions* [Beck, 2002c, p. 67]). «Цель состоит в максимизации различия "глубоких" знаний, закодированных в рамках привычной математической модели, от важных "мелких" знаний [*respectable "shallow" knowledge*] (не в уничижительном смысле), определяющих состояние окружающей среды» [Beck, 2002c, p. 62].



**Беллман  
Ричард**  
(Richard  
Ernest  
Bellman;  
1920-1984) –  
американский  
математик.

**Саранча  
Дмитрий**  
**Александрович**  
(г.р. 1947) –  
отечественный  
математик,  
эколог.



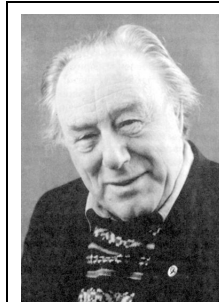
Еще одна особенность экологического прогнозирования, которую подчеркивает Бек, состоит в том, что мы, чаще всего, считаем изменение параметра со временем не зависящим от «ансамбля характеристик», от всего вектора параметров (иными словами, считается, что вариационно-ковариационная структура «ансамбля» не измена на протяжении какого-то отрезка времени). На самом деле это не так и именно в этом Бек видит разли-

чие простых и сложных систем. Мне представляется, что это вполне справедливый критерий «сложности» (сравни с определением в главе 1, раздел 2), который только подчеркивает тот факт, что сложной следует признать систему, для которой нельзя дать единственное и однозначное определение. Еще один момент, с которым нельзя не согласиться, это отмечаемое Бекком стремление искать в любой сложной системе некоторые инварианты: «мы предполагаем, что структура, лежащая в основе наблюдаемого поведения системы, является инвариантной, и мы ищем модель, которая лучше имитирует эту инвариантность [*mimicking this invariance*]» [Beck, 2002с, р. 82]. На самом деле это тоже не так («тем не менее, столп постоянства – иллюзорен [*the pillar of constancy is an illusion nonetheless*]» [Beck, 2002с, р. 82]. Наконец, среди ограничений прогнозирования структуры и поведения экосистем называются нелинейный характер связей, их стохастичность и пр. В целом – ничего нового и ничего, что «тянуло» бы на "Манифест"...

Правда, книга написана легко и не без юмора. Мне приглянулось такое наблюдение: «Наши модели – в том числе и очень высокого порядка... – должны разрабатываться специально для того, чтобы с максимальной убедительностью показать, насколько мы невежественны [*we are ignorant*]» [Beck, 2002с, р. 86].

## 2. О содержании метода имитационного моделирования

Развитие методов имитационного моделирования самым тесным образом связано с развитием и увеличением доступности современных быстродействующих ЭВМ, которые являются принципиально необходимым инструментом имитационного моделирования. В экологических исследованиях имитационное моделирование было индуцировано работами в рамках Международной биологической программы (с 1964 г.) и программы "Человек и Биосфера" ("Man and Biosphere" [МАВ] с 1970 г.). Замечу, что говорить об «имитации» нужно только в тех случаях, когда поведение сложной системы нельзя предсказать для обозримого набора параметров (в этом состоит отличие имитации от просто расчетов на ЭВМ). В данном контексте приведу достаточно обширную цитату из работы **Н.Н. Моисеева** [1981, с. 210]: «И первое, что оказывается необходимым для реализации подобных идей, – это умение организовать серию вариантных расчетов: эксперту важно представить себе характер изучаемого процесса, степень его "управляемости", характер предельных возможностей (множеств достижимости), т. е. организовать многократно повторенный машинный эксперимент с моделью. Для этой цели и должны быть



**Моисеев  
Никита  
Николаевич**  
(1917-2000) –  
отечественный  
математик,  
философ;  
академик  
АН СССР  
и РАН.

созданы модели, имитирующие реальность, имитирующие изучаемый процесс. Эксперт с помощью этих моделей, с помощью серии специально организованных вариантных расчетов получает те знания, без которых выбрать альтернативный вариант своей стратегии он не может. Эти возможности ЭВМ были быстро поняты специалистами, и в русском языке появились даже термины "имитационная модель" и "имитационное моделирование", а в английском языке – "*simulation modeling*". Надо отметить, что если в английском языке термин имеет вполне четкий смысл, ибо симуляция и моделирование не являются синонимами, то *по-русски имитационная модель – это нонсенс (выделено мной. – Г.Р.)*. Любая модель, в принципе, имитационная, ибо она имитирует реальность». О том же более кратко писал **А.Б. Горстко** [1977, с. 14]: «каждая модель есть подражание, но уровни подражания различны».



**Горстко Александр Борисович** (г.р. 1934) – отечественный, американский математик, эколог.

Может быть, Н.Н. Моисеев и А.Б. Горстко правы, если акцентировать внимание на сути терминов «модель» и «моделирование». Но мне более импонирует точка зрения **Ю.Б. Колесова** и **Ю.Б. Сениченкова** [URL, 2007], которые отмечают, что в русском языке прилагательное «имитационный»



**Сениченков Юрий Борисович** (г.р. 1949) отечественные математики, программисты.

**Колесов Юрий Борисович** (г.р. 1953)

часто используют как синоним прилагательных «сходный», «похожий». Среди словосочетаний «математическая модель», «аналоговая модель», «статистическая модель», понятие «имитационная модель», появившееся в русском языке, как часто бывало, в результате неточности перевода, постепенно приобрело новое, отличное от первоначального, значение. Указывая, что данная модель имитационная, обычно подчеркивается, что в отличие от других типов абстрактных моделей, в этой модели сохранены и легко узнаваемы такие черты моделируемого объекта, как структура, связи между компонентами, способ пе-

редачи информации. Сходную позицию находим и в более ранней монографии [Заславский, Полуэктов, 1988].

С имитационными моделями также обычно связывают и требование иллюстрации их поведения с помощью принятых в данной прикладной области, графических образов. С учетом последнего замечания, имитационную

модель следует рассматривать как специальную форму математической модели, в которой [Ю.Б. Колесов, Сениченков, URL]:

- декомпозиция системы на компоненты производится с учетом структуры проектируемого или изучаемого объекта;
- в качестве законов поведения, могут использоваться экспериментальные данные, полученные в результате натурных экспериментов;
- поведение системы во времени иллюстрируется заданными динамическими образами.

Н.Н. Моисеев [1973, 1975, 1979, 1981 и др.] подчеркивал, что для успешной реализации построения моделей в рамках имитационного моделирования необходимо наличие *имитационной системы*, которая включает систему внутреннего (собственно имитационная модель и математические методы её анализа) и внешнего математического обеспечения (наличие специализированных языков программирования, устройств и разного рода техники, позволяющих реализовывать модель на ЭВМ).

При построении имитационных моделей конкретных экосистем используется практически вся имеющаяся информация о структуре и поведении этих объектов, причем разработчики имитационной модели сознательно стараются избежать каких бы то ни было серьезных упрощений [Свирижев, 1978; Беляев, 1980; Bossel, 1994; Белолипецкий, Шокин, 1997; Gnauck, 1999; Fath, Jørgensen, 2011]. Такой подход импонирует специалистам-экологам, которые занимаются конкретными проблемами и с большим трудом «добывают» эмпирическую информацию.

С другой стороны, ряд исследователей (**Ф. Баннел** [Bunnell, 1973a], **Дж. Хеджпет** [1978] и др.) отмечают, что эффективность столь сложных моделей очень незначительна, что эти модели ограничены в своих даже прогностических возможностях (не говоря уж об отсутствии объяснительной способности), они весьма иллюзорны в своих претензиях на полное и точное описание моделируемых сложных систем, что «построение весьма широких и сильных моделей не является рациональным... это противоречит сильно распространенному, особенно среди биологов, мнению о том, что модель должна "возможно полнее" отображать свойства оригинала» [Полетаев, 1968, с. 129] и что «ясно, что такая "очень большая модель", даже если бы она была построена, не смогла бы работать» [Александрова, 1970, с. 371].



**Баннел Фрэд**  
(Fred L. Bunnell;  
г.р. 1942) –  
канадский  
лесовед, эко-  
лог.



**Хеджпет Джоел**  
(Joel Walker  
Hedgpeth;  
1911-2006) –  
американский  
морской биолог.

Думается, что в этом случае исследователи спорят о двух «сторонах одной медали» – о возможности имитационного моделирования нести объяс-



нительную и предсказательную функции строящейся теории данного класса моделируемых экосистем. Имитационная модель может претендовать лишь на выполнение предсказательной функции и то при условии, что заложенные в ее основу предположения о характере зависимости элементов системы и ее поведении непротиворечивы и, в известной степени, адекватны реальному объекту [Флейшман, 1978; Флейшман и др., 1982]. Это связано со следующими причинами:

- в силу того, что при построении имитационной модели исследователи сознательно стараются избежать разного рода упрощений и учесть по возможности все связи элементов системы, имитационная модель реальной системы по своей сложности будет приближаться к моделируемому объекту (в соответствии с выражением **Н. Винера**, которое любил повторять **А.Г. Ивахненко**, – «лучшей материальной моделью кошки является другая, а желательно, та же самая кошка»);



**Винер Норберт**  
(Norbert Wiener;  
1894-1964) –  
американский  
математик,  
кибернетик, философ.



**Ивахненко**  
**Алексей**  
**Григорьевич**  
(1913-2007) –  
отечественный,  
украинский кибернетик.



**Котляков**  
**Владимир**  
**Михайлович**  
(г.р. 1931) –  
отечественный  
географ, гляциолог,  
эколог; академик РАН.

- при построении имитационных моделей происходит своего рода «навязывание» представлений исследователя о характере связей компонентов системы и процессах, протекающих в ней; именно это заставляет по новому воспринимать совершенно справедливое замечание **В.М. Котлякова** [2001, с. 143] о том, что «имитационные модели не могут заменить эмпирическую оценку экологических воздействий» (см. еще [Котляков и др., 1995]).

Таким образом, объяснительные функции следует «закрепить» за относительно простыми аналитическими моделями, отдав предсказательные – имитационным.

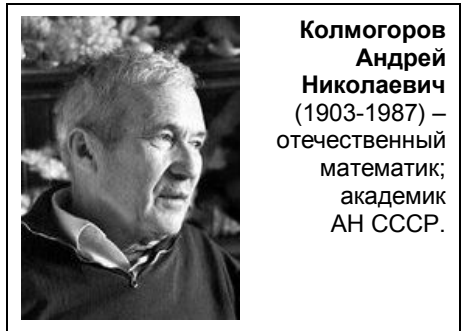
Можно предложить несколько классификаций имитационных моделей. Так, А.Б. Горстко [1977] различает:

- *имитацию нулевого ранга* (подражание в области законов – обычные математические, в том числе и аналитические, модели; идеологию с использованием MS Excel см.: [Коросов, 2002]);

- *имитацию первого ранга* (подражание в области законов и поведения случайных величин – модели систем массового обслуживания, реализуемые методом Монте-Карло);
- *имитацию второго ранга* (подражание в области поведения систем, а также законов и случайных величин, если они используются в модели).

Можно указать и иные параметры, по которым удобно отличать имитационные модели от всех остальных. Одним из обязательных параметров, как это уже отмечалось выше, является *использование ЭВМ*. Второй параметр (*блочный принцип построения модели*) не редко позволяет преодолеть «проклятие многомерности» Р. Беллмана [1960, Bellman, 2003] или «угрозу необозримости модели» Д.А. Саранчи [2010] при построении имитационной модели и потому остановимся на нем более подробно.

Как уже указывалось, методология построения имитационной модели основана на учете по возможности большего числа входящих в систему элементов и связей между ними – «имитационные модели описывают экосистему по возможности с максимальной степенью учета всех имеющихся данных» [Беляев, 1980, с. 107]. Именно здесь модельера поджидает «проклятие многомерности», возникающее при увеличении числа переменных  $n$  функции объекта, поведение которого желают прогнозировать и которым желают управлять [Krapivin, Kelley, 2008]. **А.Н. Колмогоров** [1979] конкретизировал это число, разделив все числа на ма-



лые ( $n_m = n$ ), средние ( $n_c = 2^n$ ) и большие ( $n_o = 2^{n_c} = 2^{2^n}$ ). Преимущества ЭВМ при работе с малыми и средними числами сразу же исчезают при переходе к большим: невозможность их машинного или ручного перебора наступает уже при  $n > 10$ .

Преодолению этого недостатка способствует *блочный принцип* (или *принцип расщепления, модульный принцип*) построения имитационных моделей, позволяющий всю моделируемую систему «разбить» на ряд подсистем, которые связаны между собой незначительным числом «обобщенных взаимодействий» и могут быть верифицированы до включения их в общую модель. Блочная структура моделей связана и с необходимостью «описания взаимодействия процессов самой различной природы (физических, физико-химических, биологических, экологических) и обладающих самыми различными временами переходных процессов. Блочный принцип конструирования модели означает её декомпозицию, как на содержательном, так и на формальном уровне описания» [Заславский, Полуэктов, 1988, с. 183-184]. Описание взаимосвязей параметров внутри каждого блока, в принципе, может быть выполнено с использованием своего собственного математического аппарата



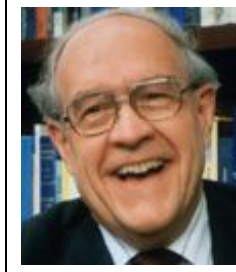
(например, блок «Почва» описан системой дифференциальных уравнений, блок «Погодные условия» – случайным процессом и т. д.). Этот подход позволяет также достаточно просто заменять отдельные блоки, конструируя новую имитационную модель. Соподчинение блоков в модели может быть

как последовательным, так и перекрестным [Forrester, 1961, 1969, 1971, 1975, 1991, 1999; Kershaw, Harris, 1969; Форрестер, 1971, 1974, 1978; Goodall, 1972, 1976; Shannon, 1975, 1998; Горстко, 1977; Беляев, 1978, 1980; Р. Шеннон, 1978; Richardson, Pugh, 1981; Кельтон, Лоу, 2004]. Формальное описание блоков может быть задано агрегатами **Н.П. Бусленко** [1977, 1978].



**Бусленко  
Николай  
Пантелеймонович**  
(1922-1977) –  
отечественный  
математик,  
чл.-корр. АН СССР.

Таким образом, блочный принцип построения имитационных моделей позволяет проводить специализацию исследователей (например, блок «Почва» может быть отдан на разработку специалистам-почвоведом, блок «Растительность» – геоботаникам, блок «Энтомофауна» – энтомологам и т. д. [Van Dyne, 1972, 1978; Р. Шеннон, 1978]). Правда, разбиение экосистемы на ряд «блоков», которые, в свою очередь, могут быть разделены на «субблоки», осуществляется неоднозначно. «Для системы, в которой компоненты-подсистемы эволюционируют совместно, не очевидно, что последние отделимы друг от друга... Разложение сложной системы на подсистемы может быть произведено многими способами, так что вовсе не очевидно, что же такое, собственно говоря, подсистема» [Levins, 1970, p. 73]. Замечу, что в соответствии с «законом



**Брукс-мл.  
Фредерик**  
(Frederick  
[Fred] Phillips  
Brooks, Jr.;  
г.р. 1931) –  
американский  
математик,  
программист.

**Брукса**<sup>3</sup>, максимальное число разработчиков имитационной модели зависит от числа независимых подзадач – блоков системы [Брукс, 1979, с. 26; Brooks, 1995].

Разбиение системы на блоки во многом зависит от целей исследования. Так, в ряде работ подчеркивается, что экосистемы более крупного масштаба в одних условиях могут подразделяться на экосистемы более мелких масштабов, в других – на синузии и абиогенные составляющие, в-третьих, – на отдельные популяции видов, входящих в эту экосистему и т. д. «Рацио-

Разбиение системы на блоки во многом зависит от целей исследования. Так, в ряде работ подчеркивается, что экосистемы более крупного масштаба в одних условиях могут подразделяться на экосистемы более мелких масштабов, в других – на синузии и абиогенные составляющие, в-третьих, – на отдельные популяции видов, входящих в эту экосистему и т. д. «Рацио-

<sup>3</sup> Закон Брукса гласит: «Если проект не укладывается в сроки, то добавление рабочей силы задержит его еще больше»; продолжительность осуществления проекта зависит от ограничений, накладываемых последовательностью работ; максимальное количество разработчиков зависит от числа независимых подзадач. Эти две величины позволяют получить график работ, в котором будет меньше занятых разработчиков и больше месяцев.

нальное разделение биогеоценоза на блоки определяется тем, что в зависимости от цели, которая преследуется исследованием, нужно выделить те составляющие, которые значимы в рамках задач данного исследования [Ляпунов, Титлянова, 1974, с. 1083]. Определение значимых составляющих и декомпозиция системы – процедура, в известной степени, субъективная, таящая в себе возможность совершения ошибки (процедура деления системы на блоки связана с общей проблемой редукционизма, при которой редукция используется не как набор постулатов [составляющая парадигмы «физикализма»], а в качестве рабочего метода [Мейен, 1978б]). Кроме того, блочный принцип построения имитационной модели таит опасность накопления систематической ошибки потери точности при прогнозировании [Горстко, Эпштейн, 1978].

При всех отмеченных недостатках и дополнительных осложнениях, этот принцип все же значительно упрощает всю процедуру построения имитационной модели:

- каждый блок может быть описан с помощью того аппарата, который представляется наиболее адекватным тому или иному процессу,
- повышается возможность идентификации модели,
- возникает необходимость интеграции усилий многих исследователей, так как построение различных блоков может быть доверено разным коллективам исследователей,
- уменьшаются технические трудности, связанные с ограниченностью памяти ЭВМ, используемых для моделирования экологических систем и процессов.

Все это позволяет предложить следующую схему классификации моделей [Розенберг, 1984]:

Параметры		Блочность	
		да	нет
Использование ЭВМ	да	Имитационные модели	Квазиимитационные модели
	нет	Супераналитические модели (примеры таких моделей мне не известны)	Аналитические модели

Таким образом, собственно *имитационной*<sup>4</sup> можно считать математическую модель, построенную по блочному принципу и реализованную на ЭВМ. Кроме того, имитационную модель, в которой определены все коэффи-

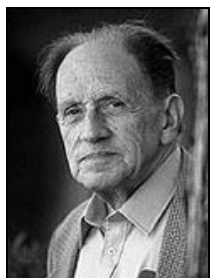
<sup>4</sup> В принципе, можно утверждать, что «все модели являются имитационными, но некоторые из них следует считать более имитационными, чем другие» [Заславский, Полужтков, 1988, с. 181].

циенты по результатам экспериментов над некоторой конкретной экосистемой, можно назвать *портретной* моделью данного объекта. Суммируя взгляды многочисленных исследователей, единый процесс математического моделирования (и, в частности, имитационного) можно разбить на ряд последовательных этапов:

- *формулирование цели* (или целей) моделирования, заключающееся в постановке некоторых вопросов о структуре и поведении системы, ответы на которые хотелось бы получить;
- *качественный анализ* системы, исходя из целей моделирования (позволяет осуществить разбиение системы на ряд простых блоков и выбрать характеристики и параметры модели);
- *формулировка законов и правдоподобных гипотез* относительно структуры и поведения как системы в целом, так и отдельных её частей (синтез целостной модели и её идентификация);
- *верификация модели* (проверка её работоспособности и адекватности реальной системе);
- *исследование модели* (анализ устойчивости её решений, анализ «чувствительности» к изменениям параметров и т. д.);
- *экспериментирование с моделью*.

**Формулирование целей.** Основными целями имитационного моделирования являются *описание* структуры и поведения системы в настоящем (это помогает исследователю осмыслить реальные связи и закономерности моделируемой системы и, зачастую, упорядочить свои часто нечеткие и противоречивые сведения о ней [Р. Шеннон, 1978]) и *предсказание* её структуры и поведения в будущем. Кроме того, указывают [Акофф, Сасиени, 1971] на существование еще двух важных целей имитационного моделирования: *сохранение* (связано с сохранением и поддержанием некоторых ресурсов системы; например, в климаксовом состоянии – это сохранение видового состава и количественного соотношения видов, замедление некоторых процессов в климаксовых сообществах [*закон сукцессионного замедления*] и пр.) и *приобретение* (приобретение новых ресурсов или достижение новых состояний; при сукцессионном развитии – «захват» новых территорий, стремление к образованию

наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности [*постулат «нулевого» максимума Маргалефа*] и пр.). Н.Н. Моисеев [1979] считает главной целью имитационного моделирования – *определение границ гомеостазиса* сложных систем. Наконец, важными целями имитационного моделирования являются [Goldstein, 1977]: увеличение фундаментальных знаний об экосистемах,

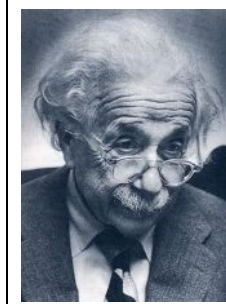


**Маргалеф  
Рамон**  
(Margalef  
[i López]  
Ramón  
(1919–2004) –  
испанский  
гидробиолог,  
эколог.

проверка непротиворечивости и совместимости выдвигаемых гипотез о характере функционирования этих экосистем, выявление фундаментальных ограничений на это функционирование и ряд других целей, которые достигаются в процессе построения имитационной модели, её проверки и экспериментирования с ней.

Формально цель, чаще всего, задается некоторым функционалом, который должен достичь своего экстремума. При этом большое значение приобретает правильность выбора вида этого функционала, который должен по возможности однозначно формализовать цель моделирования, так как с этим функционалом в дальнейшем связывается весь процесс имитационного моделирования.

**Качественный анализ.** Широко известно высказывание, часто приписываемое **А. Эйнштейну** (см.: [Р. Шеннон, 1978, с. 40]), что правильная формулировка целей и постановка задачи даже более важны, чем её решение. Проблема постановки задачи в имитационном моделировании представляет особую важность, так как этот вид моделирования является наиболее затратным, и ошибки на первых этапах исследования могут обернуться достаточно крупным проигрышем в конце [Брукс, 1979].



**Эйнштейн  
Альберт**  
(Albert Einstein,  
1879-1955) –  
немецкий физик-  
теоретик, лауреат  
Нобелевской  
премии (1921 г.);  
почетный член  
АН СССР.

Экологи свои практические задачи часто формулируют в нечеткой форме – они знают, что существует *некая* проблема, но не всегда могут точно сформулировать, *какая* это проблема. Поэтому анализ системы начинается с поискового изучения различных проблем, связанных с ней. Такой качественный анализ системы позволяет определить характеристики, подлежащие изучению, указать границы системы, в соответствии с целями моделирования определить уровень абстрагирования модели. При решении вопроса о том, какие компоненты системы следует включить в модель, очень важны наши представления о том, какие из переменных оказывают наибольшее влияние на поведение системы и могут привести к желаемым эффектам. Однако на ранних этапах разработки модели может быть вообще не ясно, какое из воздействий существенно, а какое – нет. «Тут нам приходится полагаться на здравый смысл, интуицию и предшествующий опыт тех, кто хорошо знаком с системой» [Р. Шеннон, 1978, с. 83]. Попытки учесть в имитационной модели все по возможности компоненты и переменные очень скоро сделают эту модель неработоспособной из-за «проклятия многомерности». Определить уровень абстрагирования для модели и отобрать лишь необходимые для достижения поставленной цели переменные – в большей степени искусство, чем наука, как и весь процесс имитационного моделирования. Не даром моногра-

фия Р. Шеннона [1978] называется "Имитационное моделирование – искусство и наука"...

Качественное исследование системы поставляет информацию для имитационной модели, постоянно корректирует и модифицирует формулировки основных целей. При этом объем информации качественного анализа системы часто оказывается избыточным (больше того, который правильно и систематически используется – это связано с несовершенством существующих представлений о структуре и динамике экосистем). Проникновение в «суть системы» при построении ее имитационной модели наводит исследователя на новые важные связи компонентов экосистемы, которые «не бросались в глаза» при начальном исследовании. В дальнейшем, по мере получения результатов моделирования (при условии, что они не совпадают с экспериментальными данными) вновь переходят к качественному анализу системы с тем, чтобы получить новую информацию и «улучшить» модель. С этой точки зрения интересен, так называемый, *объективно-функциональный подход* к моделированию **Б. Уолкера** [Walker, 1978; Ludwig et al., 2002]. Суть подхода состоит в следующем. задается некоторая «объективная» функция

$$F(X_1, X_2) = |f(X_2) - f(X_1)|,$$

где  $X_1$  и  $X_2$  – векторы исходных и предсказанных значений переменных системы; функция  $f$  имеет следующий вид:

$$f(x) = \sum_{i=1}^n W_i x_i,$$

где  $W_i$  – «вес» переменной  $x_i$ ;  $n$  – количество переменных. После несложного преобразования получаем:

$$F(X_1, X_2) = \sum_{i=1}^n |W_i (x_{i2} - x_{i1})|.$$

Вектор  $X_2$  получается при помощи некоторой имитационной модели, которая на первых этапах исследования может быть достаточно «грубой». В дальнейшем происходит постоянное «улучшение» исходной модели (с учетом новых результатов качественных исследований системы) до тех пор, пока «объективная» функция не станет меньше некоторого заранее заданного порога, т.е.  $F(X_1, X_2) \leq \varepsilon$ . С помощью такой эвристической процедуры можно определить момент прекращения «улучшения» модели.

Подчеркну, что хорошее качество прогноза не может служить окончательным критерием качества самой модели – в этом случае необходимо говорить скорее о том, что *гипотеза о принадлежности данной экосистемы тому классу систем, который описан моделью, не отвергается* и лежащие в основе модели предположения не противоречивы. Проверка практикой ими-



**Уолкер Брайан**  
(Brian H. Walker;  
г.р. 1941) –  
южно-  
африканский,  
канадский,  
австралийский  
ботаник, эколог.

тационной модели всегда несколько сомнительна из-за переусложнения самой модели. Действительно, при построении такой модели разработчик сталкивается с необходимостью использования ряда параметров и коэффициентов, определение которых либо вообще невозможно, либо сопряжено со значительными трудностями (например, коэффициент поедаемости данного вида растения данным видом животного)<sup>5</sup>. В этом случае исследователь устанавливает (назначает) величину этого коэффициента из каких-то, только ему ведомых, соображений и иногда меняет его в ходе верификации модели для получения более точного прогноза динамики моделируемой системы. Если допустить, что таких коэффициентов может оказаться достаточно много (большое число «степеней свободы» модели [Goldstein, 1977; Ю. Алимов, 1980]), то путем их варьирования практически всегда можно добиться адекватности описания поведения моделируемой системы («загнать» предсказываемые значения в экспериментальное «прокрустово ложе»). Таким образом, точность прогноза является необходимым, но не достаточным условием хорошего качества модели (подробнее см. главу 6).

Качественный анализ системы обычно завершается построением диаграммы потоков вещества и энергии в ней (см., например, [Forrester, 1971]), которая фактически представляет собой блок-схему будущей модели. Такая диаграмма выполняет *описательную функцию* теории; её наглядность – одна из положительных сторон имитационного моделирования.

На **рис. 3.3** для иллюстрации представлена такого рода диаграмма **Л. Хакансона** и **В.В. Бульона** [Håkansson



**Хакансон Ларс**  
(Lars Håkansson;  
г.р. 1943) –  
Шведский  
лимнолог,  
географ.



**Бульон Виктор  
Валентинович**  
(г.р. 1940) –  
отечественный  
гидробиолог.

<sup>5</sup> Задача действительно сложная, но её пытался решить еще великий **К. Линней**. В эссе "Flora oeconomica" (1748 г.; совместно с Elias Aspelin) и "Pan svecicus" (1749 г.; совместно с Nils L. Hesselgren), Линней впервые (см.: [Работнов, 1940]) на основании 2314 экспериментов-наблюдений (с 10- и, часто, 20-кратной повторностью) дал кормовую оценку многих растений и свел их

в таблицу «поедаемость – не поедаемость» видов сельскохозяйственными животными. Позже была защищена еще одна диссертация-эссе "Esca avium domesticarum" (1774 г.; совместно с Petrus Holmberger), в которой была проанализирована поедаемость растений и насекомых домашней птицей (см.: [Smit, 1979, p. 122; Розенберг, 2007б; 2010в]).



**Линней Карл**  
(Carolus Linnaeus;  
1707-1778) –  
шведский врач,  
натуралист,  
иностранец  
почетный член  
Императорской  
академии наук и  
художеств в  
Санкт-Петербурге.





модельеров) и по возможности независимые друг от друга входные параметры модели –  $D_{mean}$  (средняя глубина, м),  $D_{max}$  (максимальная глубина, м);  $P_t$  (цветность воды, град.);  $TP$  (общий фосфор, мкг/л);  $L_{at}$  (географическая широта; этот параметр выступает в качестве интегрального, суммирующего влияние климатических и эдафических факторов).

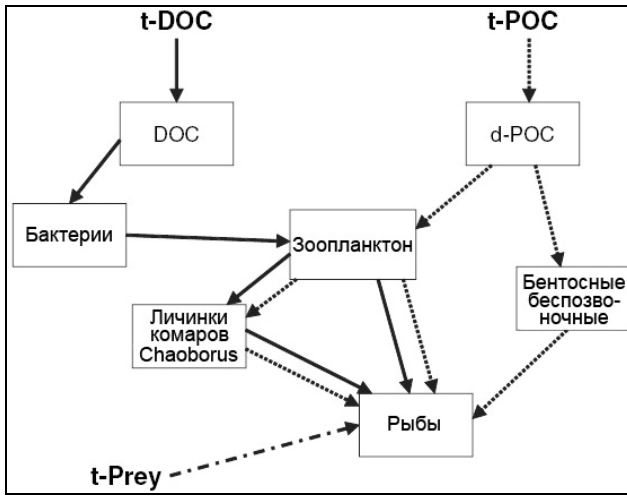


Рис. 3.4. Схема основных путей переноса в водоеме углерода органического вещества, поступившего с суши.

После взгляда на эту диаграмму (рис. 3.3), я понимаю, что несколько «погорячился», утверждая, что «наглядность – одна из положительных сторон имитационного моделирования». Следует уточнить, что наглядность в полной мере проявляется для более простых схем.

На рис. 3.4 представлена значительно более наглядная схема «движения» органического вещества, поступающего в небольшой водоем с суши (некая «субсидия» от суши в виде готового органического вещества [скорее всего, – растворенного или в виде мелких взвешенных частиц]).

Задачей исследователей [J. Cole et al., 2006] было выяснить, в каком же виде попадает в небольшие озера (площадью около 1 га) органическое вещество с суши. Для этого пришлось создать специальную модель, учитывающую вещество, образованное фитопланктоном (оно было помечено изотопом углерода  $^{13}C$ ), и то, что было привнесено с суши. Последнее было в трех разных формах:

- t-DOC – растворенное органическое вещество [dissolved organic carbon],
- t-POC – взвешенное органическое вещество [particulate organic carbon],
- t-Prey – вещество жертв, представленное наземными животными [насекомыми, земноводными, мелкими млекопитающими], попавшими, порой случайно, в водоем и ставшими жертвами рыб.



На рисунке показаны только некоторые блоки модели: бактерии, зоопланктон, личинки комаров *Chaoborus* (хищники, нападающие на планктонных животных), бентосные беспозвоночные, рыбы. «Сплошные» стрелки показывают пути органического углерода, поступившего с растворенным органическим веществом и усвоенного сначала бактериями. Стрелки «из точек» – пути вещества, поступившего в виде взвеси и потребленного сначала зоопланктоном. Стрелки «из точек и тире» – путь от наземных мелких животных, попавших в водоем и съеденных рыбами (схема подробно аннотирована на русском языке [Гиляров, 2006]).

Семь блоков (что вполне соответствует представлениям **М. Пейса** [Pace, 2001] о «сжатых» моделях предварительно агрегированных систем), три входа, 11 воздействий – действительно, схема проста и наглядна. Анализ



**Пейс Майкл**  
(Michael L. Pace;  
г.р. 1952) –  
американский  
гидробиолог.

имитационной модели, построенной на основе этой блок-схемы, позволил авторам [J. Cole et al., 2006] сделать вывод о том, что судьба органического вещества, принесенного с суши в водоем, оказывается разной в зависимости от формы, в которой оно находится. Растворенное вещество (t-DOC) используется бактериями и восполняет 60-76% их потребностей, а вот планктонным животным, потребляющим бактерии, доста-

ется от этого совсем немного (1-2% от их рациона). А вот взвешенное органическое вещество (t-POC) активно используется зоопланктоном и покрывает от 37 до 73% его пищевых потребностей. Все это свидетельствует о том, что «подкормка» со стороны суши абсолютно необходима для поддержания экосистем небольших озер.

**Синтез модели.** Следующим этапом имитационного моделирования является формулирование законов и правдоподобных гипотез об интенсивностях потоков веществ и энергии между элементами системы, т. е. формализация феноменологических свойств системы, ее элементов, блоков и взаимосвязей. На этом этапе моделирования возможно использование различного математического аппарата.

В современном естествознании уже выработался особый язык для описания динамических систем и балансовых соотношений [Ляпунов, 1968]. Центральным является понятие «фазовых координат системы» (Д. Форрестер [1971, 1978] называет их «уровнями»). Если известны внешние воздействия, то фазовые координаты в настоящий момент времени позволяют опре-



**Форрестер  
Джей**  
(Jay Wright  
Forrester;  
г.р. 1918) –  
американский  
математик,  
системолог.

делить из значения в последующие моменты времени. Изменение фазовых координат (уровней) Форрестер называет «темпом». Задание зависимостей темпов от уровней (т. е. построение некоторой системы причинно-следственных связей) и составляет суть метода системной динамики (язык DINAMO [Forrester, 1975, 1991, 1999]).

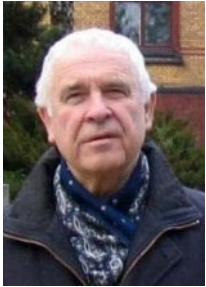
На этапе синтеза модели большое значение приобретает (после установления тех компонент и переменных, которые включаются в модель) определение функциональной зависимости между переменными и значений используемых параметров. Формулирование правдоподобных гипотез о связи между переменными является наиболее субъективным моментом имитационного моделирования – именно на этом этапе происходит «навязывание» представлений исследователя о характере зависимости переменных системы (установление «спекулятивных» связей [Bremermann, 1971]). Чтобы избежать связанных с этим ошибок, необходимо стремиться тщательно обосновывать принимаемые допущения и гипотезы путем использования разного рода экспертных оценок, статистической обработки экспериментальной информации и т. д.).

Идентификация параметров модели часто может оказаться самой трудной задачей моделирования и свести на нет все усилия по её построению – затраты на определение коэффициентов модели могут оказаться выше «выгод» от её использования. Кроме того, как уже подчеркивалось, определение ряда коэффициентов вообще может быть связано с принципиальными трудностями – отсутствием или непригодностью исходной эмпирической информации.

Идентификация параметров модели часто может оказаться самой трудной задачей моделирования и свести на нет все усилия по её построению – затраты на определение коэффициентов модели могут оказаться выше «выгод» от её использования. Кроме того, как уже подчеркивалось, определение ряда коэффициентов вообще может быть связано с принципиальными трудностями – отсутствием или непригодностью исходной эмпирической информации.

Экосистемы, чаще всего, представляют собой пример систем, в которых наблюдается превалирование стохастической составляющей над детерминированной (особенно, при рассмотрении процессов на больших интервалах времени). Это, прежде всего, связано с тем, что свойства абиотических компонент экосистемы, оказывающие сильное (часть, стохастическое) влияние на отдельные популяции и взаимодействия между ними, предполагаемые постоянными в рамках такого рода теоретических построений, на самом деле таковыми не являются. Казалось бы, наиболее удобным приемом построения моделей таких систем является применение вероятностных методов модели-

рования. Однако анализ различных моделей экосистем демонстрирует преимущество детерминистских подходов к построению моделей. Возникает естественный вопрос: насколько адекватно подобное описание стохастических по своей природе экосистем, и каковы необходимые условия для построения детерминистских моделей (т. е. в каких случаях можно пренебречь влиянием случайных факторов)?



**Сви́режев  
Юрий  
Михайлович**  
(1938-2007),  
отечественные математики, экологи.



**Логофет  
Дмитрий  
Олегович**  
(г.р. 1947) –

**Ю.М. Сви́режев** и **Д.О. Логофет** [1978] приводят не очень строгие, но правдоподобные рассуждения, связывающие вопрос о применимости стохастических или детерминистских моделей с численностями входящих в состав сообщества популяций (чем больше численность популяции, тем более удовлетворительно будет описываться её поведение моделями «средних значений»).

С этой точки зрения интересен результат **Р. Мэя** [May, 1973, 1975]. Анализировалось  $n$  видовое сообщество с численностями популяций  $N_1, N_2, \dots, N_i$ . Детерминистская модель такого сообщества может быть задана системой дифференциальных уравнений

$$\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_1, N_2, \dots, N_i) \quad \text{для } i = \overline{1, n} .$$

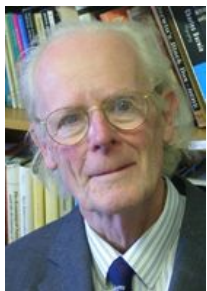
Поведение такой системы зависит от матрицы  $A = \|a_{ij}\|$ , где элементы  $a_{ij}$  ( $i, j = \overline{1, n}$ ) описывают взаимодействие между видами. Если все собствен-



**Мэй Роберт**  
(Sir Robert  
McCredie,  
Lord May  
of Oxford;  
г.р. 1936) –  
британский  
математик,  
биофизик,  
эколог.

ные значения матрицы  $A$  имеют отрицательные действительные части, то система устойчива. В стохастическом варианте модели предполагается, что коэффициенты  $a_{ij}$  подвержены случайным флуктуациям. Меем было показано, что если оценка дисперсии этих флуктуаций много меньше средней величины матричных элементов  $a_{ij}$  (т. е. флуктуации не очень велики),

то условия устойчивости для стохастической модели совпадают с условиями устойчивости для детерминистской модели.



**Мэйнард  
Смит Джон**  
(John  
Maynard Smith;  
1920-2004) –  
британский  
генетик,  
эволюционист.

Д. Мэйнард Смит <sup>6</sup> [Maynard Smith, 1974; Смит, 1976, с. 26], считая этот результат очень важным аргументом в пользу применения детерминистских моделей, подчеркивает, что «преимущество использование детерминистских, а не стохастических моделей оправдано лишь тем, что в математическом отношении они удобнее».

Интересно и такое различие систем по степени их детерминированности [Ивахненко, 1969, 1971]<sup>7</sup>. Он называет строго *детерминированной* системой такую, у которой однозначно определены все причинно-следственные связи; *стохастической* – систему, причинно-следственные связи которой устанавливаются с вероятностью больше 0,5 и, наконец, *индетерминированной* – систему, у которой эти связи устанавливаются с вероятностью меньше 0,5 или вообще не могут быть установлены. В соответствии с этими тремя типами систем используются различные методы математического моделирования – детерминистское, стохастическое и самоорганизующееся.

Так как экосистемы следует отнести к стохастическим, а иногда и к индетерминированным системам, – это необходимо учитывать при построении их имитационных моделей (особенно, имитационных моделей детерминистского типа). Строго детерминированная модель после ее «решения» будет давать только одну траекторию поведения системы («точечная» оценка). Изменение каких-либо параметров модели (управление или эксперимент с моделью) приводит фактически к анализу уже другой системы. На такой модели практически невозможно проведение экспериментов в одинаковых условиях с целью набора статистики о поведении системы (одинаковые условия – неизменность параметров модели – будут всегда приводить к одной и той

<sup>6</sup> «...я с огорчением заметил, что оно (*сообщение*. – Г.Р.) закрепляет историческую безалаберность редакторов советского "Мира", которые "перекрестили" знаменитого Дж. Мэйнарда Смита – см. [http://en.wikipedia.org/wiki/John\\_Maynard\\_Smith](http://en.wikipedia.org/wiki/John_Maynard_Smith) – в безвестного Дж. М. Смита: Смит Дж. Модели в экологии. М.: Мир, 1976. Поэтому я рекомендую всем ссылаться только на английский оригинал как Maynard Smith, J. 1974. Models in Ecology. Cambridge University Press. 146 p. (на букву М в алфавитном порядке) и только в библиоописании упоминать русский перевод в качестве доп[олнительной]. инфо[рмации]. Надеюсь, Вы найдете силы исправить эту несправедливость в Ваших дальнейших публикациях» (из письма Д.О. Логофета одному из сотрудников Нижегородского университета [11 сентября 2010 в 17:42]).

<sup>7</sup> Эту классификацию следовало бы привести несколькими страницами ранее в разделе 2 этой же главы; но и здесь она выглядит вполне уместной.

же траектории поведения). Однако, как отмечается в ряде руководств по имитационному моделированию [Клейнен, 1978; Р. Шеннон, 1978; Кельтон, Лоу, 2004], имитационные модели создаются именно для экспериментирования, т. е. они позволяют заменить эксперимент над самой системой (экосистемой) экспериментом над её моделью. В этом случае поведение модели должно быть по возможности адекватно поведению самой системы и, следовательно, при экспериментах с моделью мы должны получать «интервальные» оценки моделируемых характеристик. Этого можно достичь, если в детерминистскую имитационную модель будет введен стохастический блок, имитирующий влияние неучтенных факторов на поведение экосистемы.



**Беляев Валерий Иванович**  
(1928-2001) –  
отечественный,  
украинский,  
математик,  
океанолог, эколог.

Подобная процедура рандомизации детерминистской модели была предложена и осуществлена рядом исследователей. Так, **В.И. Беляев** [1978, 1987; Беляев и др., 1979; Беляев, Худошина, 1989; Беляев, Кондуфорова, 1990] использовал при моделировании *метод случайных траекторий*, суть которого состоит в следующем.

В рассмотрение вводится условная вероятность  $P_i^{(n)}(\bar{q}/q^*)$  – вероятность того, что  $\bar{q}$  является истинным значением переменной  $Q_i$ , в то время как по результатам моделирования на  $n$ -м шаге эта переменная приняла значение  $q^*$ . С использованием этой вероятности на каждом шаге моделирования происходит «подстройка» получаемых с помощью имитационной модели значений переменной  $Q_i$ . Модель экосистемы «прогоняется» несколько раз, и получаемые в результате моделирования случайные траектории в дальнейшем обрабатываются статистически (определяется средняя траектория и дисперсия в каждой точке; последняя величина служит критерием качества модели).

Еще одним способом рандомизации имитационной модели является введение в неё стохастического блока, имитирующего поведение некоторых переменных, детерминистское описание которых по тем или иным причинам получить нельзя (например, блок погодных условий). Например, в имитационной модели агрофитоценоза [Вол и др., 1977] на каждом временном шаге в соответствии с некоторым законом распределения происходит выбор одной из трех погодных ситуаций (безоблачное небо, слабая и сильная облачность).

Каждой из ситуаций соответствует различная относительная влажность воздуха, интенсивность осадков и степень солнечной радиации. Таким образом, на каждом временном шаге случайным образом выбирают одну из трех детерминировано задаваемых ситуаций. Аналогично вводится «случайный

блок», например, и в модель для оптимизации управления эксплуатируемой популяцией при минимизации риска её вымирания [Тютюнов и др., 1996].

Правда, не у всех исследователей искусственное введение в чисто детерминированную модель случайных компонент вызывает одобрение. Так, например, это считается «научным суеверием», от которого «рукой подать до ритуальных плясок перед пультом ЦВМ, дабы одолеть мыслящего лукавого» [Ю. Алимов, 1978, с. 82]. Это довольно сильное высказывание, как мне представляется, опять же следует отнести на счет «совмещения» предсказательных и объяснительных функций теории в рамках одной модели сложной системы (в данном случае – имитационной): подобная рандомизация ограничивает возможности объяснения, но позволяет накапливать статистику для предсказания моделируемого процесса.

Еще одним необходимым условием эффективности разработки имитационной модели является наличие специализированного алгоритмического языка, позволяющего легко переводить гипотезы и законы, выдвигаемые исследователем, на язык машинных программ. Наличие таких языков делает метод имитационного моделирования чрезвычайно доступным для специалистов-экологов, чья математическая подготовка недостаточно высока (обучение написанию программ на таком языке, зачастую, занимает очень немного времени). При этом, специализированные языки имеют свои «плюсы» и «минусы» [Р. Шеннон, 1978; Джефферс, 1981]. К первым относятся низкая трудоемкость написания программы («человеку, не знакомому с программированием на ЭВМ, достаточно нескольких дней, чтобы научиться писать довольно сложные программы на языке DINAMO» [Моисеев, 1978, с. 153]), более эффективные методы выявления ошибок, возможность заранее создать (или воспользоваться готовой) библиотеку стандартных программ, использовать всевозможные базы данных, удобство накопления и представления исходной информации и результатов моделирования. Ко вторым – большая «жесткость» языка, проявляемая в необходимости твердо придерживаться его ограничений, большие затраты машинного времени на моделирование (иными словами, невысокая экономичность специализированного языка), широта «спектра» специализированных языков, которые чаще всего разрабатываются для решения некоторых весьма узких классов конкретных задач (возникает «проблема выбора»).

Прежде всего, назову язык DINAMO [Forrester, 1961, 1975; Pugh, 1970; Корявов, Сушков, 1973; Richardson, Pugh, 1981] – первый специализированный язык для построения имитационных моделей сложных систем (в том числе и экологических). Именно на этом языке были написаны глобальные модели мировой динамики World-1 и World-2 Д. Форрестера [Forrester,

1971], и ставшая бестселлером модель World-3, и написанная на её основе работа **Донеллы** и **Дениса Медоуз** с соавторами "Пределы роста" [Meadows et al., 1972]. Фактически, этот язык описывает процесс численного интегрирования системы дифференциальных уравнений, основой которых являются пять видов переменных – *уровни* (факторы системы, которые численно описывают состояние основных процессов в моделируемой системе; например, численность некоторой популяции животных и количество пищи для них), *темпы* (скорости изменения уровней; например, естественный прирост популяции за единицу времени), *вспомогательные переменные* (параметры системы, динамика изменения которых не является целью моделирования; например, численность хищников для моделируемого вида, которая «управляется» вне модели), *дополнительные факторы* (определяются по уровням, темпам и вспомогательным факторам; например, среднее число особей интересующей нас популяции, приходящееся на одного хищника) и *время* (дискретная величина, шаг которой определяется разработчиком модели. Последний вариант модели World-3-03 написан на языке STELLA [Chalupsky, MacGregor, 1999], который развивает DINAMO и предоставляет более широкие возможности анализа модели [Медоуз и др., 2008, с. 305].

Специализированным языком, разработанным для построения имитационной модели растительной экосистемы ELM (**E**cosystem **L**evel **M**odel) в середине 70-х гг. прошлого века (отдельные блоки этой модели будут обсуждаться далее), был язык SIMCOMP 3.0 [Gustafson, Innis, 1973; Gustafson, 1978]. Известны языки ECOL [Dorta, Rabino- vich, 1974], БИОЛ [Маркова, Шапиро, 1974], ЛОДИС [Казанский и др., 1974], CSSL (Continuous System Simulation Language [Wit, Goudriaan, 1974]), МГП (Моделирование Гидробиологических Процессов [Меншуткин, 1975]), CSMP (Continuous System Modelling Program [Keulen et al., 1976; Cunningham, Reynolds, 1978]), ДИСТАЛ [А. Ленин, Логвин, 1977], СИМОНА [Полуэктов и др., 1979; Заславский, Полуэктов, 1988], GPSS (General Purpose Systems Simulation; первоначально Gordon's Programmable Simulation System [Gordon, 1961, 1978]; создан для имитационного моделирования с дискретным временем и блочной структурой модели; был популярен в 60-70-х гг.; сегодня используется редко, т. к. менее гибок, чем такие языки как SIMULA или SIMSCRIPT II.5.), STELLA ([Hannon, Ruth, 1997; Меншуткин, 2010, с. 23-25]) и др. В работе [Войнов, Жарова, 1991, с. 869] приводится сегодня несколько устарев-



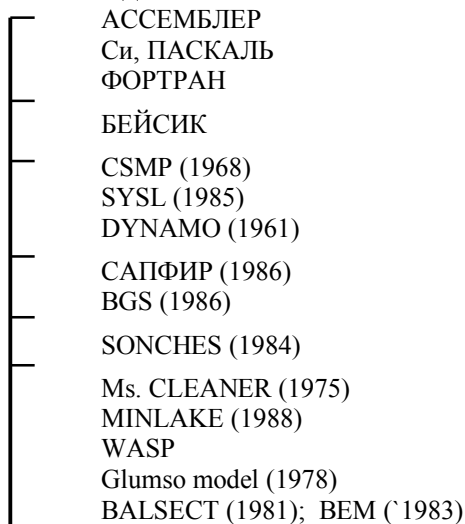
**Медоуз Донелла**  
(Dunellen [Dana] H.  
Meadows; 1941-2001),  
**Медоуз Денис**  
(Dennis L. Meadows;  
г.р. 1942) –  
американские  
математики,  
системологи.

шая, но все еще интересная схема иерархии различных языков программирования и средств автоматизации моделирования, используемых в экологии.

Для работы с базами данных (ввод, редактирование, хранение, поиск и обработка информации) широко используются специальные программные комплексы – системы управления базами данных (СУБД), такие как dBase III Plus (Ashton–Tate), FoxPro 2.0 (Fox Software), Access 2.0 (в составе распространенного пакета Office Microsoft) MS Visual Paradox, Clarion, MS SQL Server, Oracle, SyBase и т. д. Для дополнительной обработки данных информация импортируется из баз данных в специализированные пакеты – электронные таблицы SuperCalc (Computer Associates), Quttro Pro (Borland International Corp.), Excel (Microsoft), геоинформационные системы – ArcInfo, MapInfo, Ингео, Manifold System, ObjectLand, GeoGraph, Карта-2000 и мн. др. (см., например, [Шайтура, 1998]), интегрированные статистические пакеты STADIA (НПО "Информатика и компьютеры"), Statistica, Statgraphics, SPSS, SAS, Minitab, Systat, САНИ, Мезозавр и т. д. ([Сильвестров, 1988; Айвазян, Степанов, 1997, URL] и др.), графический пакет SURFER (Golden Software).

Весьма интересная схема 20-летней давности (см. **рис. 3.5**) приведена в работе [Войнов, Жарова, 1991, с. 869]: здесь существующие системы автоматизации моделирования ординированы вдоль некоторой оси, на одном конце которой находятся машинные коды, а на другом – узкие проблемно-ориентированные языки или реализации конкретных моделей.

### Машинные коды



### Концептуальная модель

**Рис. 3.5.** Ординация языков программирования и средств автоматизации моделирования, используемых в экологии.



«Любая попытка упростить взаимодействие между человеком и машиной приводит к некоторой потере общности. Сужение класса доступных для описания задач является своего рода платой за простоту и наглядность описания, необходимую для автоматизации процесса моделирования. Поэтому найти оптимальное равновесие между простой формулировок и общностью языка – задача весьма непростая» [Войнов, Жарова, 1991, с. 869]. Большинство перечисленных продуктов имеют внутренние языки программирования и инструментальные средства визуализации информации, импорта/экспорта данных, поэтому технология создания имитационных моделей сводится к выбору наиболее подходящих программных продуктов, их приобретению и последующей адаптации с целью создания действительно интегрированной системы.

**Верификация модели.** Проверка истинности (англ. *model verification*), работоспособности модели представляет собой процесс, в ходе которого достигается некоторый достаточно высокий уровень практической уверенности исследователя, что результаты, полученные при экспериментировании с имитационной моделью, правильны. Этот этап моделирования очень важен – имитационные модели создают впечатление реальности (учтены «почти все» взаимосвязи «почти всех» компонентов системы) и недостаточно тщательная проверка моделей может привести к разного рода нежелательным последствиям на этапе экспериментирования с моделью.

Р. Шеннон [1978] различает проверку трех типов: собственно *верификация модели* (проверка того, что модель ведет себя так, как было задумано; это первый этап действительной подготовки к имитационному эксперименту; подбираются некоторые исходные данные, для которых могут быть предсказаны результаты просчета и если окажется, что модель «выдает» данные, противоречащие тем, которые ожидалось при формировании модели, значит, модель неверна, т. е. она не соответствует заложенным в нее ожиданиям), *оценка адекватности* или *валидация модели* (англ. *model validation*; проверка соответствия данных, получаемых в процессе имитации, реальному ходу явлений, для описания которых создана модель; производится тогда, когда экспериментатор убедился на предшествующей стадии [верификации] в правильности структуры [логики] модели; состоит в том, что выходные данные после расчета на компьютере сопоставляются с имеющимися статистическими сведениями о моделируемой системе) и *проблемный анализ* (формулирование статистически значимых выводов на основе данных, полученных путем моделирования). Все эти три типа верификации в широком смысле тесно переплетаются с последними этапами имитационного моделирования – исследованием модели и экспериментированием с ней.

Подчеркну, что верификация модели имеет смысл лишь для моделей существующих систем, а не планируемых, так как она во многом опирается на результаты сопоставления динамики реальной системы и ее модели. Очень важно помнить, что верификация осуществляется *по модели, а не по реальной системе* (путем сопоставления), поэтому ценность полученного результата напрямую зависит от корректности имитационной модели [Аграновский и др., 2003]. На этом этапе вполне возможна постановка такого вопроса: не будет ли модель давать абсурдные результаты (например, отрицательную численность популяции), если ее параметры будут принимать предельные значения? Здесь к имитационной модели, как и к вычислительной математике в целом со всей ее современной техникой, полностью применимы слова, сказанные **Т. Гексли** по поводу математики вообще (их часто приводил академик **А.Н. Крылов**): «Математика подобна мельнице: если в нее насыпать зерно, то получится мука, а если насыпать труху, то только труха и получится».



**Гексли Томас**  
(Thomas Henry Huxley;  
1825-1895) –  
британский  
зоолог,  
эволюционист.

**Крылов Алексей  
Николаевич**  
(1863-1945) –  
отечественный  
математик,  
механик; академик  
Императорской  
Санкт-Петербургской,  
Российской и  
АН СССР.



Аналогичная фраза есть и в литературе по собственно имитационным моделям, известная как *принцип GIGO (Garbage In, Garbage Out* – если мусор на входе, то мусор и на выходе). Но вернусь к заданному выше вопросу. Если «прогон» модели при таких экстремальных значениях параметров дает неинтерпретируемый и нереальный результат, то необходимо строго проверить правомочность исходных предположений и допущений и модифицировать (создать новую) модель.

Два других типа проверки обычно осуществляются статистическими методами и поэтому связаны с трудностями, присущими этим методам, – использованием малых выборок из-за высокой стоимости получения данных, гетерогенностью этих данных и зачастую низкой достоверностью экспериментально полученной информации (см.: [Алексеев и др., 1992]).

**Исследование модели.** «Техника» моделирования накладывает свой отпечаток на способы исследования моделей.

*Анализ устойчивости* (англ. *stability analysis*) имитационных моделей может быть проведен только по результатам численного моделирования.

*Анализ неопределенности* (англ. *uncertainty analysis*), фактически, оценивает степень нашей неуверенности в результатах моделирования (необходимо учитывать ошибки измерения параметров, адекватность представления механизмов их взаимодействия в модели и пр.).

*Анализ чувствительности* (англ. *sensitivity analysis*) вносит некоторую ясность в вопрос о полезности тех или иных переменных. Он позволяет выделить ключевые переменные, без которых анализ невозможен, и идентифицировать те, которые можно без ущерба исключить из рассмотрения. Иными словами, анализ чувствительности позволяет определить некоторые критические точки [Tomovic, 1963; Молчанов, 1975; Недоступ, 1982; Алексеев и др., 1992], небольшое воздействие на которые может вызвать очень сильную реакцию модели в целом. Тем не менее, существует ряд важных моментов, которые нужно принимать во внимание при использовании этой процедуры.

В общем случае входные переменные не являются независимыми. Анализ чувствительности располагает их в том порядке, который соответствует степени ухудшения качества модели при исключении из нее соответствующей переменной. При этом каждой переменной присваивается определенный рейтинг. Однако при наличии зависимостей между входными переменными исследователь не может быть уверен в том, что такой одиночный рейтинг правильно отражает реальную ситуацию [Saltelli et al., 2004].

Некоторые взаимозависимые переменные могут быть полезны только тогда, когда они представлены в совокупности. Если такой набор включить в модель целиком, то для всех этих переменных будут получены высокие показатели чувствительности, что, тем не менее, не позволит выявить зависимости. Гораздо хуже, если в модель включена только часть набора зависимых переменных; при этом показатели чувствительности будут близки к нулю, как будто эти переменные не содержат никакой важной информации.

Итак, анализ чувствительности не позволяет надежно определить «полезность» переменных в абсолютной шкале, и все выводы об их важности нужно делать с осторожностью. И, тем не менее, эта процедура оказывается чрезвычайно полезной на практике.

**А. Фассо** [Fassò, 2006] подчеркивает, что анализ чувствительности позволяет выделить ключевые переменные, которые всегда важны и имеют высокий показатель чувствительности, определить переменные с низкой чувствительностью и получить информацию о «сомнительных» переменных, которые меняют свой рейтинг и, возможно, содержат избыточную информацию.



**Фассо  
Алессандро**  
(Alessandro  
Fassò;  
г.р. 1961) –  
итальянский  
математик,  
статистик.

Анализ чувствительности модели в значительной мере влияет на степень доверия к ней и помогает косвенно оценить важность тех или иных её переменных (в этом его связь с анализом неопределенности). Действительно, если некоторая переменная оказывается мало чувствительной к изменениям параметров модели, то можно считать, что исследователь находится в «более удобных» для реализации модели условиях [Р. Шеннон, 1978], т. е. на экспериментальное определение этих параметров по модели может быть затрачено значительно меньше усилий; большую часть средств и времени в этом случае следует направить на получение более точных оценок более чувствительных параметров [Schreiberg et al., 1978; Steinhorst et al., 1978; Недоступ, 1982; Fassò et al., 2002; Saltelli et al., 2004; Fassò, 2006].

Другой тип чувствительности – это *чувствительность общих характеристик* модели (таких как устойчивость, равновесное значение и т. д. [Одум, 1975]) к изменению её параметров. Такой анализ полезен тем, что определяет более точно те области, где необходимы тщательные лабораторные или натурные эксперименты.

В целом, анализ чувствительности особенно полезен в условиях недостатка информации о поведении системы, при необходимости выбирать стратегию её исследования.

**Экспериментирование с моделью.** Как я уже отмечал выше (см. главу 1, раздел 7), математическое моделирование следует рассматривать как расширение традиционных понятий «лабораторный эксперимент» и «натурный эксперимент». Особенно это важно при исследовании природных экосистем, так как вмешательство в их структуру или поведение, которое подразумевает традиционный эксперимент, зачастую может привести либо к гибели такой экосистемы, либо даст неверное представление о её целостных характеристиках, либо вообще будет неосуществимо (например, экспериментальная (!) проверка устойчивости экосистемы оз. Байкал к нефтяному загрязнению...).

После того, как завершены этапы построения и проверки работоспособности модели и вынесено решение о её достаточно высоком качестве (иными словами, считается, что модель адекватно отражает некоторые интересующие исследователя характеристики реальной системы), то может быть осуществлен «прогон» модели с целью получения желаемой информации. В отличие от лабораторных экспериментов, где создаются «тепличные» условия для анализируемой системы (например, исследование конкуренции растений в фитотроне при постоянном освещении, температуре и влажности), экспериментирование с моделью на ЭВМ позволяет исследовать самые неблагоприятные ситуации в ускоренном режиме времени. Так как эксперимен-

тирование с моделью на ЭВМ сходно любому обычному естественнонаучному эксперименту, то необходимо учитывать целый комплекс принципов планирования экспериментов [Налимов, 1971; Клейнен, 1978; Р. Шеннон, 1978; Заславский, Полуэктов, 1988, с. 206-235; Проблемы экологического.., 2008]. При этом возникает целый ряд трудностей – от определения количества экспериментальных проверок и сочетания параметров, оптимизирующих некоторую выходную характеристику модели, до определения начальных условий и их влияния на достижение желаемого результата и необходимости оценки точности и степени надежности этих экспериментов. Чем более сложна имитационная модель, и чем дороже результат моделирования, тем более важна задача планирования экспериментов.

Отмечу и такую особенность экспериментирования с имитационными моделями. В последнее время идут достаточно ожесточенные дискуссии о, так называемых, «мнимых повторностях» (англ. *pseudoreplication*; [Hurlbert, 1984; Oksanen, 2001; Козлов, 2003; Татарников, 2005; Козлов, Хёлберт, 2006; Проблемы экологического.., 2008]; см. подробнее главу 2). Экспериментирование с имитационными моделями, в принципе, также сталкивается с подобной проблемой: насколько полученные исследователем результаты можно распространить на иные объекты, находящиеся в иных условиях среды (соотношение интенсивных и экстенсивных исследований).

Следует помнить, что модели могут принимать самые разные формы (графические [любой график, диаграмма, схема], математические, физические модели; существуют речевые модели [популяция, лес, растительность – всего лишь символы, речевые представления достаточно сложных понятий], мысленные модели [абстракции, которые можно построить в уме]). Формальные модели (в том числе и имитационные) «дают чрезвычайно богатую основу для усовершенствования мысленных моделей» [Медоуз и др., 2008, с. 156]. Именно в этом и состоит особенность экспериментирования с моделями – «мнимых повторностей» в этом случае нет, так как всегда существует возможность воспроизвести опыт с моделью (либо точно в случае детерминированной модели, либо статистически «в среднем» для стохастической).

Далее я рассмотрю некоторые из имитационных моделей, что позволит продемонстрировать все этапы их построения и анализа. Как уже отмечалось, имитационных моделей экосистем – великое множество, и их выбор для иллюстрации – естественно, дело субъективное (хотя я старался отдать предпочтение отечественным разработкам и показать особенности моделирования как наземных, так и водных экосистем).

### 3. Примеры некоторых имитационных и квазиимитационных моделей экосистем

Прежде чем перейти к рассмотрению некоторых конкретных имитационных моделей экосистем, сделаю пару замечаний. Описанию каждой имитационной модели реальной экосистемы, чаще всего, посвящается либо сборник работ (например, [Grassland Simulation., 1978; Plant Contamination., 1995]), либо целая монография (например, [Гильманов, 1978а; Меншуткин, 1993; Умнов, 1997; Håkanson, Boulion, 2002а; Мамихин, 2003]). Поэтому в рамках данного раздела практически невозможно дать полное описание той или иной имитационной модели. Естественно, невозможно охватить и все разнообразие имитационных моделей реальных экосистем – в обзоре моделей экосистем водоемов и водотоков [Айзатуллин, Шамардина, 1980] фигурирует 146 моделей (из них имитационных – не менее 120), а в моей обзорной работе по применению имитационного моделирования только в фитоценологии, опубликованной более 25 лет тому назад [Розенберг, 1981б], было представлено более 30 моделей. Некоторые из этих моделей уже рассматривались ранее [Розенберг, 1984] или служили предметом разбора в специальных рецензиях (например, [Розенберг, 1978, 1980б]), что облегчает мне их комментариев; другие модели – обсуждаются концептуально и призваны, в основном, продемонстрировать разнообразие подходов как к описанию механизмов взаимодействия элементов экосистемы, так и используемых методов и получаемых результатов.

**Имитационная модель VS (Ваганова – Шашкина)** создана для описания процессов формирования прироста (годовых колец) древесины с учетом физиологических и биофизических зависимостей скорости роста от параметров среды (температуры, влажности, освещенности и пр. [Ваганов и др., 1990, 1992; Шашкин, Ваганов, 1993; Ваганов, 1996]).



**Ваганов Евгений Александрович**  
(г.р. 1948) – отечественный дендролог, эколог, биофизик; академик РАН.

**Шашкин Александр Владимирович**  
(г.р. 1959) – отечественный биофизик, дендроклиматолог.



Первоначально, модель была ориентирована на описание сезонного роста годичных колец. Интенсивность продукции новых клеток ксилемы характеризовалась величиной скорости роста

$$V_t = \min\{V_t(T^o), V_t(W)\} \cdot V_t(F),$$

где  $T^o$  – температура,  $W$  – содержание влаги в почве,  $F$  – длительность дня, т. е. предполагается, что скорость роста равна минимальному частному значению  $V_t$  от температуры или влаги в почве (иными словами, скорость роста ограничена тем фактором, который находится в минимуме). Основная проблема – задание вида функции  $V_t(\dots)$ . Так, динамика влажности почвы в 50-см слое (в мм) рассчитывается для всего года (включая зимний период) по формуле

$$W_t = W_{t-1} + k_1 P_t - k_2 \cdot TRT \cdot TRW,$$

где  $W_t$  и  $W_{t-1}$  – содержание влаги в почве на текущие и предшествующие сутки, соответственно;  $P_t$  – дневные осадки;  $TRT$  – потери влаги от транспирации, зависящие от температуры, и  $TRW$  – аналогичные потери влаги в почве;  $k_1 < 1$  – коэффициент, определяющий долю включения суточных осадков в общее содержание влаги с почве,  $k_2$  – коэффициент сопротивления воздушному и почвенному дефициту влаги. В соответствии с нелинейным ростом дефицита влаги в воздухе от температуры, вид  $TRT$  задается экспонентой от  $T^o$ , а  $TRW$  с ростом  $W$  до  $W_{opt}$  растет линейно до 1 и при  $W > W_{opt}$  остается равным 1.

После задания коэффициентов модели, проводился сезонный расчет  $V_t$ , определяются границы вегетационного сезона и по площади под кривой влажности почвы  $V_t$  в этих границах оценивался рост ширины годичного кольца [Ваганов и др., 1990; Шашкин, Ваганов, 1993], а по ширине годичного кольца – трахеидограмма (изменение размеров клеток). Из всех параметров данного сезона лишь одна характеристика – содержание влаги в почве – «передавалась» для моделирования сезона следующего года.

Апробация имитационной модели для прогноза разногодичных климатически обусловленных колебаний прироста (рост сосны в степной зоне Хакасии с 1943 по 1983 гг.) дала положительный результат в 72% случаев (не будем забывать, что авторы построили «чисто климатическую» модель и дополнительный учет других экологических факторов может существенно повысить точность прогнозирования).

**Модель ABISKO**<sup>8</sup>. Модель тундрового биома начала разрабатываться с 1972 г. группой канадских и шведских исследователей [Bunnell, 1973b; Bunnell, Dowding, 1974; Bunnell, Scoullar, 1975, 1981]. Основное внимание было уделено имитации движения углерода в тундровой экосистеме. Одна из

<sup>8</sup> **Abisko** – деревня, национальный парк и Научно-исследовательская станция Королевской шведской академии наук на севере Швеции.

модификаций модели, названная ABISKO II, содержит 14 блоков, между которыми и происходит движение потока углерода:

- наземные живые органы растений (зеленые и не зеленые ткани для кустарников),
- зеленая подстилка (верхняя часть «свежей» подстилки, возникающая в результате воздействия насекомых и травоядных животных),
- мертвая и «старая» надземная биомасса (возраст более 2-х лет),
- подстилка (исключая зеленую подстилку),
- органическое вещество почвы на глубине до 10 см (менее устойчивые формы, чем рассматриваемый в качестве самостоятельного блока гумус),
- живые корневища и основания стеблей,
- мертвые корневища и корни (на глубине до 10 см),
- гумус почвы,
- двуокись углерода в атмосфере,
- фекалии,
- мертвая и «свежая» надземная фитомасса (растения, погибшие в текущем году),
- почвенный углерод на глубине до 10 см,
- живые корни,
- биомасса травоядных животных.

Процессы, которые имитируются моделью ABISKO II, группируются в пять классов:

- накопление первичной продукции (процессы фотосинтеза поставлены в зависимость от интенсивности освещенности, температуры окружающей среды, биомассы надземных органов),
- воздействие на растительность травоядных животных (фигурируют лемминги, для которых среднесуточная скорость метаболизма предполагается зависящей от их веса и температуры окружающей среды),
- микробное дыхание, выщелачивание и накопление углерода в почве (три последних процесса определяют баланс органического вещества в почве; эти процессы поставлены в зависимость от температуры и увлажнения почвы).

Все зависимости модели (её «аналитическая структура» [Гильманов, 1978a]) заданы эмпирически, причем для идентификации модели реальной тундровой экосистемы (сообщества с *Dupontia fischeri* R. Br. на Аляске) потребовалось определение 110 коэффициентов (иными словами, данную модель можно отнести к имитационным моделям средней сложности). Модель ABISKO построена традиционными методами системной динамики на основе балансовых соотношений «оттока» и «притока» углерода в блоки; она пред-



ставляет собой систему конечно-разностных и алгебраических уравнений и написана на универсальном алгоритмическом языке FORTRAN IV.

Результаты моделирования сезонного изменения содержания углерода в разных блоках выглядят достаточно реалистично (рис. 3.5) и дают удовлетворительный прогноз поведения этих характеристик (средняя относительная ошибка прогноза  $S = 10,3\%$ , индекс Тейла  $T = 0,053$ ), что свидетельствует о непротиворечивости положенных в основу модели гипотез и предположений.

Авторы модели намечают и пути её дальнейшего развития и улучшения – учет в модели влияния микрорельефа и микроклимата, качественного различия входящих в блоки видов и субстратов, влияние на динамику углерода других элементов и пр. Мне неизвестно, были ли реализованы эти пожелания авторов модели, но в целом ряде более поздних работ [King et al., 1989, 1997] модель ABISKO использовалась в качестве блока для моделирования глобального круговорота углерода.

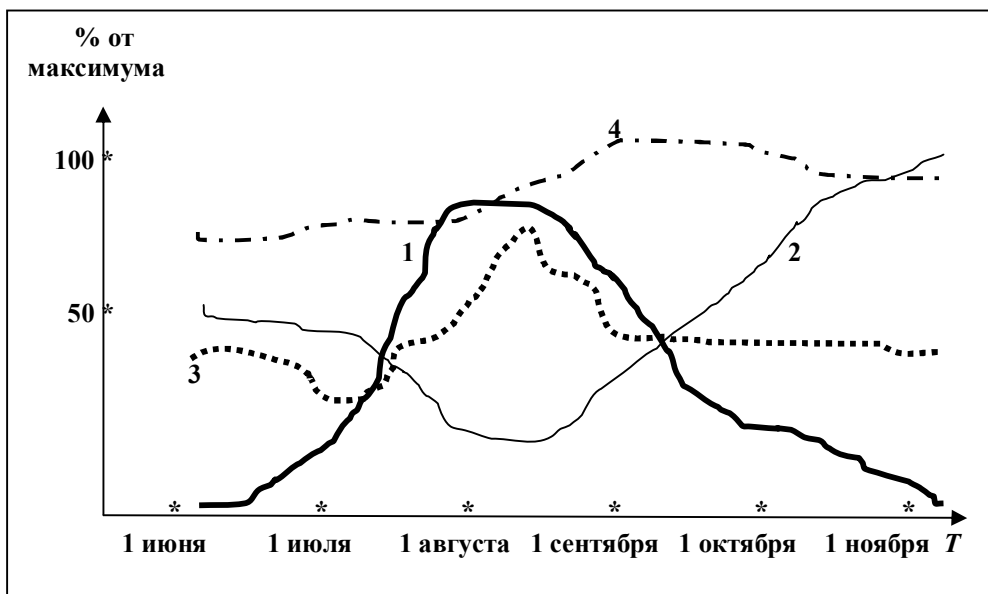


Рис. 3.5. Имитация сезонной динамики некоторых показателей плотности биомассы тундровых экосистем Аляски (по абиотическим данным 1972 г.; [Bunnell, Scoullar, 1975, p. 446])

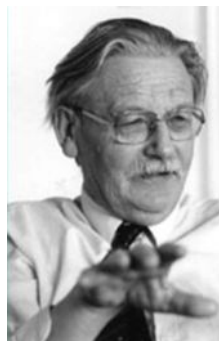
(1 – наземные живые органы растений [средняя плотность –  $100 \text{ г/м}^2$ ],  
2 – мертвая и «старая» надземная биомасса [ $110 \text{ г/м}^2$ ], 3 – живые корневища  
и основания стеблей [ $120 \text{ г/м}^2$ ], 4 – живые корни [ $2000 \text{ г/м}^2$ ]).

**Модель ARID CROP.** В отличие от тундровых экосистем, где основным лимитирующим фактором является температура окружающей среды, для пустынных и полупустынных районов таким лимитирующим фактором является увлажнение. Поэтому при моделировании сезонной динамики фитомассы растительных сообществ полупустынь основное внимание уделяется водному режиму. Модель ARID CROP (одна из «семейства» моделей сезонного роста урожая, разработанных в Нидерландах, – SUCROS [Simple and Universal Crop Simulator], SPRING WHEAT, MACROS, ORYZA1, WOFOST [Keulen, Wolf, 1986]) и представляет пример имитационной модели, в которой основные процессы роста и накопления фитомассы описаны на языке «водного баланса»; научное руководство по составлению этой модели осуществляли **К. де Вит** и **Г. Кьюлен ван** [Wit, Keulen, 1972, 1987; Keulen, 1976; Keulen et al., 1976, 1981; Wit, Penning de Vries, 1983; Keulen, Wolf, 1986]. Модель представляет собой систему конечно-разностных уравнений, записанных на специализированном алгоритмическом языке CSMP.

При построении модели ARID CROP сделано предположение, что рост растений происходит при оптимальных условиях минерального питания. Основными переменными, воздействующими на накопление фитомассы являются переменные блока «Метеофакторы»:

- продолжительность дня,
- общая радиация,
- осадки,
- максимальная температура воздуха,
- минимальная температура воздуха,
- выпадение росы,
- средняя скорость ветра.

Почва характеризовалась своими физическими свойствами, среди которых особенно выделены параметры увлажнения. Как и в модели ABISKO, флористический состав сообщества в модели ARID CROP не учитывается. Среди физиологических параметров рассмотрены следующие характеристики:



**Вит К. де**  
(С. Т. [Kees] de Wit  
(1924-1993),



**Кьюлен ван Герман**  
(Herman van Keulen;  
г.р. 1949) –  
нидерландские экологи.

- чистая  $\text{CO}_2$ -ассимиляция,
- транспирация листьев,
- распределение сухого органического вещества по поверхности почвы,
- средняя скорость развития корневой системы (скорость увеличения глубины корней).

Идентификация параметров модели была выполнена по результатам натурных наблюдений за динамикой растительности северной части пустыни Негев (Израиль), где доминировали *Phalaris minor*, *Hordeum murinum*, *Stipa capensis*, *Erucaria boreana*, *Reboudia pinnata*, *Trigonella arabica*, *Medicago poly-morpha* и др. Флористический состав этих сообществ варьирует в достаточно широких пределах, как во времени, так и в пространстве.

Результаты прогнозирования сезонной динамики фитомассы в течение 3-х лет (1971-1973 гг.) показали высокое соответствие экспериментальным данным ( $S = 10,0\%$ ,  $T = 0,051$ ). Значительно хуже был долгосрочный прогноз (13 лет, 1961-1973 гг.) динамики общей продуктивности за год – более чем в 60% случаев прогнозируемая продуктивность оказалась выше реальной, причем, превышение было почти в два раза [Keulen et al., 1976, p. 418] (см. также главу 4, пример 4.5.1, **рис. 4.7**). По-видимому, это можно объяснить следующими причинами. Модель ARID CROP предназначена для имитации сезонной динамики фитомассы, а для описания сукцессионных изменений требуется создание иной модели. Растительность полупустынь в значительной степени «следует» за изменениями климата, которые, можно считать, меняются из года в год практически независимо. Применяя же модель ARID CROP для прогноза разногодичной изменчивости, исследователь задает некоторую детерминированную зависимость скорости накопления фитомассы текущего года от накопления фитомассы в прошедшем году. А так как с помощью модели эта фитомасса определяется с некоторой погрешностью (будем считать её порядка 4-5%, т. е. с достаточно высокой степенью точности), то к концу моделируемого периода происходит накопление ошибки (в данном случае  $S = 31,7\%$ ). Эта ошибка объясняется принятым первоначально для сезонной динамики предположением: растительное сообщество полупустыни находится в оптимальных условиях по фактору минерального питания (в частности, по азоту). На самом деле в многолетней динамике это не так, что и вызвало превышение предсказанных значений на реальными (получилась, своего рода, оценка сверху).

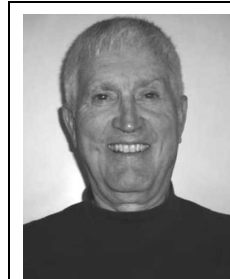
**Модель ELM (Ecosystem Level Model)** начала создаваться в рамках МБП по разделу "Изучение злаковникового биома"; американским директо-

ром МБП по этому разделу в то время (с 1967 г.) был **Д. Ван Дин**, который и возглавил работу по составлению имитационной модели [Van Dyne, 1966a,b, 1975, 1978; Van Dyne et al., 1970; Van Dyne, Dyer, 1973]. На создание этой модели ушло 20 человеко-лет<sup>9</sup>; не считая ранних вариантов модели, при её построении было задействовано около 100 научных сотрудников из более чем 30 научных учреждений. В коллектив разработчиков модели входили не только исследователи США, но и специалисты других стран (в частности, представители Австралии и Канады). Бюджет всей программы по созданию ELM составлял \$16,3 млн., а на весь комплекс математических моделей в рамках МБП в США по разделу "Изучение злаковникового биома" ушло более 170 человеко-лет [Van Dyne, 1978; Гильманов, 1978б; Розенберг, 1984].



**Ван Дин Джордж**  
(George M. Van Dyne; 1932-1981) – американский эколог.

Первый этап создания ELM завершился публикацией её развернутого варианта [Anway et al., 1972; Георгиевский, Родин, 1994]. После прекращения работ в рамках МБП, обобщение исследований было выполнено под руководством **Д. Инниса** и оформлено публикацией специального сборника статей [Grassland Simulation., 1978; Innis, 1978; Sauer, 1978; Steinhorst et al., 1978; Woodmansee, 1978 и др.]. В этом же сборнике во вступительной статье Ван Дина [Van Dyne, 1978] были рассмотрены вопросы истории создания ELM и «корни», связывающие эту модель с более ранними (PRONG, PAWNEE, SIMPOT, LIN-EAR и др.), которые разрабатывались с середины 60-х годов также в рамках МБП.



**Иннис Джордж**  
(George S. Innis; г.р. 1937) – американский математик, эколог.

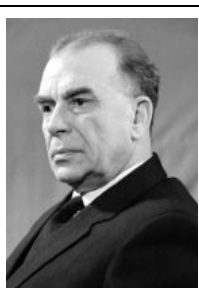
Модель ELM – классический пример имитационной модели, построенной по принципам системной динамик Д. Форрестера. Основные вопросы, которые стояли перед создателями ELM, были традиционны для имитационного моделирования [Innis, 1978, 1979a,b; Systems Analysis., 1979; Розенберг, 1980б; Заславский, Полуэктов, 1988]:

- четкая формулировка предположений о характере поведения экосистемы,
- выбор методологии моделирования,
- планирование экспериментальных работ для идентификации модели (определение многочисленных параметров и начальных условий),

<sup>9</sup> Правда, Ф. Брукс [1979, с. 19] считает, что «человеко-месяц как единица измерения объема работы является опасным и вводящим в заблуждение мифом».

- верификация модели (проверка на новом экспериментальном материале),
- исследование модели (анализ её чувствительности),
- экспериментирование с моделью.

Д. Иннис [Innis, 1978] подробно описывает основные объекты моделирования, расположенные на северо-востоке штата Колорадо (стационар Пони [Pawnee]) и представляющие низкотравную прерию с доминированием *Bouteloua gracilis* и *Buchloe dactyloides* (бизонова трава) в четырех вариантах: контроль, внесение азота, полив и азот+полив. Здесь же (с. 8-9) приводится и общая потоковая диаграмма модели ELM, несущая на себе описательную функцию изучения данной экосистемы (схема достаточно объемна и



**Сочава  
Виктор  
Борисович**  
(1905-1978) –  
отечественный  
геоботаник,  
географ,  
эколог;  
академик  
АН СССР.

я отошло заинтересованных читателей к книге **В.Б. Сочавы** [1978], в которой эта блок-схема воспроизведена). Связи как внутри блоков, так и между ними (перенос вещества и энергии), отражают представления разработчиков модели о процессах, протекающих в экосистеме. Модель состоит из семи блоков (абиотический, динамика фитомассы, млекопитающих консументов, саранчи, разложение органического вещества в почве, круговорот азота и фосфора) и записывается около

120 конечно-разностными уравнениями примерно с 1000 параметрами на специализированном алгоритмическом языке SIMCOMP. Модель позволяет имитировать динамику основных характеристик (таких как зеленая биомасса каждого вида, запас азота в подстилке, запас влаги в слое почвы 0-15 см, биомасса саранчи и т. д.) с шагом от одного до семи дней.

Каждый блок ELM представляет собой самостоятельную имитационную модель со своей блочной структурой, переменными и параметрами. Динамика каждой переменной описывается уравнением сохранения следующего вида:

$$x_i(t + \Delta t) = x_i(t) + \left[ \sum_j f_{ij}(\dots) - \sum_k f_{ki}(\dots) \right] \Delta t,$$

где  $f_{ij}(\dots) = f_{ij}(x_1, \dots, x_n, u_1, \dots, u_m)$  – функция скорости поступления вещества или энергии от «резервуара»  $j$  к переменной  $x_i$ , а  $f_{ki}(\dots)$  – аналогичная функция скорости переноса вещества или энергии от переменной  $x_i$  в «резервуар»  $k$  (в качестве «резервуара» может служить другая переменная системы или окружающей среды);  $x_i(t)$  – переменные состояния (или фазовые переменные),  $u_j(t)$  – входные переменные. Иными словами, представленное выше уравнение, является *уравнением баланса потоков*.

Функция  $f_{ji}(\dots)$  выражает совокупное влияния фактора на величину потока от  $j$ -го «резервуара» к  $i$ -му. Именно при её идентификации и формулируются различные гипотезы о связи тех или иных явлений и переменных и

используются результаты экспериментальных исследований. Более того, формулирование гипотез «наталкивает» исследователя на постановку новых экспериментов с тем, чтобы определить возникшие в результате моделирования параметры. Таким образом, имитационное моделирование стимулирует и делает более целенаправленными экспериментальные исследования.

При формализации вида функции  $f(\dots)$  в модели ELM использовались два различных подхода [Woodmansee, 1978; Гильманов, 1978б], которые можно назвать «по Либиху» и «по Форрестеру». В первом случае, в соответствии Л-моделями **И.А. Полетаева** [1973, 1975, 1979],



**Полетаев Игорь Андреевич** (1915-1983) – отечественный математик, кибернетик.

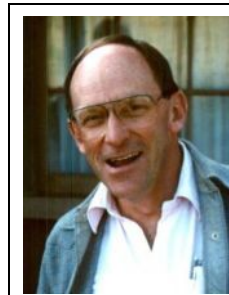
$$f_{ij}(x_1, \dots, x_n) = \min_{k=1, n} \{ \Phi_1(x_1), \Phi_2(x_2), \dots, \Phi_n(x_n) \},$$

где функция  $\Phi_k(x_k)$  представляет собой частное описание зависимости  $f(\dots)$  только от фактора  $x_k$  в предположении, что комбинация всех остальных факторов фиксирована (например, оптимальна). Тогда значение функции потока вещества или энергии определяется лимитирующим фактором, которому соответствует наименьшее значение частной функции  $\Phi_k(x_k)$ .

Взаимодействие факторов «по Форрестеру» задается следующим образом:

$$f_{ij}(x_1, \dots, x_n) = f_{ij}^{(\max)} \cdot y_1(x_1) \cdot y_2(x_2) \cdot \dots \cdot y_n(x_n),$$

где  $f_{ij}^{(\max)}$  – «глобальный» максимум функции  $f(\dots)$  для оптимальной комбинации факторов;  $y_i(x_i)$  – нормированное ( $0 \leq y_i(x_i) \leq 1$ ) значение функции  $\Phi_i(x_i)$ . Следует подчеркнуть, что **Р. Вудменси**, критически разбирая ELM [Woodmansee, 1978], делает вывод о некоторой переоценке воздействий «по Либиху», которые приняты в качестве основных в модели, и недооценке суммарного влияния субоптимальных факторов внешней среды.



**Вудменси Роберт** (Robert [Bob] G. Woodmansee; г.р. 1941) – американский эколог.

Как уже отмечалось, каждый блок ELM представляет собой самостоятельную имитационную модель. Один из наиболее важных блоков – блок «Первичной продукции», который включает две подмодели: фенологические изменений растений и динамики фитомассы. Все 323 встреченных в исследуемом районе вида растений были объединены в пять экологических групп: травы теплого сезона (типичный представитель – *Bouteloua gracilis*), травы

холодного сезона (*Agropyron smithii*), разнотравье (*Sphaeralcea coccinea*), кустарнички (*Artemisia frigida*) и кактусы (*Opuntia polycantha*). Переход видов группы из одной фенологической фазы в другую (моделируется семь состояний – зимнего покоя, полное распускание первых листьев, средних листьев, последних листьев, цветение, плодоношение и, наконец, распространение семян и старение) ставится в зависимость от температуры воздуха, инсоляции, водного потенциала почвы и ряда биологических особенностей растений, объединенных в экологическую группу.

Динамика фитомассы (поток углерода в экосистеме) – один из основных и наиболее сложных для моделирования процессов. Истинный (суммарный) фотосинтез поставлен в зависимость от температуры, инсоляции, фенологической фазы, содержания в растениях азота и фосфора; учтено влияние на динамику фитомассы эффектов выпаса, переноса углерода в корни и кроны растений, дыхания различных частей растений, их смертности и опада.

Даже столь конспективное изложение одного из основных блоков ELM, позволяет увидеть и «размах» данной модели (в которой, кажется, учтены действительно все основные компоненты моделируемой экосистемы), и трудности, с которыми неизбежно столкнулись её разработчики [Гильманов, 1978б; Розенберг, 1980б, 1984; Coleman et. al., 2004]. Эти трудности, фактически, являются общими для всей методологии имитационного моделирования и уже обсуждались выше. Здесь я остановлюсь лишь на одном аспекте исследования ELM – анализе чувствительности модели [Steinhorst et al., 1978; Steinhorst, 1979].

В анализ чувствительности модели было включено 68 параметров (из 1000 исходных), воздействие которых исследовалось на четыре переменные:

- чистую первичную продуктивность ( $n_p$ ),
- вторичную продуктивность ( $s_p$ ),
- эвапотранспирацию ( $a_e$ ),
- содержание почвенного  $\text{CO}_2$  ( $e_e$ ).

Для каждого параметра были определены его возможные крайние значения (максимальное и минимальное); для полного анализа чувствительности одной переменной потребовался бы полный перебор  $2^{68}$  вариантов присутствия (максимальное значение) или отсутствия (минимальное значение) этих параметров в модели. Естественно, что столь огромный перебор практически неосуществим (даже если расчеты одного варианта будут занимать одну секунду – на самом деле эта величина на 2-3 порядка больше, – то время на расчет всех вариантов составит примерно  $10^{13}$  лет, что на 3-4 порядка больше возраста Земли...). Поэтому авторы ELM сгруппировали 68 исходных параметров [Steinhorst et al., 1978, p. 234-241] в 10 классов «макропараметров» (A – J), что сократило перебор до  $2^{10}$  вариантов. Так, например, в одну группу макропараметров (A) были объединены:

- глубина почвы, с которой теряется влага при полном испарении с поверхности,

- минимальная температура, при которой выводится саранча,
- вес, ниже которого животное погибает от голода,
- скорость разложения подстилки,
- скорость поступления неорганического фосфора в корни растений,
- минимальная часть продукции фотосинтеза, переносимая в корни,
- скорость минерализации органического азота почвы.

Эти параметры представляют все блоки ELM; аналогично «составлены» и другие макропараметры.

Подчеркну, что хотя перебор  $2^{10} = 1024$  вариантов и занимает значительно меньше машинного времени, анализ чувствительности модели все равно представляет собой достаточно «дорогое удовольствие» – авторы модели сами отмечают, что стоимость одного «прогона» модели на год вперед составляла (на то время) около \$11 [Steinhorst et al., 1978, p. 233]; следовательно, анализ чувствительности ELM обошелся разработчикам более \$10 тыс.

В результате анализа чувствительности было отмечено, что для некоторых наборов макропараметров чистая ( $n_p$ ) и вторичная продуктивность ( $s_p$ ) изменяются почти в два раза, эвапотранспирация ( $a_e$ ) и почвенный углекислый газ ( $e_e$ ) – значительно меньше (см. табл. 3.1). Таким образом, моделирование по ELM чувствительных параметров продуктивности в ряде случаев может приводить к значительным погрешностям.

Таблица 3.1.

**Модельные расчеты по группам макропараметров**  
**[Steinhorst et al., 1978, p. 245]**  
 (выделены минимальные и максимальные значения)

Макро- параметры	Чистая продуктив- ность ( $n_p$ ), Г <sub>сух.в-ва</sub> /М <sup>2</sup> год	Вторичная продуктив- ность ( $s_p$ ), Г <sub>сух.в-ва</sub> /М <sup>2</sup> год	Эвапотран- спирация ( $a_e$ ), см/год	Почвенный углекислый газ ( $e_e$ ), Г <sub>СО<sub>2</sub></sub> /М <sup>2</sup> год
I	<b>492</b>	0,108	23,70	826
IJ	532	0,114	23,84	902
EFGHI	612	<b>0,070</b>	23,92	788
CDGH	784	0,103	23,47	871
CDGHIJ	<b>854</b>	0,109	<b>23,41</b>	<b>940</b>
BCFG	664	0,097	23,59	<b>753</b>
ABGHJ	684	0,103	24,03	806
ABEFIJ	596	0,107	<b>24,73</b>	870
ABCDJ	605	<b>0,128</b>	24,12	886
ABCDEFGHIJ	823	0,088	23,85	853



Краткое описание этой модели, позволяет сделать вывод о том, что ELM должна рассматриваться как классическая имитационная модель травяной экосистемы со всеми её достоинствами и недостатками, которые подчеркивали как сами авторы модели [Woodmansee, 1978; Innis, 1979b], так и её оппоненты [Mitchell et al., 1976; Гильманов, 1978б; Заславский, Полуэктов, 1988].

**Модель пустынной экосистемы.** Эта модель разработана **С.В. Мамихиным** [Гильманов, Мамихин, 1986; Мамихин, 1997, 2003] и описывает сезонную и разногодичную динамику органического вещества в фитоценозе на пустынной песчаной почве (естественно, лимитирующим фактором в такой системе будет наличие гидрологических ресурсов). В качестве объекта моделирования была выбрана экосистема илакового белосаксаульника (*Haloxylon persicum*, *Carex physodes* и др.) Репетекского песчано-пустынного заповедника в Туркменистане (эти сообщества занимают более 50% площади) на пустынной песчаной почве, которая наиболее широко распространена на территории Каракумов. Высокая встречаемость по территории, важная в ландшафтном отношении функция закрепления песков, расширяющееся использование белосаксаульников в качестве кормовой базы пустынного скотоводства и источника древесины для нужд местного населения, все это предопределило комплексные экологические исследования этих экосистем [Нечаева, 1970; Бабаев и др., 1978; Нечаева и др., 1979; Improvement of Desert Ranges., 1985], в результате чего было получено достаточно полное описание их состава, структуры и функционирования.



**Мамихин Сергей Витальевич** (г.р. 1959) – отечественный эколог, радиоэколог.

Если ограничиться, как это сделано Мамихиным, только биопродукционным аспектом функционирования растительного сообщества, оказывается достаточным рассмотреть динамику запасов фитомассы. Популяции белого саксаула и илака рассматриваются как подсистемы, внутри которых выделяются:

- зеленая (фотосинтетически активная) фитомасса,
- опорно-транспортные надземные части (ствол и ветви),
- генеративные органы,
- корни.

Кроме перечисленных компонентов фитомассы, в модели для каждой из ценопопуляций вводится свой фонд ассимилятов, куда поступают первичные углеводы, создающиеся при фотосинтезе, и откуда они впоследствии

распределяются на ростовые, метаболические и другие процессы в компоненты растительного покрова. Пространственное строение фитоценоза илакового белосаксаульника в модели не рассматривается (модель с сосредоточенными значениями, в которой описывается динамика усредненных по площади величин запасов органического вещества в указанных выше компонентах фитомассы ценопопуляций, мертвой неразложившейся фитомассы [мортмасса], объединяющей мертвую не опавшую фитомассу, лежащий на поверхности почвы неразложившийся листовой, древесно-веточный и травяной опад, мертвые корни и корневища, а так же запаса гумуса).

Грунтовые воды залегают на глубине 7–9 м [Нечаева и др., 1979] и не оказывают существенного влияния на растительность. На этом основании в модели учитывается лишь величина влагозапаса в верхнем 1,5-метровом слое почвенно-грунтовой толщи, в пределах которой сосредоточена основная масса подземных органов кустарников и трав.

Модель состоит из шести блоков:

- CLIM – блок генерирования внешних для экосистемы метеорологических факторов (входными переменными являются:
  - $V_1$  – среднемесячная температура воздуха,
  - $V_2$  – среднемесячная относительная влажность воздуха,
  - $V_3$  – месячная сумма атмосферных осадков,
  - $V_4$  – средняя месячная облачность,
  - $V_5$  – средняя месячная скорость ветра);
- МЕТЕО – блок расчета микрометеорологических показателей внутренней атмосферы растительного сообщества;
- WATER – блок динамики влажности почвы;
- НР – блок ценопопуляции белого саксаула *Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. & Buhse;
- СР – блок ценопопуляции илака (осока вздутая, песчаная) *Carex physodes* M. Vieb.;
- СГ – блок оценки поедаемого овцами корма и выделяемых ими экскрементов.

Каждый блок модели оформлен в виде самостоятельного программного модуля, взаимодействие которых осуществляется под «контролем» управляющей главной программы целостной модели. В имитационной модели задействованы 22 переменные. Аналитическая структура модели представляет собой балансовую систему дифференциальных уравнений, идентифицированных на основе литературных данных по физиологии и экологии пустынных растений. Только для блоков НР и СР потребовалось определение 30 коэффициентов.

*Проверка модели* была несколько затруднена отсутствием экспериментальных данных по сезонной динамике органического вещества в компонентах фитомассы в илаковом белосаксаульнике; поэтому проверялось положение и величина точек экстремумов, направление изменения изученных переменных в этих точках – результаты оказались положительными (по литературным данным и результатам моделирования, соответственно: опад зеленой фитомассы – 68 и 55 г/м<sup>2</sup>, одревеснело побегов за год – 22 и 21 г/м<sup>2</sup>, опад многолетней надземной части – 11 и 12 г/м<sup>2</sup>; рассчитанная величина максимального накопления фитомассы близка к полевым данным, собранным в разное время; сохраняется и соотношение между зеленой фитомассой белого саксаула и илака, равное в среднем 3,5 [Мамихин, 2003, с. 49]).

Это позволило перейти к *экспериментам с имитационной моделью* пустынной экосистемы. Например, эксперименты показали, что выпас овец, численностью не превышающих нормы, приводит к понижению запаса фитомассы илака, что благоприятствует развитию саксаула (это объясняется существованием конкуренции между илаком и саксаулом за почвенную влагу). Такое изменение видового баланса фитоценоза приемлемо для экосистем, находящихся в хозяйственном использовании, но недопустимо для заповедных территорий.

Модель позволила изучить влияние метеорологических факторов на динамику запаса почвенной влаги и соответственно запасы фитомассы в экосистеме. Наблюдения над поведением модели подтвердили тезис о малой буферности и большой чувствительности пустынных экосистем к различного рода воздействиям, в том числе и воздействию климатических факторов (особенно количеству выпадающих осадков), а также перевыпасу скота. Наиболее сильное и быстрое воздействие перевыпас оказывает на илак.

Работа над моделью помогла выявить еще не изученные аспекты функционирования пустынной экосистемы. Так, из-за недостатка данных не удалось строго идентифицировать следующие параметры: удельные скорости отмирания органов илака и саксаула, процентное содержание ассимилятов в различных тканях растений в зависимости от сезона, коэффициенты дыхания и влияния климатических факторов на отмирание и др. Как считает Мамихин [2003], эти аспекты функционирования пустынной экосистемы должны стать предметом более глубокого изучения.

**Модель агроэкосистемы.** Практическая направленность имитационного моделирования сразу привлекла к нему внимание модельеров, занимавшихся прогнозированием урожаев агроэкосистем (назову лишь некоторые из отечественных исследований: [Галямин, 1974; Тооминг, 1977, 1984; Заславский и др., 1978; Полуэктов и др., 1979; Бондаренко и др., 1982; Брусилов-

ский и др., 1986; Заславский, Полуэктов, 1988; Росс, 1988; Полуэктов, 1991, 2010а)]. В качестве примера рассмотрим ленинградскую модель сотрудников Агро-физического института (АФИ) под руководством **Р.А. Полуэктова**.



**Полуэктов  
Ратмир  
Александрович**  
(1930-2012) –  
отечественный  
математик,  
биофизик,  
агроэколог.

**Заславский  
Борис  
Григорьевич**  
(Boris G.  
Zaslavsky;  
г.р. 1947) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
биофизик.



Агроэкосистемы обладают рядом существенных особенностей, отличающих их от естественных природных экосистем. Прежде всего, агроэкосистема существует только за счет постоянного управляющего воздействия на неё со стороны человека. **В.Г. Заславский** и Р.А. Полуэктов [1988, с. 184] подчеркивают: «С одной стороны, это обеспечивает высокую степень её специализации и интенсивный уровень эксплуатации, с другой стороны, приводит к большим затратам энергии и материальных средств, поддерживающих эту специализацию и не дающих системе перейти в состояние устойчивого экологического равновесия, при котором преобладающими оказались бы дикие виды растительности, бесполезные для человека».

Почти 50 лет тому назад в АФИ были сформулированы теоретические предпосылки для создания математических моделей агроэкосистем и создана не просто имитационная модель, а один из первых в нашей стране моделирующих комплексов – Система **Имитационного Моделирования Нестационарных процессов в Агроэкосистеме** (СИМОНА; [Полуэктов и др., 1979; Заславский, Полуэктов, 1988]). Создание этой системы оказало влияние практически на все разработки в области имитационного моделирования в агро-экологических исследованиях, позволило выявить чувствительные параметры моделей агроэкосистем, что позволяет определять (на моделях) наиболее подходящие способы агротехнологических воздействий [Семенова, 2010].

Следующим шагом в разработке методов моделирования явилось создание системы имитационного моделирования **AGROTOOL** [Полуэктов, 2010б]. По сравнению с моделью в рамках комплекса СИМОНА, в новой системе было произведено структурно-параметрическое упрощение базовой модели, а также осуществлена замена регрессионных блоков содержательным физическим описанием. Система **AGROTOOL** включает три взаимодействующих части: собственно имитационную динамическую модель, построенную по блочному типу, информационное обеспечение и управляющую программу (оболочку модели с интерфейсом пользователя). Модель на языке Turbo Pascal, позволяет рассчитывать ход продукционного процесса сельско-

хозяйственных растений от сева (посадки) до полного созревания урожая (последнего укоса) с суточным временным шагом. Алгоритмическая структура модели аналогична наиболее распространенным зарубежным аналогам, таким как европейская модель WOFOST или американская CERES.

Одна из особенностей модели AGROTOOL состоит в том, что в её рамках можно рассчитывать реальные значения транспирации и физического испарения [Полуэктов и др., 1997]; другая модификация модели связана с учетом адаптивного механизма распределения первичных ассимилятов между надземными органами и корневой системой. Были предложены балансовые соотношения, связывающие прирост биомассы корней и надземных частей растений с продуктами фотосинтеза, синтезированными на каждом шаге модели. Особую роль в этих соотношениях играет коэффициент перераспределения ассимилятов, который определяется как точка пересечения прямых (возможно, линейный характер этих зависимостей – наиболее «слабое звено» данной модели) баланса потребности и доступности азота.

Модель AGROTOOL рекомендуется Р.А. Полуэктовым [2010, с. 87] для использования «во всех задачах принятия решений, связанных с управлением режимами орошения и внесения удобрений». Правда, что вполне естественно, для каждого нового региона обязательной является задача идентификации таких блоков модели, как динамики почвенной влаги, блока развития растений, а также формирования урожая [Хворова, 2010].

**Глобальные модели динамики биосферы.** Одной из предпосылок преодоления наблюдающегося сейчас экологического кризиса и достижения, так называемого, *устойчивого развития*, постулированного на саммите в Рио-де-Жанейро в 1992 г. [Наше общее будущее., 1989; Розенберг и др., 1998а; Данилов-Данильян, Лосев, 2000; Бобылев и др., 2004], является исследование его на глобальных математических моделях биосферы в целом.



**Вернадский Владимир Иванович** (1863–1945) – отечественный, естествоиспытатель, мыслитель; академик Императорской Санкт-Петербургской, Российской и АН СССР.

**Костицын Владимир Александрович** (1883-1963) – отечественный, французский математик, эколог-теоретик.



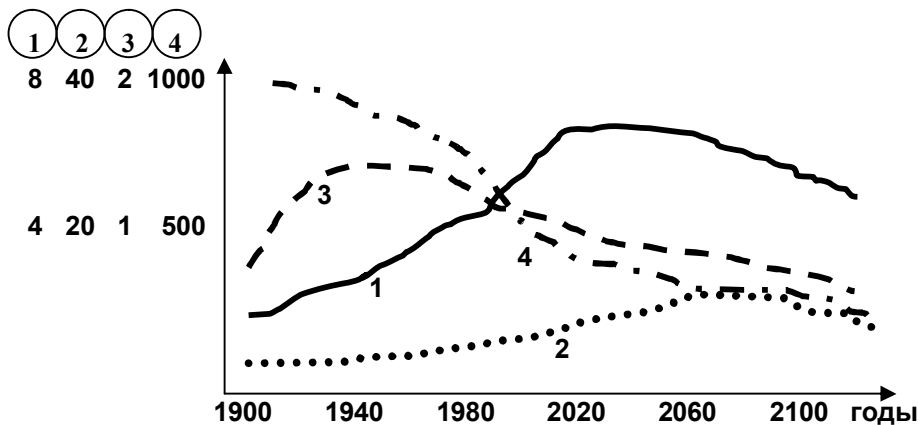
Датировать начало глобальных исследований (биосферы в целом и «экологии человечества» по Н.Н. Моисееву [1984, с. 54]; влияние человека на процессы планетарного характера) крайне сложно. По-видимому, основателем такого рода «глобальных исследований» следует считать **В.И. Вернад-**

ского. В силу уникальности и сложности самого объекта исследования – биосферы, – как и подчеркивалось в главе 1, раздел 7, «расширением» экспериментирования со сложными системами становится эксперимент с моделью такой системы; «единственным инструментом глобалистики являются математические модели – модели процессов общепланетарного масштаба» [Моисеев, 1984, с. 59]. В этом контексте, первой такой глобальной моделью была модель круговорота веществ **В.А. Костицына** [1984], предложенная им еще в 1935 г. (13 уравнений, более 30 коэффициентов, – вполне проходит как квазиимитационная модель).

**Модель мировой динамики.** «Пионером» построения именно имитационных глобальных эколого-экономических моделей биосферы стал Д. Форрестер, который в 1971 г. опубликовал результаты моделирования изменений в биосфере и мировой экономике; модель была построена на основе разработанных им принципов системной динамики [Forrester, 1971; Форрестер, 1978]. Модель очень упрощенна и содержит 5 уровней-блоков:

- население,
- капиталовложения (фонды),
- природные невозобновимые ресурсы,
- часть фондов, вкладываемых в сельское хозяйство,
- загрязнение (уровень загрязнения) среды.

Самые простые предположения, заложенные в основу этой, в общем-то, демонстрационной модели (разведанных природных ресурсов должно хватить на 250 лет развития человечества при сохранении темпов их использования на уровне 1970 г.), продемонстрировали (см. **рис. 3.6**), во-первых, рост потребления ресурсов в 1,5 раза за период с 1970 по 2000 гг. из-за уве-



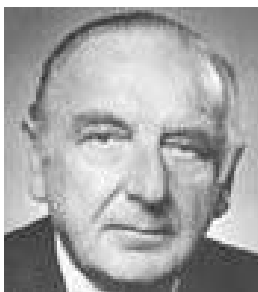
**Рис. 3.6.** Изменение некоторых параметров модели Д. Форрестера (1 – население [млрд.], 2 – загрязнение, 3 – качество жизни, 4 – природные ресурсы [млрд.]).

личения численности населения и капиталовложений, что ведет к ускоренному сокращению природных ресурсов и связанному с этим сокращению численности населения.

**Модель World-3** появилась на год позже [Meadows et al., 1972; Медоуз и др., 2008]; результаты её анализа позволили авторам прийти к выводу о том, «что воздействие на окружающую среду в масштабах земного шара (расходование природных ресурсов и выбросы загрязнений) сильно скажется на развитии мира в XXI в. "Пределы роста" предупреждали, что человечеству придется направлять больше усилий и капитала на то, чтобы бороться с ухудшением состояния окружающей среды. Возможно, настолько больше, что в один прекрасный день XXI в. это приведет к снижению уровня жизни» [Медоуз и др., 2008, с. 16]. Не вдаваясь в описание этой модели, приведу еще одну большую цитату [Медоуз и др., 2008, с. 24], которая косвенно свидетельствует о качестве модели World-3: «Тем, кто больше уважает цифры, мы можем сообщить: итоговые сценарии модели World-3 оказались на удивление точными – прошедшие 30 лет подтвердили это. Численность населения в 2000 г. – порядка 6 млрд. чел. в сравнении с 3,9 млрд. чел. в 1972 г. – оказалась именно такой, какой мы рассчитывали её по модели World-3 в 1972 г. Больше того, сценарий, показывающий рост мирового производства продовольствия (с 1,8 млрд. т в год в зерновом эквиваленте в 1972 г. до 3 млрд. т в 2000 г.), практически совпал с реальными цифрами. Доказывают ли такие совпадения, что наша модель правильна? Разумеется, нет. Но они подтверждают, что модель World-3 вовсе не была абсурдной, как это заявляли критики. Её предположения и наши заключения актуальны и сегодня».



**Месарович Михайло**  
(Mihajlo [Mike] D. Mersarovič;  
г.р. 1929) – математик, системолог.



**Пестель Эдуард**  
(Eduard Pestel;  
1914-1988) – немецкий системолог.



**Леонтьев Василий Васильевич**  
(Vasily Leontiev;  
1906-1999) – американский экономист; лауреат Нобелевской премии (1973 г.).



**Геловани Виктор Арчилович**  
(г.р. 1944) – отечественный математик; академик РАН.

После этих работ интерес к глобальному моделированию резко возрос – в рамках "Римского клуба" появились модели **М. Месаровича**, **Э. Пестеля**, **В. Леонтьева** и др.; у нас в стране модели «форрестерского типа» исследова-

ли **В.А. Геловани** с соавторами [1974, 1975, 1976; Gelovani et al., 1979]; модель "Гея" была создана группой исследователей, во главе с Н.Н. Моисеевым [1977, 1978, 1979; Тарко, 1977, 1994, 1995, 2005; Крапивин, 1978; Моисеев и др., 1979, 1985; Крапивин и др., 1982; Свирежев и др., 1986; Пархоменко, Тарко, 2000; Тарко, Кузнецова, 2001; см. далее]. Принципиальное отличие последней модели от моделей «форрестерского типа» состоит в том, что основной упор в ней сделан на экологическую, а не на экономическую составляющую этой сложной системы, т.е. при построении модели авторы исходили из общесистемных представлений о биосфере, основу которых заложил еще В.И. Вернадский. Далее (очень конспективно), рассмотрю экологические блоки имитационной модели динамики биосферы "Гея".

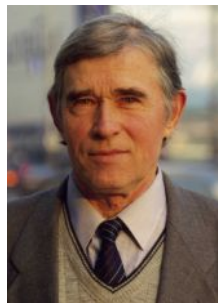
**Модель "Гея"**. Работы Форрестера и Медоуза по глобальной динамике не только возбудили широкий общественный интерес к этой проблематике, но и вызвали весьма острую критику. Отправной точкой исследований Н.Н. Моисеева [Александров, Моисеев, 1984; Moiseev, 1986] и его коллег (см., например, [Budyko et al., 1988]) также стала критика этих работ. Она способствовала разработке программы создания системы моделей взаимодействий процессов в биосфере и человеческой активности. На первом этапе была построена модель взаимодействия процессов в атмосфере и в океане, влияющих на погоду и климат – эти работы возглавил **В.В. Александров** при участии **Г.Л. Стенчикова** [Александров, Стенчиков, 1984]. В дальнейшем в модель были «включены» блоки круговорота  $O_2$ ,  $CO_2$ , растительность, фитопланктон, гумус почвы и пр.; эти блоки имитационной модели "Гея" создавались при активном участии **В.Ф. Крапивина**, Ю.М. Свирежева, **А.М. Тарко** и др. [Крапивин и др., 1982; Моисеев и др., 1985; Свирежев и др., 1986].



**Александров Владимир Валентинович** (1939-1985[?]) – отечественный математик, климатолог.



**Стенчиков Георгий Львович** (Georgiy L. Stenichikov; г.р. 1951) – отечественный, американский математик, климатолог.



**Крапивин Владимир Федорович** (г.р. 1936) – отечественный математик, эколог.



**Тарко Александр Михайлович** (г.р. 1944) – отечественный математик, эколог.



Вся биосфера представлена четырьмя регионами: атмосфера, океан, суша-1 и суша-2. Причем, предполагается, что при равных энергетических и природных ресурсах, в регионе «суша-1» принимаются меры к снижению скорости генерации загрязнений (до 2000 г. – в 2 раза), уменьшению скорости расходования минеральных не возобновляемых ресурсов (на 15%), возрастанию продуктивности животноводства (на 10%), снижению интенсивности вылова рыбы (на 25%); в регионе «суша-2» сохраняются современные тенденции воздействия на природу. В этой очень примитивной гетерогенности территории также состоит отличие данной модели от моделей «форрестерского типа».

Чтобы как-то учесть все многообразие форм растительности и при этом не переусложнить модель, в её рамках рассматривается три типа растительности: леса, естественная травяная растительность и сельскохозяйственные посевы растений [Моисеев и др., 1979]. Изменение фитомассы растительности каждого типа описывается дифференциальными уравнениями первого порядка, которые представляют собой сложные эмпирические функции освещенности, температуры, состояния гумуса, количества вносимых удобрений, влажности, газового режима атмосферы и т. д. (всего модель содержит 218 эмпирически определяемых коэффициентов, которые все «наполнены» физико-биологическим содержанием [Крапивин, 1978, с. 223]). Общая схема динамики фитомассы (увеличение за счет фотосинтеза и уменьшение за счет дыхания, естественного отмирания и отчуждения части растений в качестве продуктов питания животных и людей) ничем не отличается от подобных схем более частных моделей, ряд из которых рассмотрен выше. Различия проявляются лишь в аналитической структуре моделей (т. е. в характере зависимости между входящими в модель параметрами).

Модель глобального развития биосферы позволяет проведение с её помощью целого ряда *экспериментов* с целью оценки перспективности возможных управлений процессами воздействия на окружающую среду. В частности, на **рис. 3.7** приведена прогнозируемая динамика общей фитомассы растительности до 2300 г. [Крапивин, 1978, с. 234]. Резкое увеличение фитомассы растительности в первом случае (более чем в два раза по сравнению с 1970 г. при сохранении темпов воздействия человека на биосферу, которые наблюдаются в настоящее время – регион «суша-2») связано с тем, что модель прогнозирует к 2300 г. еще более резкое снижение численности населения (следовательно, доля растений, идущих в пищу, уменьшается). По этому же сценарию модель прогнозирует уменьшение замутненности атмосферы за счет уменьшения количества пылевых частиц искусственного происхождения, что влечет увеличение скорости фотосинтеза. Во втором случае (сценарий

регион «суша-1») общая фитомасса растительности претерпевает некоторые колебательные изменения, оставаясь в исходных и допустимых пределах.

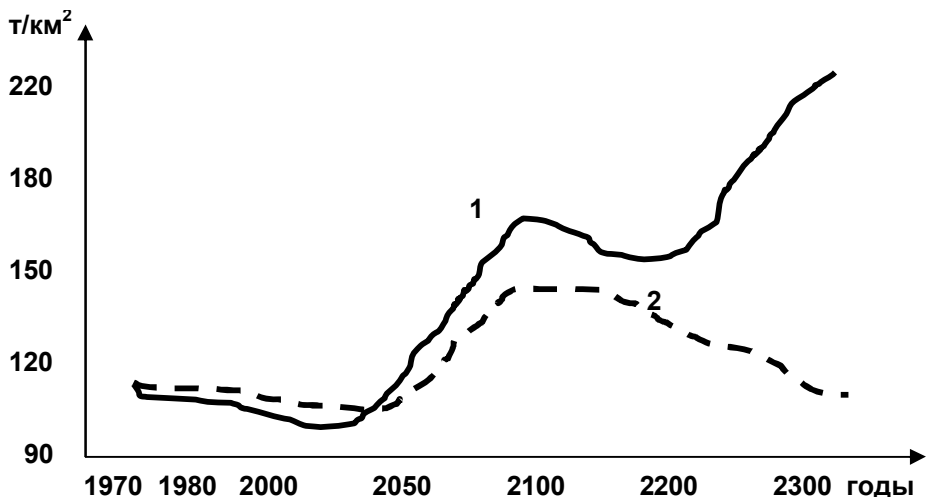


Рис. 3.7. Прогнозируемая динамика общей фитомассы растительности; 1 – сценарий для региона «суша-2»; 2 – сценарий для региона «суша-1».

Эксперименты с глобальными моделями показывают смысловую непротиворечивость сделанных предположений о связи тех или иных переменных. Правда, необходимо учитывать определенную долю условности этих прогнозов – высокая степень агрегированности модели приближает данную имитацию к аналитическим моделям, для которых справедливы лишь качественные выводы. «Модель всегда создается с какой-то конкретной целью, и она должна быть полезна именно для этой цели – например, чтобы ответить на ряд конкретных вопросов. При использовании модели надо всегда помнить о её ограничениях и о том, что на все вопросы она ответы дать не может» [Медоуз и др., 2008, с. 154].



**Шнайдер Стефан**  
(Stephen H. Schneider; 1945-2010) – американский метеоролог, климатолог.

Нельзя не упомянуть и о существенном «политическом эффекте» этой модели и последовавшего сравнения её с «американским аналогом»: «Перед нами на ту же тему говорил руководитель Национального центра атмосферных исследований (США) профессор **Шнайдер**, который сообщил о резуль-

татах расчетов изменения климата на планете в первые двадцать дней после ядерной войны. Наши расчеты были выполнены на совершенно иных машинах, по другим программам, охватывали куда более длительный период и, главное, основывались на совершенно иной в методологическом отношении модели. Обе группы даже не знали о работах друг друга. И тем не менее прогнозы на первые три недели неожиданно для самих их авторов оказались очень близки. Не только общие тенденции изменения климата Земли, но и средние температуры, и расположение зон с экстремальным похолоданием, и картина движения воздушных масс – все совпало буквально до деталей. Это совпадение, которое заставило с доверием отнестись и к более долгосрочным прогнозам, само по себе было сенсацией – в известном смысле не меньшей, чем приводимые в докладе цифры... В отличие от непосредственных фактов ядерного поражения факторы климатические носят глобальный характер. "Ядерная зима" и "ядерная ночь", отсутствие света, пищи, пресной воды, отравление атмосферы токсичными газами затронут всю планету в равной степени. В этой войне не может быть не только победителей и побежденных, но даже нейтральных. Причем роковым может оказаться и сравнительно небольшой ядерный конфликт. Значит, приобщение каждой новой страны к ядерным арсеналам увеличивает угрозу не только для ее потенциальных противников, но и для всего мира, становится предметом законной озабоченности всех остальных стран – и ядерных, и неядерных... Но запрет на применение ядерного оружия мало "вычислить". Необходимо добиться, чтобы он из "модельного запрета" – граничного условия модели – превратился в абсолютный политический, нравственный, военный императив. И значит, просветительная функция науки оказывается едва ли не самой главной из ее функций... И после конференции их [ученых] усилия были направлены прежде всего на то, чтобы донести эти новые представления до осознания народов, политических и военных деятелей» [Александров, Моисеев, 1984, с. 66, 73, 74]. Можно с полной уверенностью констатировать, что во многом именно эти исследования и дальнейшая работа по их «внедрению в головы» остановили угрозу развязывания ядерной войны в XX веке, ускорив процесс политической разрядки и притормозив гонку вооружений.



**Гейзенберг  
Вернер**  
(Werner Karl  
Heisenberg;  
1901-1976) –  
немецкий физик,  
лауреат  
Нобелевской  
премии (1932 г.).

Чтобы покончить с такого рода «политической экологией» приведу еще одну цитату **В. Гейзенберга** [1989, с. 121], которая, как мне кажется, весьма точно характеризует соотношение «ученый – общество» и «ученый – власть»: «Влияние науки на политику стало много больше, чем оно было перед второй мировой вой-

ной, и это обстоятельство налагает двойную ответственность на ученых... Ученый может или активно участвовать в управлении своей страной ввиду важности науки для общества (в этом случае он должен в конечном счете взять на себя ответственность за такие важные решения, которые выходят далеко за рамки решений, связанных с узким кругом исследовательской и университетской работы, к которой он привык до сих пор), или же он может отстраняться от всякого участия в решении политических вопросов. Потом он все же будет ответственен за ложные решения, которым он мог бы, пожалуй, воспрепятствовать, если бы он не жил спокойной жизнью кабинетного ученого. Очевидно, долг ученых – информировать свои правительства о совершенно не виданных ранее размерах разрушения, которые принесла бы война с применением термоядерного оружия».

И сегодня, как и 25 лет назад, интерес к глобальным моделям развития биосферы сохраняется – назову лишь серию работ под руководством **К.Я. Кондратьева** [Kondratyev, 1998; Крапивин, Кондратьев, 2002; Kondratyev et al., 2002, 2005; Кондратьев и др., 2003, 2006; Крапивин, 2011] и **А. Робока** с Г.Л. Стенчиковым [Robock et al., 2007a,b; Toon et al., 2007, 2008], в которых использованы более современные и точные модели климата, учтены предполагаемые эффекты глобального потепления климата, а также подъём газов и пыли в верхние слои атмосферы. В результате, получилось, что похолодание после ядерной войны будет более «мягким» (появилось даже понятие «ядерная осень»), но может продлиться около шести лет и будет не менее катастрофическим.

И совсем последнее. К разряду глобальных моделей следует отнести и модели социо-эколого-экономических систем (СЭЭС) планетарного масштаба, направленных на описание и управление достижением, так называемого, «устойчивого развития», декларированного на саммите в Рио-де-Жанейро в 1992 г. [Наше общее..., 1989]. Причем, такое устойчивое развитие рассматривается и для биосферы в целом, и для отдельных государств и крупных биомов и ландшафтных единиц (например, бассейны больших рек [Розенберг, 2009]). Сразу подчеркну: отношение к концепции устойчивого развития далеко не однозначное, свидетельство чему легко можно найти в целом ряде опубликованных обзоров и работ (например, только по названиям: статья **К.М. Петрова** [1995] "Устойчивое развитие: миф или реальность?", **О.С. Разумовского** [1997] "Три подводных камня концепции устойчивого развития человечества", наша коллективная работа "Устойчивое развитие:



**Кондратьев Кирилл Яковлевич** (1920-2006) – отечественный геофизик, эколог; академик АН СССР и РАН.



**Робок Алан** (Alan Robock; г.р. 1949) – американский климатолог.

мифы и реальность" [Розенберг и др., 1998а, 2000], статья **А.А. Войнова** [Voinov, 1998] "Парадоксы устойчивого развития" или моя книга "Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию" [Розенберг, 2009] и мн. др.).



**Петров  
Кирилл Сергеевич**  
(г.р. 1933) –  
отечественный  
географ, эколог.



**Разумовский  
Олег Сергеевич**  
(г.р. 1931) –  
отечественный  
философ.



**Войнов Алексей  
Аркадьевич**  
(Alexey Voinov;  
г.р. 1956) –  
отечественный,  
американский  
математик, эколог.

И все-таки, достаточно конструктивными представляются модели оценки экосистемных услуг и природного капитала крупных биомов и биосферы в целом [Costanza, Daly, 1992; Costanza et al., 1997; А. Розенберг, 2011а,б]. **Р. Костанцей** с коллегами, основываясь на опубликованных материалах и ряде собственных исследований, была подсчитана текущая экономическая стоимость 17 экосистемных услуг для 16 биомов. Для всей биосферы стоимость (большая часть которой за пределами рынка) оценивается в диапазоне от 16-54 триллионов долларов США в год ( $10^{12}$ ), а в среднем составляет 33 триллиона долларов США в год. Из-за неоднозначности оценок авторы предлагают считать эту сумму минимальной. Глобальный ВВП равен приблизительно 18 триллионам долларов США в год.



**Костанца  
Роберт**  
(Robert  
Costanza;  
г.р. 1950) –  
американский  
экономист-  
эколог.

**Коммонер  
Барри**  
(Barry  
Commoner;  
1917-2012) –  
американский  
эколог,  
общественный  
деятель.



Нельзя переоценить значение природного капитала для устойчивого развития всего человечества. Костанца и его коллеги [Costanza et al., 1997]

полагают, что просчитав стоимость каждого гектара земной поверхности, они смогут убедить человечество в том, что экосистемные услуги не бесплатны и природой необходимо дорожить (моральные аспекты защиты природы должны учитываться параллельно с экономической стоимостью). Это полностью соответствует представлениям **Б. Коммонера** [1974, с. 32], который, поясняя свой широко известный четвертый экологический закон "*ничто не дается даром*", писал: «глобальная экосистема представляет собой единое целое, в рамках которого ничего не может быть выиграно или потеряно, и которое не может являться объектом всеобщего улучшения: все, что было извлечено из нее человеческим трудом, должно быть возмещено. Платежа по этому векселю нельзя избежать: он может быть только отсрочен».

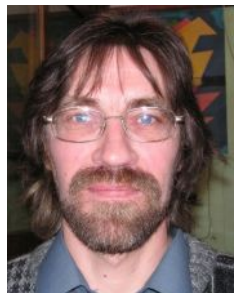
Наконец, приведем высказывание **С.Н. Бобылева** [2002], который много сделал для популяризации у нас представлений об «экосистемных услугах» и «природном капитале»: «Итак, общий диагноз традиционной экономики (рыночной, плановой, административно-командной) – недооценка экологического фактора. Оцениваются только функции природы по обеспечению человека ресурсами, а экосистемные функции, как правило, не имеют цены. В экономической реальности действует суровое правило: "То, что не имеет цены, экономической оценки, – не существует, не учитывается при принятии хозяйственных решений". В теории для таких случаев даже есть понятие "провалы рынка" – не чувствует рыночный механизм природной деградации. Это стало одной из важных причин глобального конфликта Человека и Биосферы, необходимости отказа от традиционной рыночной модели и перехода всего человечества на новую модель развития – устойчивого развития, о чем говорилось на саммите ООН в Йоханнесбурге».

Все это позволяет сделать вывод о том, что «стране нужен *федеральный компенсационный эколого-экономический механизм*, который бы при существующей поддержке регионов через субсидии, дотации, трансферты и пр. учитывал бы ценность региональных экосистем и их услуг для страны и всего человечества. Фактически, необходимо создание *специализированного Фонда* (средства которого могли бы расходоваться на локальном или региональном уровнях; *выделено автором. – Г.Р.*), который осуществлял бы поддержку проектов экологической реабилитации территорий, развития экологического туризма, "экологически-чистого" сельского хозяйства, лесоразведения, народных промыслов и т. д., вел бы работу в направлении инновационной поддержки оригинальных природоохранных технологий и собственно экосистемных услуг» [А. Розенберг, 2011а, с. 191-192].



**Бобылев  
Сергей  
Николаевич**  
(г.р. 1952) –  
отечественный  
экономист,  
эколог.

**Модели печорских сиговых рыб.** Как справедливо отмечают **А.Е. Бобырев** и **Е.А. Криксунов** [1996, с. 52], «выбор структуры моделей во многом определяется задачами анализа». В круг задач изучения динамики популяций сигов р. Нижней Печоры (сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin, ряпушка *C. Albula sardinella* Val., пелядь *C. peled* Gmelin, омуль *C. autumnalis* Pallas), по мнению авторов, входят:



**Бобырев Александр Евгеньевич** (г.р. 1961) – отечественный математик, эколог.

**Криксунов Евгений Аркадьевич** (г.р. 1947) – отечественный ихтиолог, эколог; чл.-корр. РАН



- анализ динамических свойств популяционных систем (исследование их поведения, определяемого внутренней организацией воспроизводства);
- изучение реакций популяций на различные по характеру и продолжительности внешние воздействия;
- определение факторов, способных объяснить межгодовую динамику пополнения;
- изучение роли режима рыболовства в состоянии запаса и динамики вылова сигов.

Достижение этих целей потребовало синтеза обобщенной имитационной модели для описания каждой популяции (это связано, в первую очередь,



**Берталанфи Людвиг фон** (Ludwig von Bertalanffy; 1901-1972) – австрийский биолог-теоретик, системолог, философ.

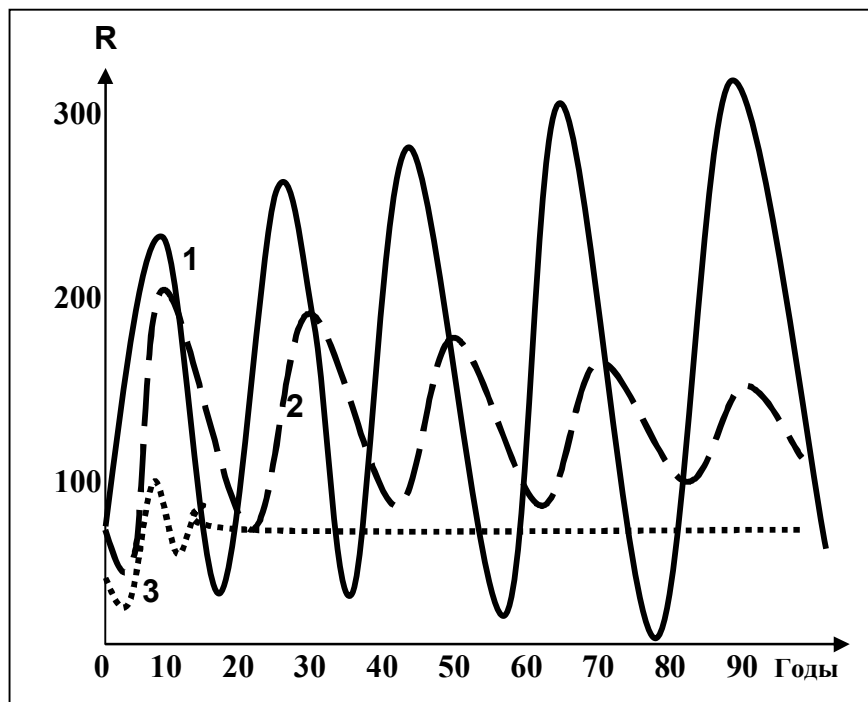
со сходными условиями обитания печорских сиговых рыб и наличием в их биологии целого ряда общих черт; популяционная специфичность отражалась собственным набором коэффициентов при описании процессов роста, смертности, воспроизводства, оценивании общей численности и биомассы); исключение составляет модель роста омуля, т. к. возрастные изменения массы этой рыбы описываются

простой экспонентой, в отличие от остальных, для которых более адекватным представляется описание с использованием *уравнения Берталанфи* [Bertalanffy, 1964].

Учитывая сходство основных свойств имитационных моделей отдельных популяций сиговых рыб, в качестве иллюстрации рассмотрим прогнозируемую динамику популяции пеляди. Высокая индивидуальная плодо-



витость пеляди (в среднем 64 тыс. икринок) не «уравновешивается» убылью (по разным причинам), несмотря на самые высокие (для сравниваемых популяций) значения не зависящей от плотности смертности молоди ( $\beta$ ), что приводит к возникновению автоколебаний пополнения популяции (см. **рис. 3.8**). По мере увеличения смертности (на рисунке представлены варианты роста на 10 и 40%), можно наблюдать постепенное исчезновение колебаний и некоторую стабилизацию пополнения. Еще раз, вслед за авторами [Бобырев, Криксунов, 1996, с. 66-67], повторю, что увеличение смертности может иметь различную природу (воздействие неблагоприятных факторов условий среды, увеличение продолжительности периода формирования пополнения в результате, например, недостаточной пищевой обеспеченности молоди, влияние промысла и пр.). Циклические и стохастические изменения параметра  $\beta$  еще больше разнообразят картину динамики популяций и демонстрируют гораздо более сложную (и близкую к реальной) природу популяционных изменений.



**Рис. 3.8.** Динамика пополнения (R, тыс. экз.) популяции пеляди при:  
 1 – неизменных условиях существования;  
 2 – при увеличении  $\beta$  на 10%;  
 3 – при увеличении  $\beta$  на 40%.



Еще один важный и не тривиальный вывод, который следует из анализа имитационных моделей динамики популяций сиговых рыб [Бобырев, Криксунов, 1996, с. 117]: «сложное поведение многовозрастных популяций, обусловленное наличием автоколебательных компонент, практически лишает смысла исследования, основанные на сопоставлении численности популяций с факторами среды, в поисках объяснений природы колебаний численности рыб». Действительно, мало быть осторожным при интерпретации корреляционных зависимостей (легко попасться на удочку «ложных корреляций»); наличие автоколебаний численности или биомассы популяций ставят перед исследователем чрезвычайно сложную задачу: необходимо оценить вклад в наблюдаемую суммарную изменчивость «внутренних» и «внешних» причин, что невозможно сделать без постановки специальных многофакторных экспериментов (см. главу 2, раздел 2).

**Модель оз. Дальнего.** Экосистема оз. Дальнего (бассейн р. Паратунка, Камчатка) была объектом многолетних (начиная с середины 30-х гг.) непрерывных исследований **Ф.В. Крогиус** и **Е.М. Крохина** [1956]. Небольшие размеры водоема (площадь озера – 1,36 км<sup>2</sup>, длина береговой линии – 6,1 км, средняя глубина – 31,5 м, объем – 42,8·10<sup>6</sup> м<sup>3</sup>) и относительная малочисленность стада красной (нерки) *Oncorhynchus nerka* (Walb.) – одного из основных объектов лососевого промысла на Камчатке – стали залогом успешных углубленных исследований экологического плана. Кроме того, в состав ихтиофауны этого озера входят кижуч (*Oncorhynchus kisutch* [Walb.]), голец (*Salvelinus malma* [Walb.]), трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.)



**Крохин Евгений Михайлович**  
(1903-1975) – отечественный географ, лимнолог, гидролог.

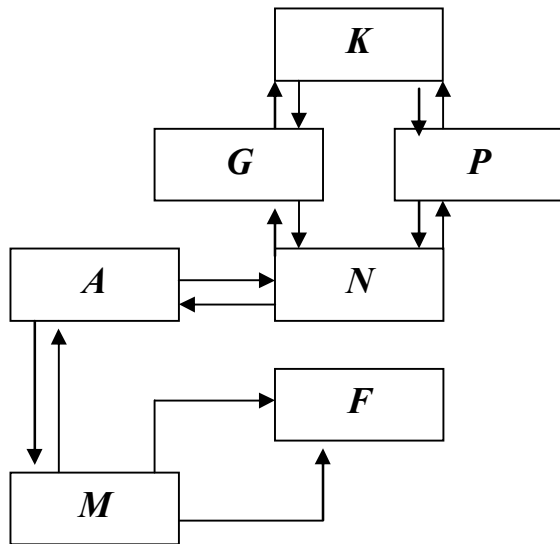


**Крогиус Фаина Владимировна**  
(1902-1989) – отечественный ихтиолог.

и девятииглая колюшка (*Pungitius pungitius* L.); с нерпой взаимодействуют трехиглая колюшка (конкуренция в питании планктоном) и голец (хищник для молоди нерки и трехиглой колюшки). Когда в 1964 г. к работам подключился В.В. Меншуткин, в руках исследователей находился уникальный материал почти 30-летних наблюдений за динамикой численности красной (нерки) и комплекса экологических причин, её обуславливающих, что позволило создать одну из первых имитационных моде-

лей водной экосистемы [Крогиус и др., 1969а,б, 1987; Меншуткин, 1971, 1993]<sup>10</sup>.

Подробная блок-схема основных связей в оз. Дальнем приведена авторами [Крогиус и др., 1969б, с. 31-32]; для моделирования была выбрана только часть этой схемы, которая воспроизведена на **рис. 3.8** (её подробный вариант также опубликован [Меншуткин, 1971, с. 153-154]). Всего в модель было включено 54 переменных, из которых 21 характеризовали три популяции рыб (6 для «озерной» молоди красной, 4 – для красной в море, 6 для колюшки и 5 – для гольца) для разных весовых групп рыб (10 групп для красной, 11 гольца и 5 колюшки). Среди них были показатели численности, веса, рациона, ската молоди в море, смертности от разных причин (в т. ч. и от хищничества), плодовитость и др. Трофические взаимоотношения гольца с красной и колюшкой были заданы эмпирической матрицей [Крогиус и др., 1969б, с. 56; Меншуткин, 1971, с. 158]. Число коэффициентов модели – около 400. Модель была реализована в виде системы конечно-разностных уравнений (временной шаг – один год) и написана на алгоритмическом языке АЛГОЛ-60.



**Рис. 3.8. Блок-схема модели связей в оз. Дальнем**

[Крогиус и др., 1969б, с. 32; Меншуткин, 1971, с. 154]:

*M* – морской промысел красной, *A* – морская часть популяции красной, *F* – прибрежный промысел красной, *N* – озерная часть популяции красной, *G* – популяция гольцов, *P* – планктон в озере, *K* – популяция колюшки.

<sup>10</sup> За работу "Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (Опыт кибернетического моделирования)" Ф.В. Крогиус, Е.М. Крохину и В.В. Меншуткину в 1971 г. была присуждена Государственная премия СССР.

Результаты моделирования следует признать удовлетворительными – средние значения ихтиомассы и численностей популяций рыб, полученные при различных режимах функционирования модели, оказались достаточно близки к величинам, наблюдавшимся в оз. Дальнем.

*Исследование* этой модели позволило установить ряд не всегда очевидных эффектов. Так, в широком диапазоне изменения параметров системы не было обнаружено предельной устойчивой точки для биомассы исследуемых популяций рыб (см., например, **рис. 3.9** [Крогиус и др., 1969б, с. 58] при отсутствии прибрежного и морского промыслов и неизменной во времени величины кормовой базы). «При неизменных во времени внешних условиях переменные, описывающие состояние системы, совершали стационарные во

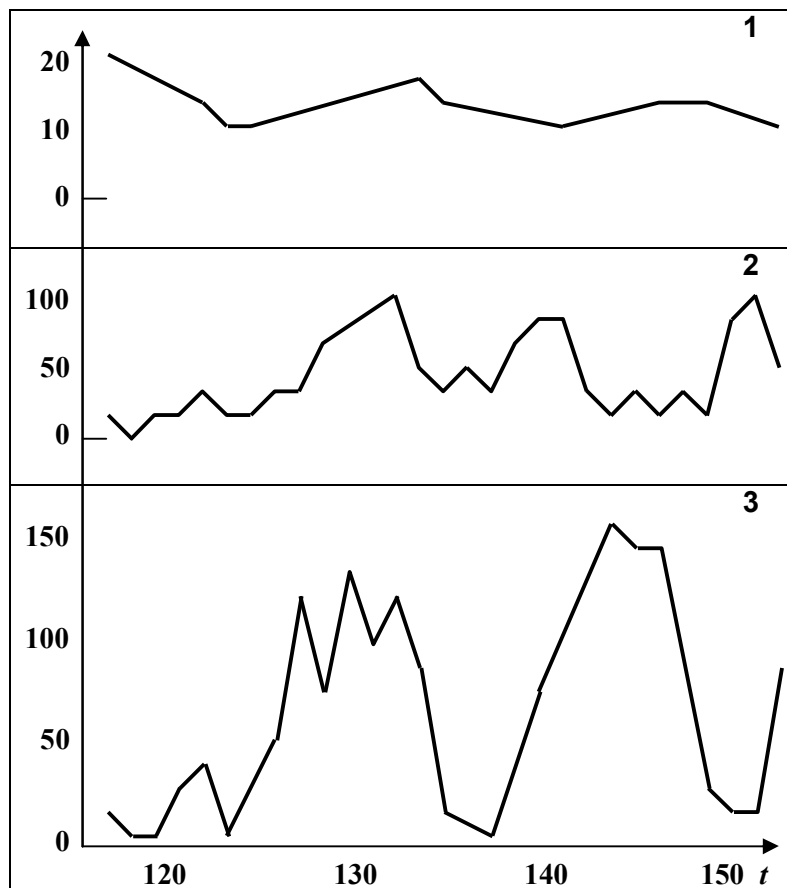


Рис. 3.9. Моделируемая ихтиомасса ( $t$ ) популяций гольца (1), колюшки (2) и молоди красной (3) при отсутствии промысла красной ( $t$  – годы)

времени колебания. В том же допустимом и осмысленном с биологической точки зрения диапазоне изменения параметров была обнаружена независимость статистических свойств колебаний переменных системы от начальных условий, причем начальные условия варьировали в пределах, разумных для выбранной ситуации» [Меншуткин, 1971, с. 159]. Еще один эффект, обнаруженный с помощью модели, состоял в том, что при постоянной величине кормовой базы численности популяций колебались в своего рода «коридорах» с ограничениями, как по максимальным, так и по минимальным значениям (для красной – это 100-150 и 15-20 т).

*Анализ чувствительности* модели показал, что важное значение для изучения динамики популяции красной имеет динамика выживания икры и мальков, в то время как некоторые другие параметры, на которые традиционно обращали внимание ихтиологи, оказались второстепенными для динамик и как отдельных популяций, так и системы в целом (например, всевозможные зависимости плодовитости рыб от различных условий). Интересным является и факт отсутствия пропорциональности между количеством корма и численностью питающейся рыбы – этот процесс явно нелинейный и усложнен всевозможными взаимодействиями, которые были учтены в модели. Наконец, была показана сильная реакция всей экосистемы на существенное повышение интенсивности промысла красной (с усилением промысла выловы постепенно растут до некоторой критической величины, после чего резко сокращаются и в некоторых случаях наступает необратимое падение численности популяции красной).

Очень важным методологическим выводом стал вывод о том, что для построения качественно и количественно адекватной модели требуются «одинаково подробные и надежные данные по всем популяциям (*выделено мной.* – Г.Р.), входящим в систему... Исследование модели наглядно показывает, как важно знать динамику всех звеньев экологической системы для правильного понимания происходящих процессов, не говоря уже о задачах прогнозирования и оптимизации» [Крогиус и др., 1969б, с. 80].

Уже 40 лет тому назад авторы модели осознавали, что «в самой структуре модели, в принципах её построения есть черты, позволяющие рассматривать её лишь как промежуточный этап исследования» [Крогиус и др., 1969б, с. 81]. Модель экосистемы оз. Дальнего построена на «энергетическом принципе» и «не может отобразить всего богатства причинно-следственных связей в изучаемой системе из-за резкого различия величин потоков энергии на крайних трофических уровнях» [Меншуткин, 1993, с. 32]. Поэтому в развитие данной модели для описания в рамках одной системы разнородных по смыслу и размерностям величин (уровень озера, температура воды, продукция фитопланктона, биомасса зоопланктона, проход красной на нерест и пр.), В.В. Меншуткиным [1993, 2010] предложено использовать аппарат нечетких множеств и логико-лингвистическое описание экосистемы [Заде, 1974, 1976]. При этом для создания новой модели экосистемы оз. Дальнего были использованы только те переменные, которые непосредственно наблюдались и оце-

нивались, что и объясняет не всегда оптимальный набор параметров для описания процессов в экосистемах (отсутствуют, например, данные по радиационному и тепловому балансу озера,



**Полищук  
Юрий  
Михайлович**  
(г.р. 1938) –  
отечественный  
математик,  
системолог,  
эколог.

общему азоту и фосфору, продукции зоопланктона и пр.). Замечу, что приемы имитационно-лингвистического моделирования для описания систем с природными компонентами использовал **Ю.М. Полищук** [1992].

**Модели оз. Байкал.** Естественно, что одна из уникальнейших экосистем мира, объект всемирного природного наследия – озеро Байкал, – комплексно изучается уже более 70-и лет (нельзя переоценить вклад в эти исследования «трех поколений Кожовых»: **М.М. Кожова**, **О.М. Кожовой** и **Л.Р. Измestьевой** [Кожов, 1931, 1962; Кожова, Мельник, 1977; Измestьева, Кожова, 1988; Lake Baikal., 1998; Измestьева и др., 2006]), что делает её «удобным» объектом для математического моделирования. Написание этого подраздела мне облегчает весьма удачный обзор математических моделей экосистемы оз. Байкал [Зилов, 2006а]. Подчеркну и следующий факт: спектр моделей экосистемы оз. Байкал является хорошей иллюстрацией *принципа множественности моделей* сложных систем.



**Кожов  
Михаил Михайлович**  
(1890-1968) –  
отечественный зоолог,  
гидробиолог,  
байкаловед.



**Кожова  
Ольга Михайловна**  
(1931-2000) –  
отечественный  
гидробиолог, эколог,  
байкаловед.



**Измestьева  
Любовь Равильевна**  
(г.р. 1952) –  
отечественный  
гидробиолог,  
байкаловед.

Очень кратко рассмотрю (точнее, «обозначу») три модели 1978 г., «собранные» под одной обложкой в коллективной монографии "Модели природных систем".

**Энергетическая модель пелагического сообщества.** В этой модели, разработанной **Л.Я. Ащепковой, В.И. Гурманом** и О.М. Кожовой [1978a], описаны межгодовые изменения осредненных энергетических характеристик экосистемы оз. Байкал под воздействием внешних факторов. Модель квазиимитационная, точечная, задает изменение биомассы следующих компонент:

1. фитопланктон,
2. эпишура,
3. циклоп,
4. макрогектопус,
5. омуль,
6. пелагические бычки,
7. голомынка,
8. нерпа,
9. бактерии,
10. детрит.



**Ащепкова Лариса Яковлевна**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Гурман Владимир Иосифович**  
(г.р. 1934) –  
отечественный  
математик, эколог.

Модель имеет следующий общий вид:

$$db_1 / dt = r_{01} - q_1 - m_1 - \sum_j r_{1j}$$

$$db_i / dt = \sum_j r_{ij} - q_i - m_i - u_i - \sum_j r_{ij} \quad i = 2, 3, \dots, 9$$

$$db_{10} / dt = \sum_{i=1}^8 m_i + \sum_{i=1}^8 u_i - r_{10,9} + A - S_1 - S_2$$

где  $A$  – годовой приток аллохтонного органического вещества водами рек,  $S_1$  – седиментация,  $S_2$  – сток через р. Ангару:  $S_1 = 6,7 \cdot b_{10}$ ,  $S_2 = 20 \cdot b_{10}$ . Кроме того, для омуля и нерпы под знаком второй суммы через соотношения  $r_{5,0} = \varphi_5 \cdot b_5$  и  $r_{8,0} = \varphi_8 \cdot b_8$  учтен прямо пропорциональный биомассам вылов этих видов. Остальные параметры обозначают:  $b_i$  – биомассы  $i$ -х компонент,  $r_{ij}$  – поток энергии от  $i$ -го компонента к  $j$ -му,  $q_i$  – энергетический обмен компонента  $i$ ,  $m_i$  – потери энергии со смертью  $i$ -го компонента ( $q_i$  и  $m_i$  линейно зависят от  $b_i$ ),  $u_i$  – неусвоенные остатки пищи компонента  $i$ . Потоки энергии (рациона) определялись по формуле Меншуткина<sup>11</sup>:

<sup>11</sup> В модели были испробованы еще два способа описания рациона – по формулам **Вольтерра** и **Ивлева**, но анализ этих моделей показал, что такое описание рациона не обеспечивает устойчивость решения.

1. **Вольтерра Вито** (Vito Volterra; 1860-1940) – итальянский математик; почетный академик АН СССР.
2. **Ивлев Виктор Сергеевич** (1907-1964) – отечественный зоолог, ихтиолог.



1



2

$$r_{ij}(b_i, b_j) = c_{\max}^j \cdot b_j \cdot \lambda_{ij} \frac{1 - e^{-\xi_i \delta_i}}{\delta_i},$$

где  $c_{\max}^j(b_j)$  – удельный максимальный рацион ( $c_{\max}^j(b_j) = \alpha_j e^{-\beta_j b_j}$ ),  $\lambda_{ij}$  – доля  $i$ -го компонента в питании  $j$ -го,  $\alpha_j$ ,  $\beta_j$ ,  $\xi_i$ ,  $\delta_i$  ( $i = \overline{2,9}$  и  $j = \overline{2,10}$ ) – постоянные коэффициенты.

Авторы провели идентификацию более 50 коэффициентов модели, исследовали её на устойчивость. *Предварительные эксперименты* с моделью (например, увеличение или понижение ежегодного притока аллохтонного органического вещества на 20% привел, соответственно, к повышению на 6% и понижению на 8% первичной продукции озера; двукратное увеличение добычи нерпы увеличил потерю биомассы популяции всего на 2% и пр.) показали её существенную зависимость от коэффициентов ( $\alpha_j$ ,  $\beta_j$ ,  $\xi_i$ ,  $\delta_i$ ); «поэтому для проведения широкой программы машинных экспериментов и выдачи надежных рекомендаций по допустимым величинам тех или иных внешних воздействий или выбору рациональных режимов эксплуатации требуется содержательное уточнение этих параметров опытным путем специально для Байкала (выделено мной. – Г.Р.)» [Ащепкова и др., 1978а, с. 57].

**Сезонная модель пелагического сообщества.** Данная модель [Ащепкова и др., 1978б], фактически, повторяет подход к моделированию, использованный В.В. Меншуткиным (благо, он является соавтором и этой модели), при создании модели оз. Дальнего. Это – матричная модель следующего вида:

$$x(t) = A \cdot x(t) + B \cdot x(t-1) + C \cdot u(t)$$

где  $x(t) = \{x_1(t), \dots, x_{120}(t)\}$ ,  $x_i(t) \in [0, 1]$  – вектор фазовых переменных модели в год  $t$ ;  $u(t) = \{u_1(t), \dots, u_{20}(t)\}$ ,  $u_i(t) \in [0, 1]$  – вектор входных переменных (состояние погодных условия, речной сток, толщина снега и льда, интенсивность промысла омуля, желтокрылки и нерпы и др.);  $A$ ,  $B$  и  $C$  – матрицы с элементами  $\{a_{ij}$  [коэффициенты влияния внутри года],  $b_{ij}$  [межгодовые связи],  $c_{ik}$  [зависимость переменных модели от внешних условий]  $\} \in [-1, 1]$ ,  $i, j = 1, 2, \dots, 120$ ,  $k = 1, 2, \dots, 20$ , причем

$$\sum_{j=1}^{120} (|a_{ij}| + |b_{ij}|) + \sum_{k=1}^{20} |c_{ik}| = 1, \quad i = 1, 2, \dots, 120.$$

Иными словами, модель оперирует не абсолютными значениями переменных, а лишь их оценками (от  $-1$  [сильное отрицательное влияние] через  $0$  [отсутствие влияния] до  $+1$  [сильное положительное влияние]), что позволяет лишь качественно трактовать результаты.

*Многочисленные эксперименты* с этой моделью позволили авторам получить ряд не тривиальных качественных результатов (существенное

влияние промыслового усилия на численность популяции омуля, отсутствие зависимости биомассы рыбных популяций от метеоусловий, отсутствие в системе автоколебаний и пр.), что свидетельствует о том, что данная модель в состоянии «отражать некоторые процессы, происходящие в реальной экосистеме оз. Байкал... Модель такого типа, по-видимому, будет полезна как промежуточный этап построения комплексной модели экосистем оз. Байкал, в которой будут учтены не только функциональные связи, но и потоки вещества и энергии (выделено мной. – Г.Р.)» [Ащепкова и др., 1978б, с. 65].

Сохранив те же функции для имитации гидробиологических процессов, В.В. Меншуткин с соавторами [1981] разработали новую камерную модель озера, в которой акватория была представлена 65 площадками по 484 м<sup>2</sup> и двумя слоями по глубине (до и глубже 50 м).

**Модель загрязнения экосистемы южной части оз. Байкал.** Целью создания данной действительно имитационной модели [Горстко и др., 1978] стало изучение антропогенного воздействия на качество вод Байкала (стоков р. Селенги, несущей недостаточно очищенные сточные воды предприятий, и сбросов вод Байкальского целлюлозного завода [БЦЗ]).

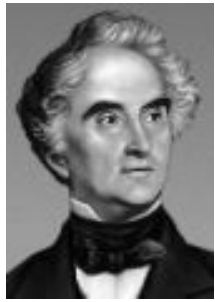
Модель дискретна по времени (шаг  $\Delta t$  составляет 5 суток). Гидродинамический блок дает приближенное описание водообмена в Байкале, для чего поверхность южной части озера (включая Селенгинское мелководье) была разбита на 9 районов и 2 слоя (до и глубже 200 м). За один шаг модели водообмен совершается только между «ячейками», имеющими ненулевую площадь соприкосновения. Блоки «Фитопланктон» и «Гидрохимический режим» учитывают вертикальную структуру экосистемы Байкала (0–25 м [этот слой, в свою очередь, подразделяется на 5 равных по величине слоев], 25–50 м, 50–200 м и 200 м – дно). Распределение всех компонентов модели в этих слоях предполагается равномерным. В качестве иллюстрации, ограничусь (как и авторы [Горстко и др., 1978, с. 72–73]) описанием фитопланктона для наиболее важного в продукционном отношении слоя 0–25 м (нумерация «подслоев» ведется сверху вниз –  $k = 1$  для 0–5 м). Тогда

$$\Phi_{ik}(t+1) = \Phi_{ik}(t) + P_{ik}(t) - (\varepsilon 1_i + \varepsilon 2_i) \cdot \Phi_{ik}(t) - \sum_j R_{ij} Z_j(t) + \sum_{l=1}^6 a_{lk} \Phi_{il}(t),$$

где  $\Phi_{ik}$  – концентрация  $i$ -го вида фитопланктона в  $k$ -ом слое;  $P_{ik}(t)$  – прирост биомассы  $i$ -го вида фитопланктона в  $k$ -ом слое за счет ассимиляции:  $P_{ik} = (1 - K1_i) \cdot PB_{ik}$ ,  $PB_{ik} = A_i \cdot \eta \cdot \omega_i \cdot c_{ik} \cdot \Phi_{ik}$ ,  $PB_{ik}$  – валовая продукция в сыром весе,  $K1_i$  – коэффициент интенсивности выделений  $i$ -го вида водорослей,  $A_i$  – скорость фотосинтеза в оптимальных условиях,  $\eta$  – коэффициент относительной продолжительности дня,  $\omega_i \leq 1$  – коэффициент относительной нехватки биогенов,  $c_{ik}$  – обобщенный показатель фотосинтетической активности вида  $i$



( $c_{ik} = 1$  при оптимальных условиях);  $\varepsilon_{1i}$  – коэффициент интенсивности трат на дыхание вида  $i$ ,  $\varepsilon_{2i}$  – коэффициент естественной смертности,  $a_{jk}$  – коэффициент перераспределения фитопланктона между слоями вследствие вертикальных перемещений;  $R_{ij}$  – доля  $i$ -го вида фитопланктона в рационе  $j$ -го



**Либих Юстус**  
(Justus von Liebig;  
1803-1873) –  
немецкий  
химик.

вида зоопланктона,  $Z_j$  – концентрация  $j$ -го вида зоопланктона. Коэффициент  $c_{ik}$  зависит (с учетом *принципа Либиха*) от освещенности, температуры, концентрации азота, фосфора... Оценка неизвестных параметров-коэффициентов модели проводится по литературным данным, экспериментально, статистическими методами и путем «подгонки» с помощью имитационных экспериментов.

Не менее подробно описаны блоки «Зоопланктон», «Омуль», «Бентос» и пр. Особое внимание уделено блоку, имитирующему поля концентраций загрязнения в районе впадения Селенги и БЦЗ (здесь широко используются классические методы гидродинамики и уравнение турбулентной диффузии). К сожалению, отсутствие пространственно-распределенной информации о гидробионтах в этой части Байкала не предоставило возможность авторам рассмотреть поведение гидробионтов в условиях реальных и смоделированных полей загрязнения<sup>12</sup>.

Блочный принцип построения имитационной модели позволил авторам провести независимую идентификацию отдельных блоков. При этом, особенно важно, что в качестве одного из основных требований к математической модели как реальному инструменту экологического мониторинга, выступает требование адаптивности («способность уточнять значения параметров по мере поступления новых наблюдений и изменять свою структуру и параметры в соответствии с изменениями объекта» [Никаноров и др., 1979, с. 159]).

<sup>12</sup> Проблема идентификации параметров имитационной модели продолжает оставаться актуальной. Использовать информацию из статистических источников или результатов экспериментальных и мониторинговых работ других организаций, зачастую, не удастся по той причине, что эта информация собиралась «под иные задачи» и не всегда пригодна для тех целей, которые преследует имитационное моделирование. В качестве еще одного примера, приведу ситуацию в нашем Институте экологии Волжского бассейна РАН, – при наличии очень качественной гидродинамической модели распространения загрязняющих веществ от источников загрязнения на водных объектах [Селезнёв и др., 1999; Селезнёва, Селезнёв, 2008], «наложить» на эту основу данные гидробиологических исследований не удастся, так как каждый исследователь выполняет свои конкретные работы. Поэтому эффективность имитационного моделирования может быть повышена только при наличии *специальной программы* создания имитационной модели, когда «эксперимент и моделирование должны идти рука об руку» [Seligman, 1976, p. 94].

**Модель антропогенных возмущений экосистемы озера.** После ак-

тивности имитационного моделирования экосистемы оз. Байкал конца 70-х начала 80-х гг. прошлого столетия, наступил некоторый спад. Новый интерес к имитационным моделям экосистемы оз. Байкал приходится на начало нового века и связан с работам **Е.М. Зилова** [Silov, 1999; Kozhova, Silov, 2001; Зилов, 2004а, 2006а, 2010; Silov, Oh, 2004 и др.].



**Зилов Евгений Анатольевич** (г.р. 1963) – отечественный гидробиолог.

Величины биомасс всех компонентов экосистемы оз. Байкал непрерывно колеблются [Lake Baikal., 1998], причем, это связано и с внутренними механизмами взаимодействия этих компонент, и с воздействием внешних (природных и антропогенных) факторов. Именно этим Зилов объясняет выбор метода моделирования – *моделирование возмущений экосистемы озера*. Суть этого метода состоит в том, что естественная динамика рассматривается как некая прямая («нулевое» состояние), а внешние воздействия принимаются как отклонения от этого состояния с положительным (увеличение) или отрицательным (уменьшение) знаком [Silov, 1999; Зилов, 2006а, с. 60]. Тогда модель имеет следующий вид:

$$dR/dt = Q(R - R^*) + u + r,$$

где  $R$  – вектор состояния экосистемы (биомассы и концентрации компонентов),  $R^*$  – вектор невозмущенного состояния экосистемы (многолетние средние),  $u$  – вектор внешних воздействий (поступление загрязнений),  $r$  – вектор переноса компонентов (миграция, перенос течением, диффузия между ячейками и пр.),  $Q$  – матрица взаимовлияний компонентов экосистемы. Однако в этой формулировке модели предполагается, что нам известен вектор невозмущенного состояния экосистемы  $R^*$ , что на самом деле не так. Поэтому в моделировании используется несколько иная модель в терминах отклонений:

$$dZ_j/dt = \sum_{j=1}^N Q_{ij} \cdot Z_j + U_i,$$

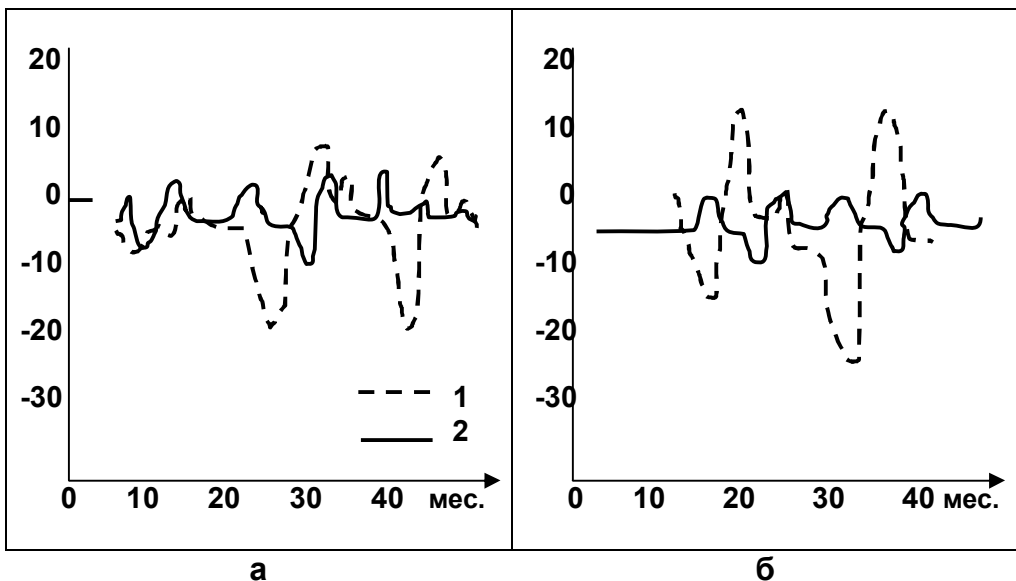
где  $Z$  – вектор отклонений показателей состояния,  $N$  – число показателей,  $U$  – вектор управления. С учетом гидрологического блока (озеро разделено на 21 камеру – три слоя по глубине [до 50 м, 50–250 м и 250 м – дно] и два верхних слоя разбиты на 10 районов) имеем:

$$dZ_k^i/dt = \sum_{j=1}^N Q_{ij} \cdot Z_k^i + (1/V_k) \cdot \left[ \sum_{l \in L} \{P_{lk} Z_l^j - P_{lk} Z_k^i + D_{kl} (Z_l^i - Z_k^i)\} \right] + U_k^i,$$

где  $L$  – агрегат соседних камер,  $P$  и  $D$  – матрицы турбулентности и диффузии,  $V$  – вектор объемов камер.

Сценарии *модельных экспериментов* выбирались на основе доступных опубликованных данных. Приведу только один пример работоспособности данной модели [Зилов, 2006а, с. 66] – смоделированная динамика отклонений концентрации фитопланктона и зоопланктона (см. **рис. 3.10**). Полученные траектории отклонений промоделированных параметров весьма наглядно демонстрируют «разбалансировку» всей экосистемы, которая наступает (в зависимости, в данном случае, от точечного воздействия [р. Селенга]) через один год (для других вариантов воздействий – через 0,5-2 года).

Основной заслугой Е.М. Зилова следует признать использование при построении модели экосистемы оз. Байкал результатов оригинальных наблюдений и опытов (на основе более чем 400 экспериментов в мезокосмах получен ряд закономерностей взаимодействия сообщества планктонных организмов с различными факторами воздействия [Зилов, 2004а, 2010]), выполненных по единой методике, что позволило идентифицировать и верифицировать модель и обнаружить значительные различия в реакции зимнего и летне-осеннего планктонных комплексов на внешние воздействия.



**Рис. 3.10.** Динамика отклонений (мкг/л) концентраций фитопланктона (1) и зоопланктона (2) в поверхностном слое оз. Байкал при поступлении загрязнителей с осадками (а) и с водами р. Селенги (б)

**Модель Нарочанских озер.** Хорошо изученные озера – Нарочь<sup>13</sup>, Мясстро и Баторино, – расположенные в бассейне р. Нарочь на северо-западе Белоруссии, послужили основой для построения имитационной модели биотического круговорота в водной экосистеме. Активные гидробиологические исследования этих озер<sup>14</sup> начались в начале 60-х под руководством **Г.Г. Винберга** [Продукционно-биологические..., 1973; Винберг, 1985; Экологическая система..., 1985] и были продолжены под руководством **Л.М. Сущени** [Сущени, Алимов, 1990]; сегодня их возглавляет **А.П. Остапеня** [Бюллетень экологического..., 2007].



**Винберг Георгий Георгиевич**  
(1905-1987) – отечественный гидробиолог; чл.-корр. АН СССР.



**Сущени Леонид Михайлович**  
(г.р. 1929) – отечественный, белорусский зоолог, гидробиолог, эколог; академик АН СССР и РАН.



**Остапеня Александр Павлович**  
(1939-2012) – отечественный, белорусский гидробиолог.

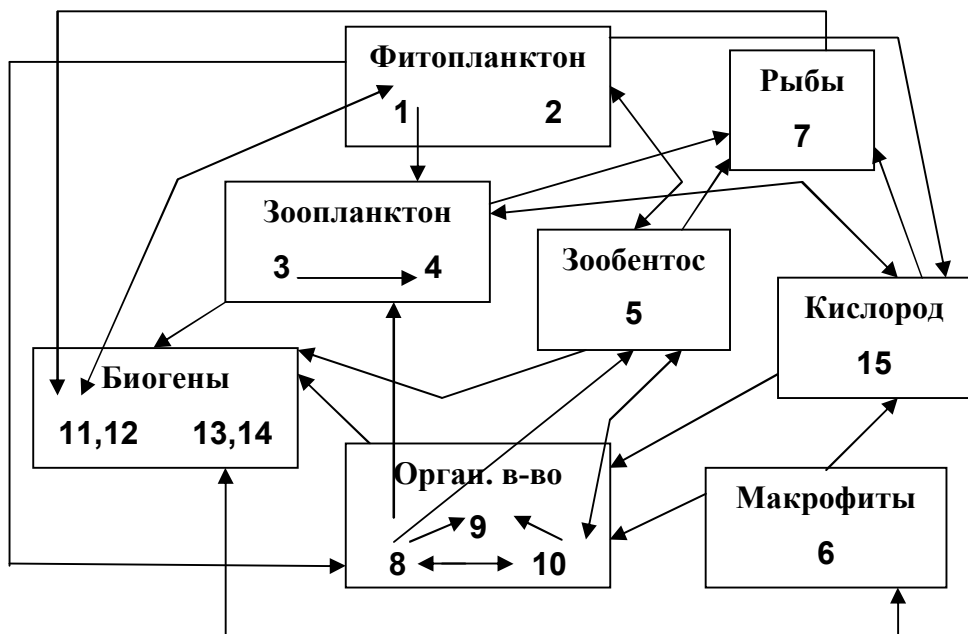
Модели экосистем Нарочанских озер «точечные» (без учета пространственной неоднородности компонент экосистем; все расчеты ведутся для усредненного по всему озеру столбу воды с площадью основания, равного  $1 \text{ м}^2$ ), имеют одинаковую структуру и все различия в их функционировании объясняются различиями в значениях используемых параметров моделей (по приведенной выше классификации – это квазиимитационные модели). И хотя автор этих моделей [Умнов, 1997, с. 79] считает, что «сам по себе этот факт нетривиальный, и то, что на этом принципе удалось построить правдоподобное описание функционирования экосистем озер разной трофии, вселяет надежду на то, что поиск единого структурно-функционального описания экосистем, основанного на экологических группировках гидробионтов, оправдан и может привести к успеху», представляется, что этот оптимизм

<sup>13</sup> Благодаря трудам Г.Г. Винберга и учеников его школы, оз. Нарочь включено в международный список 100 наиболее изученных озер мира [Сущени, Остапеня, 2005].

<sup>14</sup> Нарочанская биологическая станция Белорусского госуниверситета была создана в 1948 г.

преждевременен. Выше неоднократно подчеркивался важный системологический принцип множественности моделей, в силу которого экстраполяция результатов моделирования с одного объекта на другой должна быть весьма осторожной. По-видимому, с позиции целей моделирования, можно говорить о некотором едином (для группы объектов – в этом случае, Нарочанских озер) подходе к моделированию, но не об одной «всеобщей» модели, которая описывала бы все объекты данного класса (все озера) и могла бы «ответить» на все вопросы (цели) моделирования (в частности, совершенно ясно, что «точечная» и «пространственно-распределенная» [гетерогенная] модели будут давать разные результаты).

Структурно-функциональная организация экосистемы озера, используемая для моделирования, показана на блок-схеме (см. **рис. 3.11** [Умнов, 1997, с. 80, 84]).



**Рис. 3.11.** Блок-схема модели экосистемы озера (пояснения в тексте)

В каждый момент времени в модели рассчитывается состояние следующих переменных:

1. мелкий фитопланктон,
2. крупный фитопланктон,
3. зоопланктонные фильтраторы,

4. зоопланктонные эврифаги,
5. зообентос,
6. макрофиты,
7. рыбы,
8. взвешенное мертвое органическое вещество совместно с разлагающими его бактериями (ВОВ),
9. растворенное органическое вещество совместно с разлагающими его бактериями (РОВ),
10. седиментированное органическое вещество совместно с разлагающими его бактериями,
11. минеральный азот, растворенный в воде,
12. минеральный фосфор, растворенный в воде,
13. пул минерального азота, содержащийся в донных отложениях,
14. пул минерального фосфора, содержащийся в донных отложениях,
15. кислород, растворенный в воде.

Модель представляет собой систему 28 дифференциальных уравнений и не менее 100 вспомогательных соотношений, количественно описывающую взаимодействие между собой перечисленных переменных; параметров (коэффициентов) модели – не менее 300.

*Верификация модели* иллюстрируется на примере сезонной динамики биомассы фитопланктона (см. **рис. 3.12** [Умнов, 1997, с. 100-101]). Сопоставление результатов расчета с экспериментальными данными демонстрирует высокую адекватность квазиимитационной модели (и количественную, и качественную). Прежде всего, это подчеркивает и А.А. Умнов, в наименее трофном оз. Нарочь отмечен весенний и летний максимумы биомассы фитопланктона, а в озерах Мястро и Баторино – только один летний максимум. С ростом трофии озер модель демонстрирует нарастание максимальных значений биомассы фитопланктона. Наконец, согласно проведенным расчетам, доля мелкого фитопланктона в течение вегетационного периода нарастает, что соответствует среднегодовым многолетним данным (для оз. Нарочь – 30% от общей биомассы, Мястро – 42% и Баторино – 51% [Остапеня и др., 1973; Материалы..., 2000, 2003, 2007]).

*Исследование модели* не включало анализ чувствительности, а состояло в проверке адекватности результатов расчетов тех процессов, по которым нет экспериментальных данных (таким образом, можно говорить лишь о качественном соответствии результатов расчетов представлениям о характере протекания рассматриваемых процессов). На **рис. 3.13** [Умнов, 1997, с. 112] показана смоделированная картина круговорота азота (по фракциям). Она вполне интерпретируема:

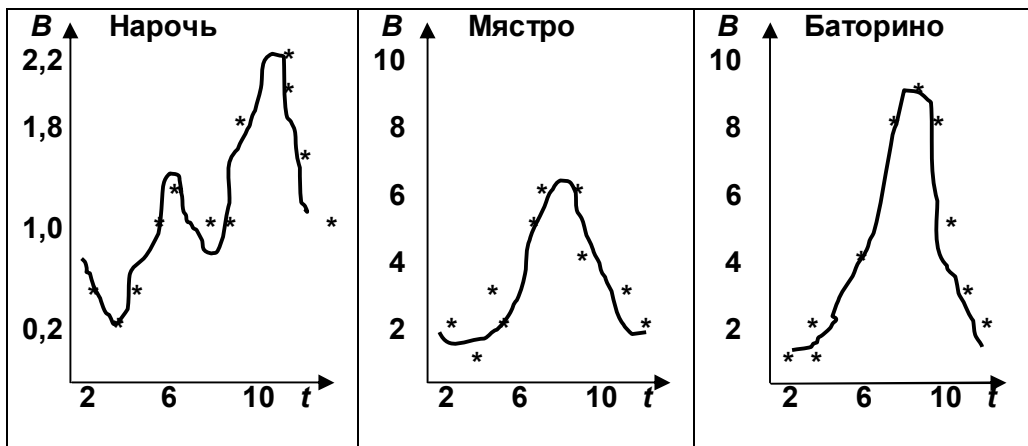


Рис. 3.12. Динамика биомассы фитопланктона в озерах (верификация модели):  $B$  – биомасса ( $\text{гС}/\text{м}^2$ );  $t$  – время (мес.)

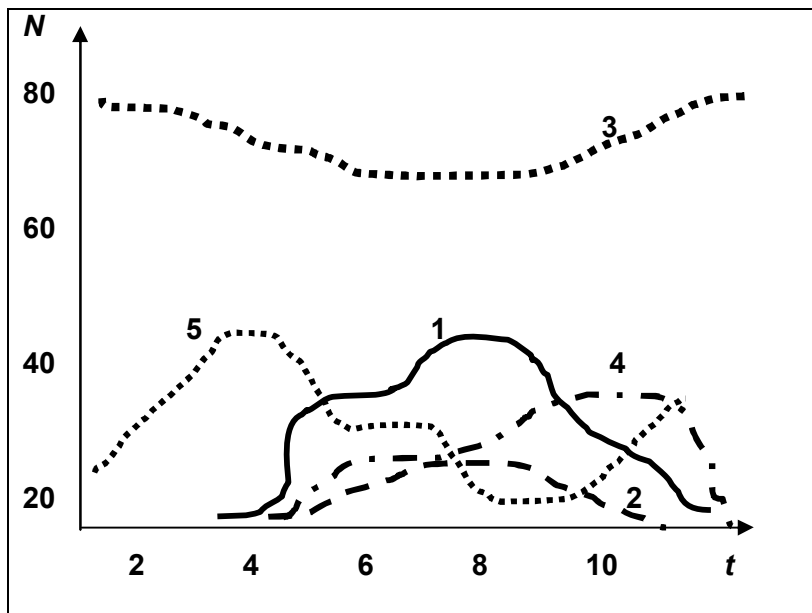


Рис. 3.13. Динамика распределения азота по фракциям: 1 – фитопланктон, 2 – зоопланктон, 3 – РОВ, 4 – БОВ, 5 – минеральная форма.

- значительное количество азота в течение года сосредоточено в трудно окисляемом РОВ – только в середине лета концентрация азота снижается;
- в зимнее время по мере минерализации органического вещества в воде накапливается азот в минеральной форме, который в вегетационный период переходит из воды в органическое вещество тел гидробионтов (больше – в фитопланктон, меньше – в зоопланктон);
- осенью по мере отмирания фито- и зоопланктона азот переходит в ВОВ,
- ближе к зиме, по мере его разложения, азот снова переходит в РОВ и минеральную форму, что логично замыкает круговорот.

После того, как модель подтвердила свою работоспособность, она используется для исследования возможных изменений состояния экосистем (*экспериментирование с моделью*), которые могут быть вызваны тем или иным воздействием на них (в частности, поступлением в озера биогенных элементов – азота или фосфора, азота и фосфора в разных соотношениях и массивированной нагрузки [десятикратное превышение естественной нагрузки озер биогенами]). Каждый из вариантов расчета заставляет размышлять о причинно-следственных связях модельно описываемых феноменов. Так, например, при увеличении поступления минерального фосфора в озера в 3 раза (с 0,04 до 0,11 г/м<sup>2</sup>-год), первичная продукция в озерах растет почти линейно и увеличивается в 2-3 раза, причем, эффективность включения в биотический круговорот вновь поступившего в водоем минерального фосфора с ростом уровня трофности озер падает. Это позволяет предположить, что «процесс эвтрофикации Нарочанских озер сдерживается лимитированием по фосфору». Достаточно логичный вывод, который в условиях дефицита экспериментальной информации мог быть сделан только по результатам имитационного моделирования.

**Модели биоинвазий.** Вопросу о проникновении новых видов (биоинвазия) в исходно не свойственные им местообитания в последнее время уделяется все более пристальное внимание. И это связано не только с практической значимостью проблемы, но и с её теоретической направленностью, т. к. она напрямую «выходит» на вопросы формирования и эволюции биотических сообществ [Brown, Sax, 2004; Криксунов и др., 2010]. При этом следует иметь в виду, что с точки зрения воздействий видов-вселенцев на трофическую и функциональную структуры экосистем, можно различать инвазии по типу конкурентного замещения (проникновение чужеродных видов растений в наземные растительные сообщества, т. к. практически все растения нахо-



дятся на одном трофическом уровне) и по типу удлинения трофической цепи (виды-паразиты, не испытывающие ресурсного дефицита).

На примере гидроэкосистем Нарочанских озер и оз. Сямозеро (Карелия), Е.А. Криксунов с коллегами [Криксунов и др., 2005, 2010; Медвинский и др., 2006; Гоник и др., 2007] продемонстрировали возможности имитационного моделирования (балансовая трофическая модель Ecorpath/Ecosim [Christensen et al., 2000] и динамические модели системы «хищник–жертва») для выявления ведущих факторов, обеспечивающих вселение моллюска дрейссены *Dreissena polymorpha* и корюшки *Osmerus eperlanus*. Обе эти инвазии относятся к «типу удлинения трофической цепи».

Модель Ecorpath/Ecosim строится исходя из предположения о равновесном состоянии экосистемы; баланс продукции и элиминации в трофической системе «потребитель–ресурс» описывается системой однотипных уравнений следующего вида

$$B_i \cdot (P/B_i) \cdot EE_i - EX_i = \sum [B_j \cdot (Q/B_j) \cdot DC_{ji}] ,$$

где  $B_i$  – биомасса вида  $i$ ,  $P/B_i$  – скорость продуцирования биомассы видом  $i$ ,  $EE_i$  – экотрофическая эффективность (доля продукции вида  $i$ , вовлекаемая в трофические цепи),  $EX_i$  – убыль биомассы, связанная с промыслом или эмиграцией,  $B_j$  – биомасса вида  $j$ , являющегося потребителем вида  $i$ ,  $Q/B_j$  – удельная скорость потребления вида  $j$ ,  $DC_{ji}$  – доля вида  $i$  в рационе вида  $j$ .

Данная модель не обладает высокой прогностической силой (именно в силу предположения о равновесности экосистемы); однако, с её помощью можно оценить различия двух равновесных состояний (например, для Сямозера до и после вселения корюшки [Криксунов и др., 2010]).

Оригинальные динамические модели обсуждались выше [Бобырев, Криксунов, 1996]; здесь лишь укажу, что анализ пространственной неоднородности (две зоны, различающиеся скоростями протекания процессов размножения, трофического взаимодействия и пр.) как фактора, способного определять уязвимость сообщества по отношению к чужеродным видам, был проведен на сходной модели [Медвинский и др., 2006; Гоник и др., 2007].

Очень важной для результатов моделирования стала следующая гипотеза: «биологическая инвазия будет иметь наивысшие шансы на успех, если спектр питания вида-вселенца будет включать в себя организмы именно тех трофических групп, которые вносят наиболее значимый вклад в формирование "избыточной" (не утилизируемой внутри системы) продукции» [Криксунов и др., 2010, с. 441]. Формализация этой гипотезы задана следующим соотношением:

$$D_i = \frac{B_i(P/B_i)(1 - EE_i)}{\sum_{i=1}^n [B_i(P/B_i)(1 - EE_i)]} ,$$

где  $D_i$  – доля группы организмов  $i$  в «рационе» вида-вселенца,  $n$  – число групп в моделируемом сообществе.

Реализация, например, модели Ecospath/Ecosim с расчетом  $D_i$  для дрейссены, внедрившейся в Нарочанские озера, показала, что при  $P/B_{\text{Дрейссена}} = 3,0 \text{ год}^{-1}$  и  $Q/B_{\text{Дрейссена}} = 16,0 \text{ год}^{-1}$ , общая величина доступной *Dreissena polymorpha* продукции оказывается достаточной для устойчивого поддержания её биомассы на уровне  $55 \text{ г/м}^2$ , что удовлетворительно согласуется с результатами мониторинговых наблюдений.

Использование имитационного моделирования для описания развития инвазионных процессов под воздействием обеспеченности ресурсами, проведенное Е.А. Криксуновым с соавторами [2010], позволило получить дополнительную «информацию к размышлению» по проблеме живучести или *резистентности* (от лат. *resisto* – противостояю, сопротивляюсь) экосистем к проникновению чужеродных видов. Классические представления о процессах формирования видового состава сообществ [Уиттекер, 1980], основанные на *правиле обязательности заполнения экологической ниши* (см. главу 11, раздел 1 и [Розенберг и др., 1999]), могут быть расширены и даже пересмотрены [Tilman, 2004; Melbourne et al., 2007]. Процитирую Е.А. Криксунова с соавторами [2010, с. 448-449]: «Представление о том, что каждый встраивающийся в сообщество вид занимает определенное положение в "пространстве экологических ниш" системы, оставляя тем самым все меньше места для последующих инвайдеров, оказывается излишне упрощенным, так как в условиях пространственно-временной гетерогенности среды экологические ниши приобретают подвижность, а само "пространство ниш" преобразуется под воздействием вида-вселенца. Естественно, любое сообщество не способно принимать в себя новые виды до бесконечности, однако это ограничение связано не с достигнутым уровнем видового разнообразия, а с исчерпанием общесистемных ресурсов».

**Модель эвтрофикации датских озер.** Данная модель была построена **С. Йоргенсеном** [Jørgensen, 1976, 1983; Йоргенсен, 1985] и адаптирована применительно к нескольким озерам Дании (Харальдстед [Haraldsted], Гир-



**Йоргенсен  
Свен**  
(Sven Erik  
Jørgensen;  
г.р. 1934) –  
датский  
химик,  
эколог.

**Моно Жак**  
(Jacques  
Lucien Monod;  
1910-1976) –  
французский  
биохимик;  
лауреат  
Нобелевской  
премии  
(1965 г.).



стинге [Gyrstinge], Лингби (или Люнгбю [Lyngby]), Глумсё [Glumsø] и др.). Модель предназначена для описания динамики трансформации углерода, азота и фосфора в неглубоких водоемах (число слоев в модели равно единице). Модель включает в себя 17 переменных состояния, в ней рассматриваются три трофических уровня: фитопланктон, зоопланктон и рыбы (правда, последние, не являются переменной состояния и их численность принимается примерно постоянной). Развитие фитопланктона описывается как процесс, складывающийся из двух стадий: поглощения биогенных веществ в соответствии с *уравнением Моно* (с некоторыми модификациями) и роста, определяемого концентрациями внутриклеточных субстратов (т. е. рассматриваются независимые круговороты биогенных элементов – фосфора, азота и углерода, а это означает, что биомасса фитопланктона, а также содержащиеся в клетках водорослей углерод, фосфор и азот должны быть включены в качестве переменных состояния [Jørgensen, 1976]). Для соблюдения принципа сохранения массы в модель введены переменные, отражающие содержание азота и фосфора, как в зоопланктоне, так и в рыбах. Процесс минерализации детрита описан в модели реакцией первого порядка с различными постоянными скорости для азота и фосфора [Kamp-Nielsen, 1974]. Растворенные неорганические азот и фосфор включены в модель в качестве переменных состояния, а растворенный неорганический углерод (главным образом, в виде  $\text{HCO}_3^-$ ) – не включен, поскольку концентрация бикарбонат-ионов, как правило, велика и далека от лимитирующей [Йоргенсен, 1985, с. 90].

Как уже отмечалось, в модели используются следующие 17 агрегированных переменных:

- концентрация углерода в клетках водорослей ( $\text{г/м}^3$ );
- относительное содержание азота в рыбах;
- относительное содержание азота в зоопланктоне;
- относительное содержание фосфора в рыбах;
- относительное содержание фосфора в зоопланктоне;
- концентрация азота в клетках водорослей ( $\text{г/м}^3$ );
- содержание детритного азота ( $\text{г/м}^3$ );
- содержание азота в донных отложениях в пересчете на единицу объема воды водоема ( $\text{г/м}^3$ );
- содержание растворенного азота ( $\text{г/м}^3$ );
- содержание биологически мобилизуемого фосфора в донных отложениях в пересчете на единицу объема воды водоема ( $\text{г/м}^3$ );
- концентрация фосфора в клетках водорослей ( $\text{г/м}^3$ );
- содержание обменного фосфора в пересчете на единицу объема воды водоема ( $\text{г/м}^3$ );

- концентрация детритного фосфора ( $\text{г/м}^3$ );
- биомасса фитопланктона ( $\text{г/м}^3$ );
- содержание фосфора в интерстициальной воде в пересчете на единицу объема воды водоема ( $\text{г/м}^3$ );
- концентрация растворимого фосфора ( $\text{г/м}^3$ );
- биомасса зоопланктона ( $\text{г/м}^3$ ).

Кроме того, в модели используется 41 параметр с определенным экологическим смыслом и количественным значением (например, коэффициент поглощения света фитопланктоном =  $0,18 \text{ м}^2/\text{г}$ , а пороговая концентрация зоопланктона =  $0,75 \text{ мг/л}$ ).

Сама модель представлена 72 уравнениями (см. [Йоргенсен, 1985, с. 88-90]).

Данная модель «прошла проверку» на чувствительность с использованием следующего критерия:

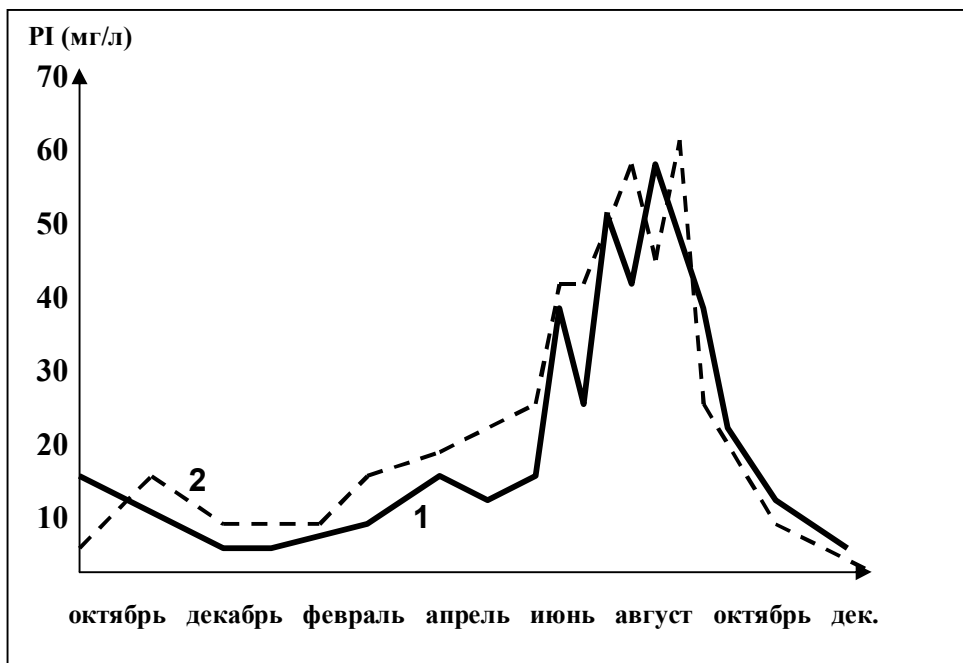
$$S_x = \frac{\Delta x / x}{\Delta \text{Param} / \text{Param}},$$

где  $x$  – переменная состояния,  $\text{Param}$  – рассматриваемый параметр. Относительная чувствительность  $S_x$  была рассчитана для ряда переменных при  $\Delta \text{Param} / \text{Param} = 0,05$  (см. [Йоргенсен, 1985, с. 94]). Было показано, что «наиболее чувствительными» параметрами являются, например, «максимальная скорость роста зоопланктона», «мгновенный коэффициент смертности зоопланктона», «максимальная интенсивность дыхания фитопланктона», «скорость оседания (для *Scenedesmus*)», «температурный коэффициент минерализации обменного фосфора донных отложений» и ряд других параметров.

Модель Йоргенсена показала хорошую степень совпадения прогнозируемых и реальных значений переменных. Так, на **рис. 3.14** представлены результаты моделирования сезонной динамики биомассы фитопланктона небольшого озера Глумсё, в которое в течении нескольких лет поступали подвергавшиеся механической и биологической очистке сточные воды городка Глумсё с населением 3 тыс. человек; высокое содержание биогенных элементов в этих сточных водах привело к его гиперэвтрофированию [Йоргенсен, 1985, с. 95]. Легко убедиться, что модель может быть признана вполне количественно адекватной (*праксеологичной*; см. главу 6, раздел 1) описываемым процессам.

**Модель озерной экосистемы.** Модель В.В. Бульона [2005, 2006а,б] как бы «задает градиент» моделей озерных экосистем, которые я уже рассмотрел: от конкретных моделей оз. Дальнего и оз. Байкал, через «единую» (с точностью до коэффициентов) модель трех озер нарочанской группы и моделей эвтрофикации датских озер, к еще «более обобщенной» масс-балансовой

модели озерных экосистем, имитирующей трофические связи и потоки энергии (см. выше **рис. 3.3**) между ключевыми группами организмов модели «любых» озерных экосистем. Эта модель, при всей «пугающей» сложности блок-схемы, также является квазиимитационной. Она управляется небольшим числом входных параметров (*абиотические*:  $Lat$  – географическая широта,  $TP$  – содержание общего фосфора,  $Pt$  – цветность воды,  $D_{mean}$  и  $D_{max}$  – средняя и максимальная глубина водоема) и предназначена для прогнозирования биомассы и годовой продукции фитопланктона, макрофитов, эпифитов и фитобентоса (первичных продуцентов; *биотические*: суточные  $P/B$ -коэффициенты и коэффициенты эффективности использования потребленной энергии на рост для всех выделенных групп организмов), бактериопланктона и бактериобентоса (редуцентов), «мирного» и хищного зоопланктона, зообентоса, планктоноядных, бентосоядных и хищных рыб (консументов). Модель состоит из системы конечно-разностных (балансовых) и некоторых эмпирических регрессионных уравнений.



**Рис. 3.14.** Динамика концентрации фитопланктона в воде оз. Глумсё (1 – наблюдаемые данные по результатам измерения хлорофилла; 2 – расчетные данные).

В качестве примера рассмотрим как описывается динамика биомассы фитопланктона ( $B_{php}(t)$ , в ккал/м<sup>2</sup> [Бульон, 2005, с. 363-364]):

$$B_{php}(t) = B_{php}(t - \Delta t) + \{GP_{php} - P_{php\_hzo} - P_{php\_bcp} - P_{php\_zbe} - R_{php}\} \Delta t,$$

где:  $GP_{php} = 0,3 \cdot Chl \cdot Sec \cdot GS$  – валовая продукция фитопланктона (ккал/м<sup>2</sup> за сезон),  $Chl = 0,073 \cdot TP^{1,451}$  – концентрация хлорофилла «а» (мг/м<sup>2</sup>),  $Sec = 10^{0,98 - 0,31 \log(Pt) - 0,25 \log(Chl)}$  – прозрачность воды по диску Секки (м),  $GS = -0,058 \cdot Lat^2 + 0,549 \cdot Lat + 365$  – длительность вегетационного сезона (сут.);  $P_{php\_hzo} = E_{php} \cdot GP_{php} - P_{php\_bcp} - P_{php\_zbe}$  – продукция фитопланктона, потребленная «мирным» зоопланктоном (ккал/м<sup>2</sup> за сезон),  $E_{php} = 0,8$  – эффективность использования потребленной энергии на рост фитопланктона;  $P_{php\_bcp} = (0,2 / E_{bcp1}) E_{php} GP_{php}$  – продукция фитопланктона, ассимилированная бактериопланктоном (ккал/м<sup>2</sup> за сезон; принято, что 20% чистой продукции фитопланктона включается в бактериальную продукцию),  $E_{bcp1} = 0,33$  – эффективность ассимиляции бактериопланктоном органического вещества;  $P_{php\_zbe} = 0,1 \cdot B_{php} GS / D_{mean}$  – потребление фитопланктона зообентосом (ккал/м<sup>2</sup> за сезон; коэффициент 0,1 – линейная скорость седиментации фитопланктона, м/сут);  $R_{php} = (1 - E_{php}) \cdot GP_{php}$  – потери энергии фитопланктоном при дыхании (ккал/м<sup>2</sup> за сезон).

Аналогично строятся уравнения и для других объектов трофической сети.

*Анализ чувствительности* модели показал, например, что при увеличении общего фосфора ( $TP$ ) с 5 до 100 мг/м<sup>3</sup>, значения продуктивности фитопланктона и фитобентоса возрастают, а макрофитов и эпифитов – снижаются; суммарная первичная продуктивность ( $PP$ ) и суммарная продукция рыбного сообщества ( $FP$ ) увеличиваются, а  $FP/PP$  снижается с 0,37 до 0,25%. Увеличение цветности воды ( $Pt$ ) в 40 раз ведет к снижению продуктивности всех групп автотрофных организмов, а вот соотношение  $FP/PP$  увеличивается с 0,29 до 0,39%. Увеличение максимальной глубины водоемов ( $D_{max}$ ) все компоненты первичной продуктивности остаются без изменения (кроме заметно увеличивающейся продукции фитобентоса) и практически не меняется соотношение  $FP/PP \sim 0,30\%$ .

Подставляя в систему уравнений значения входных параметров (выбраны результаты наблюдений за уже знакомыми нам озерами – Нарочь, Мястро и Баторино) и сравнивая результаты моделирования с эмпирическими

данными, Бульон приходит к выводу о высокой прогностической точности предложенной модели (коэффициент корреляции между предсказанными и эмпирическими данными составляет 0,87-0,96).

Таким образом, достаточно «обобщенная» модель озерной экосистемы, предложенная В.В. Бульоном, в соответствии с *принципом несовместимости* (см. главу 1, раздел 5) позволяет получать обобщенные оценки некоторых характеристик водных экосистем (например, подтвердить наблюдаемые соотношения рыбопродуктивности и вылова рыб к первичной продуктивности водоемов). Иными словами, она способна выполнять «обобщенно-предсказательную» и «обобщенно-объяснительную» функции, удовлетворительно отвечая на общие вопросы.

**Модель трансформации азотосодержащих веществ Куйбышевского водохранилища.** Считается, что самым распространенным биогенным элементом в пресноводных водоемах является фосфор, на втором месте находится азот. Поэтому концентрации азота и фосфора в воде часто являются решающими при прогнозировании «цветения воды». Во многих работах (см., например, [Айзатуллин, Леонов, 1977; Сердюцкая, 1984, 2004; Левич, Личман, 1992; А. Леонов, 1986, 1989; А. Леонов и др., 1991, 1994; А. Леонов, Цхай, 1995; Левич, 2000]) рассматриваются математические модели трансформации соединений азота, фосфора и кислорода в водной среде, а так же их взаимодействие с гидробионтами (например, **Л.Ф. Сердюцкая** [1984] строит, верифицирует и подробно обсуждает эксперименты с моделью круговорота азота в Кременчугском водохранилище, а **А.П. Левич** [2000] на основе анализа оригинальной имитационной модели лабораторного альгоценоза делает вы-

вод о том, что существует реальная возможность управления структурой альгоценозов с помощью варьирования соотношений концентраций биогенных элементов – в частности, отношения азота к фосфору; наконец, на X Международной конференции по экологическому моделированию [Пекин, Китай, 1995] специальный симпозиум «Развитие техники моделирования "цветущих водоемов"» (вызванное массовым развитием водорос-



**Сердюцкая Людмила Федоровна**  
(1951-2008) – отечественный, украинский математик, эколог.



**Левич Александр Петрович**  
(г.р. 1945) – отечественный биофизик, гидробиолог, эколог.

лей)» был посвящен имитационному моделированию реальных гидробиоценозов и способам управления ими; см.: [Жигальский, 1996]).

Рассмотрю еще одну оригинальную модель, построенную **С.В. Крестинным** [1998, 2003], и описывающую трансформацию соединений азота и фосфора в водной среде.

Модель включает в себя 17 переменных состояния водной среды:

- соединения азота:
  - биологические (в биомассах):
    - $C_1$  – гетеротрофных бактерий,
    - $C_2$  – фитопланктона,
    - $C_3$  – простейших,
    - $C_4$  – зоопланктона;
  - химические – в форме растворенного:
    - $C_5$  – органического,
    - $C_6$  – аммонийного,
    - $C_7$  – нитритного,
    - $C_8$  – нитратного,
    - $C_9$  – детритного;
- соединения фосфора:
  - биологические (в биомассах):
    - $C_{10}$  – гетеротрофных бактерий,
    - $C_{11}$  – фитопланктона,
    - $C_{12}$  – простейших,
    - $C_{13}$  – зоопланктона;
  - химические – в форме растворенного:
    - $C_{14}$  – органического,
    - $C_{15}$  – минерального,
    - $C_{16}$  – детритного;
- $C_{17}$  – содержание растворенного в воде кислорода.

Для оценки условий трансформации биогенных соединений в экосистеме водохранилища используется, так называемое, *0-мерное приближение* (или приближение полного перемешивания). При этом заведомо пренебрегают пространственной неоднородностью экологических процессов в водохранилище.

Модель экосистемы водохранилища задается уравнением общего вида:



**Крестин Сергей Васильевич**  
(г.р. 1967) –  
отечественный  
математик,  
эколог.



$$d(C_i W) / dt = WR_i + \sum_j Q_j q_{ji} - Q \cdot C_i + Y_i ,$$

где  $R_i$  – скорость биохимической трансформации соответствующего соединения  $C_i$ , г/(м<sup>3</sup> сут.);  $W$  – объем водохранилища, м<sup>3</sup>;  $t$  – время, сут.;  $Q_j$  и  $q_{ji}$  – расходы реки и боковых притоков и концентрации компонентов в них, м<sup>3</sup>/сут. и г/м<sup>3</sup>, соответственно;  $Q$  – расход пропуска из водохранилища, м<sup>3</sup>/сут.;  $Y_i$  – скорости выноса биогенных веществ в водоем со дна и с водосбора (без учета притоков; для  $O_2$  эта переменная описывает реэрацию и поглощение донными отложениями, г/сут.).

Изменение биомассы гидробионтов характеризуется выражением:

$$R_i = (U_i - L_i - S_i) C_i - G_i ,$$

где  $i = 1-4$  и  $10-13$  для компонентов  $N$  и  $P$ , соответственно;  $U_i$ ,  $L_i$ ,  $S_i$  – удельные скорости потребления веществ, выделения продуктов метаболизма и отмирания гидробионтов, соответственно, сут<sup>-1</sup>;  $G_i$  – скорость выедания гидробионтов согласно схеме их трофических взаимодействий, сут<sup>-1</sup>.

Выражения для скоростей трансформации остальных соединений  $C_i$ , где  $i=5-9$  и  $14-17$ , имеют вид:

$$R_5 = K_5 C_9 - U_1 C_1 + C_3(L_3 - U_{3,5}) + L_2 C_2 + L_4 C_4 ,$$

$$R_6 = L_3 C_3 - U_{2,6} C_2 - K_7 C_6 ,$$

$$R_7 = K_7 C_6 - U_{2,7} C_2 - K_8 C_7 ,$$

$$R_8 = K_8 C_7 - U_{2,8} C_2 ,$$

$$R_9 = C_3(S_3 - U_{3,9}) + S_2 C_2 + S_1 C_1 - K_5 C_9 + C_4(S_4 - U_{4,9}) ,$$

$$R_{14} = K_6 C_{16} + L_{11} C_{11} + L_{13} C_{13} - K_9 C_{14} - U_{10} C_{10} + C_{12}(L_{12} - U_{12,14}) ,$$

$$R_{15} = K_9 C_{14} - U_{11} C_{11} + L_{10} C_{10} ,$$

$$R_{16} = C_{12}(S_{12} - U_{12,16}) + S_{11} C_{11} + S_{10} C_{10} - K_6 C_{16} + C_{13}(S_{13} - U_{13,16}) ,$$

$$R_{17} = p_1 U_1 C_1 / (1 + p_2 U_1) - H_1 K_7 C_6 - H_2 K_8 C_7 - H_3 (K_1 C_1 + L_2 C_2 + L_3 C_3 + L_4 C_4) ,$$

где  $K_i$  – константы трансформации веществ,  $H_i$  – стехиометрические коэффициенты,  $p_i$  – константа фотосинтетического процесса.

При описании кислородного режима учитываются температурные зависимости скоростей потребления  $O_2$  при нитрификации и его выделения при фотосинтезе. В расчетах оцениваются затраты на окисление продуктов метаболизма гидробионтов и поглощение  $O_2$  донными отложениями. Значения максимальной скорости потребления веществ гидробионтами  $K_{i0}$  корректируются по температуре и освещенности:

$$K_i = K_{i0} R_{Ti} R_{fi} ,$$

где  $i$  – индекс рассматриваемого гидробионта (изменяется от 1 до 4);  $K_{j0}$  – оптимальное значение скорости потребления веществ;  $R_{Ti}$  и  $R_{ji}$  – коэффициенты коррекции по температуре и освещенности соответственно.

Величина нагрузки  $Y_i$  в общем случае может быть представлена в виде:

$$Y_i = J_i \Omega + \omega E_i ,$$

где  $\omega$  – длина (в м),  $\Omega$  – площадь зеркала водохранилища ( $\text{м}^2$ );  $J_i$  – поток вещества через межфазные поверхности,  $\text{г}/(\text{м}^2 \text{сут})$ ;  $E_i$  – путевая нагрузка, связанная с поступлением с берегов, кроме учитываемых притоков,  $\text{г}/(\text{м} \text{сут})$ .

Если ограничиться трансформацией только азотосодержащих соединений, модель значительно упрощается. В квазиимитационной модели Крестина рассмотрены взаимодействия только трех видов азотосодержащих соединений ( $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ) и фитопланктона. Здесь применен камерный подход, состоящий в том, что в водоеме исключается пространственная неоднородность и все компоненты считаются идеально перемешанными. Учтены следующие процессы взаимодействия: аммоний солевой частично поглощается фитопланктоном, частично перерабатывается в нитриты; некоторое количество нитритов преобразуется в нитраты; нитраты поглощаются фитопланктоном. Кроме взаимодействия их друг с другом учитывается отток и приток воды и связанный с этим перенос компонентов. Все выше сказанное позволяет записать следующую систему дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} N_1' &= Q_{PP} N_1^{PP}/W - Q_{OT} N_1/W + (S + M - [1 - \delta]\mu)vB - K_1 N_1 \\ N_2' &= Q_{PP} N_2^{PP}/W - Q_{OT} N_2/W + K_1 N_1 - K_2 N_2 \\ N_3' &= Q_{PP} N_3^{PP}/W - Q_{OT} N_3/W + K_2 N_2 - \delta\mu vB , \end{aligned}$$

где  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_3$  – концентрации, соответственно  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ;  $K_1$ ,  $K_2$  – коэффициенты не консервативности для аммонийного и нитритного азота;  $S$ ,  $M$ ,  $\mu$  – скорости осаднения, смертности и роста фитопланктона,  $v$  – стехиометрический коэффициент, характеризующий содержание азота в единице сухого веса биомассы фитопланктона;  $\delta$  – доля нитратного азота в потреблении азота фитопланктоном;  $Q_{PP}$ ,  $Q_{OT}$  – количество втекающей и вытекающей из камеры воды,  $W$  – объём камеры,  $B$  – концентрация фитопланктона:

$$B = -b/a + (B_0 + b/a) \cdot \exp(at/\varepsilon_1) ,$$

где:

$$a = \varepsilon_1(\rho + S + M + Q/W) ,$$

$$b = \mu/H - \varepsilon_0 \cdot (\rho + S + M + Q_{OT}/W) + Q_{PP} \varepsilon_1 B_{PP\Phi}/W ,$$

$\rho$ ,  $S$ ,  $M$  – скорость респирации, осаднения и гибели фитопланктона, соответственно;  $\varepsilon_0$  – коэффициент поглощения света водой при отсутствии фито-

планктона;  $\varepsilon_1$  – коэффициент поглощения света в результате развития фитопланктона;  $B_0$  – начальная концентрация фитопланктона;  $B_{ПРФ}$  – концентрация фитопланктона в поступающей в камеру воде;  $H$  – средняя глубина камеры;  $t$  – время. Кроме того,  $N^0_1$ ,  $N^0_2$ ,  $N^0_3$  – начальные концентрации  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ .

Расчеты производились по однокамерной модели с шагом в 10 дней на общем промежутке времени в 1 год. Коэффициенты, при которых производились вычисления, приведены в **табл. 3.2**.

Таблица 3.2.

**Коэффициенты, при которых производились расчеты  
(получены в ходе верификации модели)**

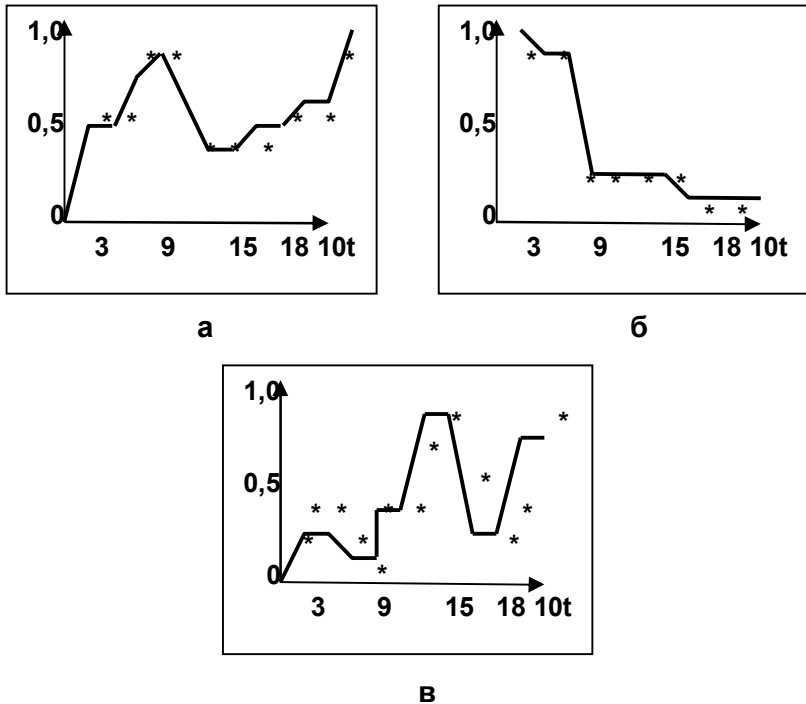
$K_1$	0,21	$H$	30,0
$K_2$	10,0	$B_0$	0,000306
$\rho$	0,5	$N^0_1$	0,001
$M$	0,5	$N^0_2$	0,00002
$S$	0,6	$N^0_3$	0,14
$\mu$	0,02	$Q_{от}$	0,503
$\nu^*$	0,08	$Q_{ПР}$	0,503
$\varepsilon_1$	9,0	$W$	6,642
$\delta$	0,1		

*Примечание.* \* отмечено значение из [Рекомендации по прогнозированию..., 1984].

На вход камеры подавались концентрации, взятые из наблюдений, произведенных в 1988 г. на Приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища [Паутова, Номоконова, 1994]. В ходе расчетов выявилось хорошее совпадение данных, взятых из наблюдений с расчетными (см. **рис. 3.15**). На каждом рисунке оба графика нормированы на единицу, то есть максимальное значение как экспериментальных, так и теоретических данных равно единице.

Графики на этих рисунках состоят из достаточно сложных сочетаний «впадин» и «поднятий», как для кривых наблюдений, так и для расчетных кривых. Сам характер совпадений поведения экспериментальных и теоретических кривых свидетельствует о высокой степени количественной адекватности рассмотренной модели. Сезонная динамика концентрации фитопланктона (рис. 3.13в), кроме того, демонстрирует качественную картину трех пиков «цветения»: весеннего (незначительный), летнего и осеннего.

Дальнейшее совершенствование модели может идти, по мнению С.В. Крестина, например, в направлении «корректировки» превышения расчетных значений над экспериментальными «поднятиями» и «впадинами».



**Рис. 3.15. Реальные (\*) и прогнозируемые концентрации биогенов и фитопланктона**  
(а – концентрация  $\text{NH}_4$ ; б – концентрация  $\text{NO}_3$ ;  
в – концентрация фитопланктона).

**Модель эколого-экономической системы Азовского моря.** Модель эколого-экономической системы Азовского моря – это действительно имитационная модель в самом её классическом понимании [Горстко, 1974, 1976, 1977; Горстко, Эпштейн, 1978; Имитационная модель..., 1979; Ворович и др., 1981, 2000; Горстко и др., 1984]<sup>15</sup>, которая создавалась большим коллективом

<sup>15</sup> За работу "Имитационную модель экосистемы Азовского моря как средство системного анализа, прогнозирования и управления сложным природно-техническим комплексом" Ю.А. Жданову, И.И. Воровичу, Э.В. Макарову, С.П. Воловику, А.Б. Горстко, А.М. Бронфману, Ю.А. Домбровскому, Ф.А. Суркову и А.Я. Алдакимовой в 1983 г. была присуждена Государственная премия СССР.

исследователей под руководством **И.И. Воровича** и А.Б. Горстко («горсткой учёных» – **С.В. Бердниковым**, **Ю.А. Домбровским**, **В.Г. Ильичевым**, **В.В. Селютиным**, **Ф.А. Сурковым** и др. [Селютин, 1987, 1991; Ильичев, Сурков, 1987; Домбровский и др., 1990; Berdnikov et al., 1999; Ильичев, 2009]); одна из наиболее крупных разработок в области имитационного моделирования сложных экологических систем из числа завершённых и исправно функционирующих.



**Ворович Иосиф  
Израилевич-Гиршевич**  
(1920-2001) –  
отечественный  
математик, академик  
АН СССР и РАН



**Бердников  
Сергей Владимирович**  
(г.р. 1957) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Домбровский  
Юрий Анатольевич**  
(г.р. 1949) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Ильичев  
Виталий Григорьевич**  
(г.р. 1950) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Селютин  
Виктор Владимирович**  
(г.р. 1949) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Сурков  
Федор Алексеевич**  
(г.р. 1950) –  
отечественный  
математик, эколог.

Азовское море – один из наиболее высокопродуктивных водоемов Мирового океана: до зарегулирования стока Дона и Кубани и при благоприятной солености азовских вод, вылов рыбы достигал  $8 \text{ т/км}^2$  (см.: [Домбровский и др., 1990, с. 142]). Из-за сокращения речного стока произошли замет-

ные изменения в структуре и динамике экосистемы Азовского моря (в частности, за счет роста доли низкопродуктивных черноморских видов снизилась общая продуктивность моря). Во второй половине 70-х годов возникла необходимость создания имитационной модели для анализа возможных эколого-экономических последствий целого ряда проектов, которые предлагались для восстановления уникальной рыбопродуктивности Азовского моря.

Имитационная модель экосистемы Азовского моря построена с использованием *блочного (модульного) принципа*, в качестве компонент вектора состояния системы в модели выбрано 120 характеристик, описывающих динамику вод (в модель включены важнейшие гидрологические факторы, определяющие массообмен между отдельными районами моря), концентрации химических элементов (прежде всего, фосфора и азота), биомассы бактерий, основных видов фитопланктона (три основные группы – диатомовые, пиропитовые и сине-зеленые водоросли; описаны механизмы адаптации к биогенной нагрузке, к температуре, образования пассивных стадий [спорообразование] и пр.), зоопланктона, бентоса, рыб (с учетом их возрастной структуры). В модели учитываются физические, химические и биологические процессы, ведущие к изменению состояния экосистемы; все моделируемые процессы делятся на два класса – одновременные и последовательные. Среди внешних факторов, воздействующих на экосистему Азовского моря, в модели учитываются объемы стока Дона и Кубани, водообмен с Черным морем, скорость и направление ветра, температура воды и другие параметры. Период прогнозирования – 50 лет (до 2030-х гг.). Очень компактное изложение этой модели можно найти в монографии **Г.И. Ризниченко** и **А.Б. Рубина** [1993, с. 206-215].

*Экспериментирование с моделью* позволило вскрыть и количественно описать ряд общих закономерностей функционирования морских экосистем, процессы затухания влияния локальных возмущений в экосистеме моря по пространственным и временным координатам. Так, было показано, что минеральный фосфор по сравнению с азотом более интенсивно реагирует на изменение гидрологического режима моря (вариант сужения гирла Таганрогского залива). Эксперименты с моделью позволили утверждать (достаточно осторожно и с целым рядом оговорок),



**Ризниченко  
Галина Юрьевна**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
математик,  
биофизик, эколог.



**Рубин Андрей  
Борисович**  
(г.р. 1937) –  
отечественный  
биофизик,  
чл.-корр. РАН.

что наиболее эффективным вариантом управления экосистемой Азовского моря для поддержания её высокой продуктивности, будет вариант сочетания переброски части стока рек из смежных бассейнов с регулированием водообмена между Азовским и Черным морями.

Для описания механизма возникновения дисбаланса азота и фосфора в Азовском море<sup>16</sup>, В.Г. Ильичев [2009, с. 108-117] провел ряд модельных экспериментов, которые позволили сформулировать *гидробиологическую гипотезу*:

- при сокращении объема стока р. Дон в два раза (с 50 до 25 км<sup>3</sup>/год) решающее значение имеют биологические факторы (перестройка видового состава водорослей), вызывающие одновременное уменьшение азота и фосфора;
- при дальнейшем сокращении объема стока р. Дон начинается доминирование гидрологических процессов, которые ведут к увеличению азота и уменьшению фосфора.

В отличие от «умозрительной» *химической гипотезы* (при возникновении благоприятных условий для развития сине-зеленых водорослей идет фиксация атмосферного азота, что приводит к дополнительному обогащению им как вод Цимлянского водохранилища, так и вод Нижнего Дона и Азовского моря), гидробиологическая гипотеза объясняет именно процесс возрастания содержания минерального фосфора при уменьшении стока р. Дон после 25 км<sup>3</sup>/год, что позволяет считать её более адекватной реальной ситуации.

Существует еще ряд примеров имитационного моделирования таких крупных объектов, как экосистемы внутренних морей [В. Фёдоров и др., 1984; Левич, 1987; Матишов и др., 2005].

<sup>16</sup> На начало 50-х годов прошлого столетия средняя многолетняя величина  $nr = N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}} \approx 10$ , что близко к значению «азот/фосфор» в клетках для основных видов азовских водорослей. После сооружения Цимлянского водохранилища (1953 г.) сократился объем и деформировался химический состав стока р. Дон, что привело к нарастанию соотношения  $nr$ ; к началу 80-х годов эта величина возросла в два раза ( $nr \approx 20$ ). Наблюдающееся в конце XX в. увеличение объема стока р. Дон при практическом сохранении химического состава донских вод, ведет к постепенному снижению (нормализации) отношения «азот/фосфор».

#### 4. Индивидуально-ориентированное моделирование

В имитационном моделировании существует несколько парадигм (постановок проблем и подходов к их решению, используемых в качестве «каркаса» при построении и анализе моделей). Чаще всего выделяют четыре достаточно различные системы взглядов: динамические системы, системная динамика, дискретно-событийное моделирование, мультиагентные модели [Борщёв, 2007; Ю. Карпов, 2005, URL].

Эти парадигмы различаются не столько областями применения, сколько концепциями и взглядами на проблему и подходами к решению проблемы. «Очень часто приверженцы одной парадигмы считают, что "правильные" постановка и решение проблем имитационного моделирования возможны только в рамках концепций и методик именно этой парадигмы... В действительности, каждая из парадигм имеет право на жизнь, их использование определяется только целью моделирования и связанным с этой целью выбранным уровнем абстракции при решении проблем» [Ю. Карпов, URL].

Индивидуально-ориентированное моделирование (индивидуум-ориентированное или агент-ориентированное; от англ. *individual-based modeling* или *agent-based simulation*) – относительно молодое направление в имитационном моделировании, первые работы в этой области появились 25-30 лет тому назад<sup>17</sup>. Индивидуально-ориентированное моделирование следует рассматривать как логичное развитие ставших классическими методов системной динамики Д. Форрестера [1971, 1974, 1977, 1978], которые основаны на индивидуальном поведении объектов-агентов и оперируют усредненными для группы сходных объектов значениями параметров.

<sup>17</sup> Фактически, индивидуально-ориентированное моделирование стало развиваться в конце 1940-х годов вместе с вычислительными машинами Д. фон Неймана (создание точных копий самих себя), развитием клеточных автоматов С. Улама и созданием на этой основе Д. Конвеем в 1970 г. компьютерной игры «Жизнь» («Game of Life» или «Conway game»).



1. **Нейман фон Джон** (John [János Lajos] von Neumann; 1903-1957) – венгерский, американский математик.
2. **Улам Станислав Мартин** (Stanislaw Ulam; 1909-1984) – польский, американский математик.
3. **Конвей Джон** (John Horton Conway; г.р. 1937) – британский, американский математик.



Индивидуально-ориентированная (агентная) модель представляет реальный мир в виде многих отдельно специфицируемых активных подсистем, называемых *агентами*. Как подчеркивает **Ю.Г. Карпов** [URL], «каждый из агентов взаимодействует с другими агентами, которые образуют для него внешнюю среду, и в процессе функционирования может изменить как внешнюю среду, так и свое поведение. Обычно в таких системах не существует



**Карпов  
Юрий  
Глебович**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
математик.

глобального централизованного управления, агенты функционируют по своим законам асинхронно». Агент-индивид в рамках этих моделей рассматривается как уникальная, дискретная единица, у которой есть некоторый набор характеристик, изменяющихся в течение жизненного цикла. Модели, основанные на данном подходе, строят «снизу вверх», начиная с «частей» системы (индивидов), описывая в итоге всю систему. Целью исследования часто становится понимание того, каким образом свойства системы возникают из взаимодействия между частями [Grimm, 1999]. Индивидуально-ориентированные<sup>18</sup> модели – это имитационные модели, построенные для изучения интегральных характеристик систем, состоящих из сходных объектов (например, популяции), как результата множества локальных взаимодействий членов этих систем (особей-индивидуумов). В этом находит свое проявление *принцип рекуррентного объяснения* (см. главу 1, раздел 5), когда свойства систем данного уровня иерархической организации мира выводятся в виде теорем (объясняются), исходя из постулируемых свойств элементов этой системы (т. е. систем непосредственно нижестоящего уровня иерархии) и связей между ними. С точки зрения реализации, эти модели – подмножество *много-агентных систем* (от англ. *multi-agent systems*), в которые входят любые вычислительные системы, состоящие из набора взаимодействующих

любые вычислительные системы, состоящие из набора взаимодействующих

<sup>18</sup> Общепризнанного определения понятия «агент» не существует [Schieritz, Milling, 2003]; однако, есть нечто, что объединяет все индивидуально-ориентированные модели: они существенно *децентрализованы* [Борщёв, 2004а,б; Vorshchev, Filippov, 2004]. В отличие от моделей «форрестерского типа», здесь нет такого места, где централизованно определялось бы поведение (динамика) системы в целом. «Вместо этого, аналитик определяет поведение на индивидуальном уровне, а глобальное поведение возникает (emerges) как результат деятельности многих (десятков, сотен, тысяч, миллионов) агентов, каждый из которых следует своим собственным правилам, живёт в общей среде и взаимодействует со средой и с другими агентами. Поэтому агентное моделирование называют ещё моделированием *снизу вверх*» [Борщёв, 2004а, с. 42].

частей [Ferber, 1999; Weiss, 2000; Wooldridge, 2002; An Application Science..., 2004; Grimm, Railsback, 2005].

Теоретической основой индивидуально-ориентированного моделирования являются метод Монте-Карло (в более широком плане – эволюционное программирование), три «поведенческие» особенности свойств индивидуумов-агентов<sup>19</sup>:

- объектная ориентированность,
- обучаемость (или их эволюция),
- достаточная простота поведения

и вычисление на каждом шаге моделирования равновесия или псевдоравновесия системы, содержащей в себе множество индивидуумов-агентов. Конечная цель индивидуально-ориентированного моделирования – отследить влияние флуктуаций взаимодействия по определенным правилам индивидуумов-агентов, действующих на микроуровне, на показатели системы в целом на макроуровне.

Основными свойствами индивидуумов-агентов являются:

- «интеллектуальность» (обучаемость; это свойство должно быть «умеренным» для того, чтобы индивидуумы-агенты не могли «познать» нечто большее, выходящее за рамки правил игры),
- расположение во времени и пространстве (задается некоторая «среда обитания» [может быть представлена и в виде решетки, как в игре «Жизнь», так и в виде гораздо более сложной структуры]),
- наличие жизненной цели (это может быть конкретный результат взаимодействия индивидуумов-агентов в среде обитания [например, равновесие], непрерывающийся процесс эволюции, а иногда – бесконечный цикл без определенного решения).

Считается, что индивидуально-ориентированное моделирование дополняет, уже ставшие традиционными, имитационные (методы системной динамики) и аналитические методы. Последние позволяют охарактеризовать равновесие системы, а индивидуально-ориентированные модели – исследовать возможность получения такого состояния. В идеале, индивидуально-ориентированные модели могут помочь идентифицировать критические мо-

---

<sup>19</sup> «Существует множество определений понятия агента. Общим во всех этих определениях является то, что агент – это некоторая сущность, которая обладает активностью, автономным поведением, может принимать решения в соответствии с некоторым набором правил, может взаимодействовать с окружением и другими агентами, а также может изменяться (эволюционировать). Цель агентных моделей – получить представление об этих глобальных правилах, общем поведении системы, исходя из предположений об индивидуальном, частном поведении её отдельных активных объектов и взаимодействии этих объектов в системе» [Карпов, URL].

менты времени, после наступления которых, последствия для системы в целом будут иметь необратимый характер. Сравнение методов системной динамики и индивидуально-ориентированного моделирования [Schieritz, Milling, 2003; Борщёв, 2004а,б; Garifullin et al., 2007] дано в табл. 3.3.

Таблица 3.3.

### Сравнительный анализ методов системной динамики и индивидуально-ориентированного моделирования

Критерии	Системная динамика	Индивидуально-ориентированное моделирование
Основной конструктивный блок моделирования	Петля обратной связи	Индивидуум-агент
Единица анализа	Структура	Правило
Уровень моделирования	Макро	Микро
Перспектива	Сверху – вниз	Снизу – вверх [Борщёв, 2004а]
Адаптация	Изменение доминирующей структуры	Изменение структуры
Время	Непрерывное	Дискретное
Математический язык	Интегрально-дифференциальные уравнения	Логика
Источник динамики	Уровни	События

Таким образом, становится очевидным, что применение этого подхода к моделированию наиболее удобно в тех случаях, когда нас интересуют характеристики поведения в с е й системы, которые определяются как интегральные характеристики в с е й совокупности агентов. Индивидуально-ориентированное моделирование дает возможность описывать следующие свойства моделируемого объекта (особенно важные для популяционного моделирования):

- учет пространственных аспектов;
- учет преобразований энергии, вещества и информации;
- учет социальных аспектов [Фурашев и др., 2007];
- учет индивидуальных особенностей;
- пространственно-временной масштаб, число описываемых классов индивидуумов (популяций),

что позволяет провести классификацию индивидуально-ориентированных моделей [Сорокин, 2002, 2003а,б, 2004; Сорокин, Бугаев, 2003].

**Учет пространственных аспектов.** Среди индивидуально-ориентированных моделей выделяется класс *пространственно-распределенных* моделей, в которых каждый индивидуум ассоциирован также с определенным положением в пространстве (не все индивидуально-ориентированные модели являются пространственно-распределенными – например, для моделирования компьютеров, взаимодействующих в рамках компьютерной сети, можно использовать индивидуально-ориентированные модели, но при этом пространственное положение компьютеров в сети может быть несущественным). Модели, не учитывающие пространственное положение индивидуумов – *пространственно-нераспределенные*.

Пространственно-распределенные модели могут использовать как непрерывное, так и дискретное (в виде дискретной сетки, состоящей из клеток) пространство. Выделяются, соответственно, подклассы *дискретных* и *непрерывных* пространственно-распределенных моделей.

Подкласс пространственно-распределенных моделей, в которых индивидуумы могут менять положение в пространстве, называется *пространственно-мобильными индивидуально-ориентированными моделями* (от англ. *spatially-explicit mobile individual-based models*). Естественно использовать такие модели, например, для моделирования животных в экосистеме. Для моделирования же растений могут использоваться *пространственно-немобильные модели*.

**Учет преобразований энергии, вещества и информации.** Модели, описывающие процессы преобразования вещества и энергии, называются *энергетическими*; описывающие потоки информации – *информационными*. Под информационными моделями понимаются модели, в которых описание изменения состояния индивидуумов содержит решающие правила, основанные на анализе информации (например, состояния соседних клеток). Это не так для моделей, в которых решающие правила носят чисто вероятностный характер.

**Социальные модели.** Для большинства популяций, особенно млекопитающих, социальные (общественные) механизмы играют очень важную роль (например, брачные ритуалы). Поэтому выделяют подкласс моделей, учитывающих социальные аспекты – *социальные модели*. Модели, учитывающие обучение особей, составляют подкласс *моделей с обучением*.

**Индивидуальная изменчивость** – основополагающий принцип эволюции. В биологии известны явления, возникновение которых невозможно без существования индивидуальных различий особей. Выделяется подкласс *моделей с учетом индивидуальных различий*.

**Уровень детализации.** Свойства модели существенно зависят от её пространственно-временного масштаба. По классификации **П.А.Сорокина** [2002, 2003а,б, 2004; Сорокин, Бугаев, 2003] выделяются модели *крупномасштабные* (пространственное разрешение порядка километров, шаг итерационной процедуры – больше одних суток), и модели *среднего* и *мелкого масштаба* (пространственное разрешение порядка десяти метров и менее, шаг итерационной процедуры – одни сутки и менее). Модели также различаются по числу описываемых популяций.

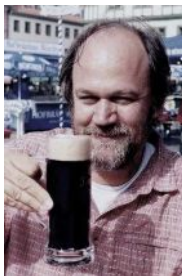


**Сорокин Павел Александрович**  
(г.р. 1976) – отечественный математик, кибернетик, эколог.

Одним из первых, кто использовал индивидуально-ориентированные модели в экологии, был **Д. ДеАнжелис** [DeAngelis, 1992; DeAngelis, Mooij, 2005]. Большой вклад в адаптацию такого рода моделей для решения экологических задач был сделан **В. Гриммом**, **Я. Ухманьским** и их коллегами [Grimm, 1994, 1999; Uchmanski, Grimm, 1996, 1997; Uchmanski, 1999, 2000a,b; Grimm et al., 1999, 2005, 2006; Individual-Based Models., 1999; Grimm, Uchmanski, 2002; Grimm, Berger, 2003; Grimm, Railsback, 2005; Polhill et al., 2008]. Экология (особенно дем- и синэкология) как нельзя лучше подходит к «философии» индивидуально-ориентированного моделирования: популяции состоят из отдельных особей (сообщества – из видов), которые распределены в пространстве, осуществляют преобразование энергии, вещества и информации, обладают как социальными чертами, так и индивидуальной изменчивостью. При этом выделяют следующие особенности индивидуально-ориентированного моделирования применительно к экологии [Grimm, Railsback, 2005, p. 9-10]:



**ДеАнжелис Дон**  
(Donald L. DeAngelis; г.р. 1944) – американский физик, математик, эколог.



**Гримм Волкер**  
(Volker Grimm; г.р. 1958) – немецкий эколог, биофизик, математик.



**Ухманьский Януш**  
(Janusz Zbigniew Uchmański; г.р. 1951) – польский математик, эколог.

- сложная система (популяция, экосистема) моделируется как коллектив уникальных, составляющих её объектов (особей, видов);

- структура и динамика системы являются результатом взаимодействий этих объектов с окружающей средой и друг с другом;
- индивидуально-ориентированные модели являются обязательно имитационными, в которых случайность взаимодействия объектов (в силу глубокой математической закономерности – вероятностями больших отклонений [Флейшман, 1982, с. 32]) создает достаточно закономерные структуру и поведение системы в целом;
- такой подход позволяет исследовать особенности адаптивного поведения и его влияния на структуру системы;
- индивидуально-ориентированные модели, в какой-то степени, отражают реальную сложность, типы поведения, особенности адаптации моделируемой системы (движение «снизу – вверх»; это более привычно для экологов), а не предлагаемые исследователем-теоретиком понятия и концепции (движение «сверху – вниз»);
- полевые и лабораторные экологические исследования выступают в качестве «организующего начала» моделирования;
- стандартом качества индивидуально-ориентированных моделей может служить то, как хорошо они воспроизводят наблюдаемые в природе феномены; это, в свою очередь, оказывается полезным для понимания структуры и динамики моделируемой системы (иными словами, происходит «сближение» объяснительной и предсказательной функций модели-теории).

Хорошим примером достаточно высокой теоретической значимости индивидуально-ориентированного моделирования могут служить исследования по оценке индивидуальной изменчивости и популяционному регулированию в условиях *гипотезы Николсона*

(«эффект зависимости от плотности» [Nicholson, 1933, 1954]), которые дали несколько иные, по сравнению с классическими, результаты. Так, если при рассмотрении параметра «плотность популяции» как нечто целого, основная причина возникновения циклических колебаний численности при лимитировании

пищей молодых особей – это периодический рост смертности, а взрослых особей – периодическое снижение рождаемости [Nicholson, 1954; Гиляров, 1990], то учет изменчивости особей популяций (в рамках индивидуально-ориентированного моделирования [Uchmanski, 2000a,b; Grimm, Uchmanski, 2002]), регулирует численность популяции в условиях лимитирования ресурсом в этих же направлениях, но «более мягко»: некоторым особям в каждой из групп будет хватать ресурса и они смогут избегать отрицательных последствий конкурентных взаимодействий. Таким образом, эти механизмы регуля-

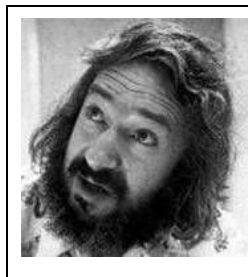


**Николсон  
Александр**  
(Alexander  
John Nicholson;  
1895-1969) –  
австралийский  
энтомолог,  
эколог.

ции оказываются динамичными (можно говорить о «динамике индивидуальной изменчивости – англ. *dynamics of individual variability*» [Grimm, Uchmanski, 2002, p. 200]), способными адаптироваться к текущему уровню ресурса. Иными словами, продемонстрировано отсутствие прямой связи между характером распределения ресурса внутри популяции (различные сценарии распределения ресурса между особями – от равномерного до монополистического) и её устойчивостью.

Простой и доступной программой для разработки индивидуально-ориентированных моделей является пакет NetLogo.

NetLogo является продолжением языка Logo – первого языка программирования, созданного еще в 1967-68 гг. объединенными усилиями сотрудников Массачусетского технологического института (Massachusetts Institute of Technology, MIT) и корпорации BBN (Bolt Beranek & Newman) в образовательных целях для обучения детей дошкольного и младшего школьного



**Пейперт  
[Паперт]  
Сеймур**  
(Seymour Papert;  
г.р. 1928) –  
южноафриканский,  
американский  
математик,  
программист,  
психолог, педагог.

возраста основным концепциям программирования [Машбиц и др., 1989; Дьяконов, 1991; Патаракин, URL]. Особенностью этого языка стало использование образа «черепашки» (средства «черепашьей графики» [*turtle geometry*]), способной принимать «облик» любого моделируемого объекта, что, с одной сто-

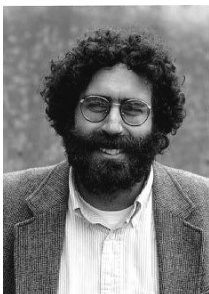
роны, позволило придать наглядность обучению программированию, а с другой, – очень органично сочетаться с широким использованием рекурсии (индуктивный подход к моделированию). Одним из создателей этого языка (а в последствии его активным популяризатором) стал **С. Пейперт** [1989].

Варианты Logo существуют для различных платформ и операционных систем (Windows, DOS, Linux, Mac OS, Unix и др.). Известно множество объектно-ориентированных диалектов Лого, например, таких как

- Object Logo, вышедший в 1986 г. [см.: <http://www.digitool.com/ol-specs.html>];
- в конце 80-х годов **Б. Харви** создал Berkeley Logo [Harvey, 1997];
- в середине 90-х годов **М. Резник** и его группа разработали продукт StarLogo, в котором действовали множество черепашек (мультиагентная версия [Resnick, 1997; Resnick, Wilensky, 1998]); продукт был нацелен именно на изучение закономерностей и феноменов, в которые вовлечено множества агентов (домашняя страничка проекта – <http://education.mit.edu/starlogo/>);
- наконец, в конце 90-х годов **У. Виленский** [Wilensky, 1999, 2001, 2003] отделился от StarLogo с отдельным проектом NetLogo (домашняя страничка проекта – <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>).



**Харви Брайан**  
(Brian Harvey; г.р. 1946) –  
американский математик,  
программист.



**Резник Митчелл**  
(Mitchell [Mitch] Resnick;  
г.р. 1959) – американский  
педагог, программист.



**Виленский Ури**  
(Uri Wilensky; г.р. 1956) –  
американский математик,  
программист, педагог.

Среда программирования NetLogo служит для моделирования сложных, пространственно-распределенных систем и феноменов, происходящих в природе и обществе [Wilensky, 2001]. Создатель модели может давать указания сотням и тысячам независимых «агентов», которые действуют параллельно. Это открывает возможность для объяснения и понимания связей между поведением отдельных индивидуумов и явлениями, которые происходят на макроуровне. Язык NetLogo достаточно прост; в то же время это вполне мощный язык и среда (включая встроенные графические интерфейсы и различную документацию) для проведения исследовательских работ. Библиотека NetLogo содержит множество уже готовых моделей по биологии, математике, химии, социологии.

В последние годы активным пропагандистом использования NetLogo для экологических исследований стал В. Гримм [Grimm et al., 2006; Railsback et al., 2006] – только в 2007-2008 гг. он и его группа провели несколько обучающих семинаров "Agent-Based Modeling with NetLogo" в Германии, Финляндии, Польше (из того, что мне известно...).

AnyLogic – отечественная разработка и еще один язык индивидуально-ориентированного моделирования, который активно пропагандируется **А.В. Борщёвым** (компания XJ Technologies в Санкт-Петербурге; [Борщёв, 2004а,б; Borshchev, Filippov, 2004; Garifullin et al., 2007]). В основе AnyLogic лежат языки и методы, принятые в практике разработки сложных информационных систем, что дает значительный выигрыш (компактное представление структуры, гибкое определение данных и т. д.). «Однако наиболее существенным преимуществом AnyLogic является возможность быстрого создания



**Борщёв  
Андрей  
Владиленович**  
(г.р. 1966) –  
отечественный  
программист.



профессиональных агентных моделей в той же самой графической среде. AnyLogic поддерживает языковые конструкции для задания поведения агентов, их взаимодействия, моделирования среды, а также имеет богатейшие анимационные возможности. И, наконец, AnyLogic позволяет описывать разные части больших гетерогенных систем, используя разные подходы, объединяя СД, ДС и АМ в одной модели» [Борщёв, 2004а, с. 44].



**Захаров Владимир Михайлович**  
(г.р. 1953) –  
отечественный зоолог,  
эколог, популяционный  
биолог, чл.-корр. РАН.

**Дгебуадзе Юрий Юлианович**  
(г.р. 1948) –  
отечественный эколог,  
ихтиолог, гидробиолог;  
академик РАН.

Еще 15 лет назад, **Ю.Ю. Дгебуадзе** [1997] в хронике международного совещания "Индивидуально-ориентированный подход в экологии (допущения, достижения, перспективы)", которое проходило с 27 по 31 мая 1996 г. в Миколайках (Польша), и несколько позже [Дгебуадзе, 2001, с. 236-237] отмечал, что взгляд «снизу вверх», атрибутом которого является индивидуально-ориентированный подход, поможет созданию общей теории экологии. С его помощью можно:

- выявить механизмы регуляции экосистем, как в стабильной, так и в динамичной стадии;
- описать процессы диверсификации и видообразования организмов;
- в планировании экспериментов;
- в изучении теории роста организмов;
- при оценках «здоровья среды» и «здоровья популяции» (в соответствии с представлениями **В.М. Захарова** [2000]).

Индивидуально-ориентированный подход по иному ставит и проблему организации экспериментальных наблюдений для идентификации моделей и проверки их прогностических способностей. В частности, в отношении рыб этот подход позволил, например, благодаря индивидуальному мечению рыб и непосредственному визуальному контролю [Nakano, 1995; Дгебуадзе, 2001], исследовать индивидуальное распределение ресурса между особями естественных группировок сима (*Oncorhynchus masou ishikawai*).

В **табл. 3.4** указаны некоторые программные продукты и разработанные индивидуально-ориентированные модели экологических объектов по данным обзора [Reynolds, 1999] (иными словами, на конец XX в.).

**Онлайн ресурсы (программное обеспечение для индивидуально-ориентированного моделирования в экологии) и некоторые модели популяций и экосистем [Reynolds, 1999]**

Название	Адрес	Краткий комментарий
1	2	3
<b>Общие программные продукты</b>		
Swarm	<a href="http://www.santafe.edu/projects/swarm">http://www.santafe.edu/projects/swarm</a>	Пакет программ для много-агентного моделирования сложных систем.
Echo	<a href="http://www.santafe.edu/projects/echo/echo.html">http://www.santafe.edu/projects/echo/echo.html</a>	Пакет программ для индивидуально-ориентированного моделирования структур в явно заданном дискретном пространстве, развивающихся по генетическому алгоритму.
XRaptor	<a href="http://www.informatik.uni-mainz.de/~polani/XRaptor/XRaptor.html">http://www.informatik.uni-mainz.de/~polani/XRaptor/XRaptor.html</a>	Пакет программ для экологического моделирования непрерывных виртуальных много-агентных систем.
<b>Экосистемы</b>		
ATLSS (Across Trophic Level System Simulation)	<a href="http://atlss.org">http://atlss.org</a>	Имитационная модель обширного заболоченного района в южной Флориде к югу от оз. Окичоби [Okeechobee] и резервации Биг-Сайпрес [Big Cypress], где проживает несколько сот человек индейского племени семинолов.
Facilitating Mobile Objects within the Context of Simulated Landscape	<a href="http://blizzard.gis.uiuc.edu/htmldocs/Entity/paper.html">http://blizzard.gis.uiuc.edu/htmldocs/Entity/paper.html</a>	Модель взаимодействия с растительностью популяций травоядных и плотоядных животных в условиях ландшафта, описанного географической информационной системой (GIS).
Evolution and Spatial Structure Interact to Influence Plant-Herbivore Population and Community Dynamics	<a href="http://www.eeb.princeton.edu/~gregg/fwproc.htm">http://www.eeb.princeton.edu/~gregg/fwproc.htm</a>	Индивидуально-ориентированная модель взаимодействия и коэволюции в системе «растение – животное».
Gecko	<a href="http://peaplant.biology.yale.edu:8001/gecko.html">http://peaplant.biology.yale.edu:8001/gecko.html</a>	Пространственно-распределенная модель для описания динамики экосистемы.

1	2	3
Insect/Plant Interactions Program	<a href="http://www.ctpm.uq.edu.au/virtualplants/InsectPlant.html">http://www.ctpm.uq.edu.au/virtualplants/InsectPlant.html</a>	Модели роста отдельных особей растений под воздействием отдельных особей насекомых.
Модель взаимодействия «ячмень – тля»	<a href="http://www.cs.ukc.ac.uk/pubs/1996/42/">http://www.cs.ukc.ac.uk/pubs/1996/42/</a>	Большая пространственная индивидуально-ориентированная модель ячменного поля, находящегося под воздействием Barley Yellow Dwarf Virus, распространяемого тлей.
<b>Популяции</b> • <b>рыбы</b>		
FPM (Fish Population Model)	<a href="http://www.esd.ornl.gov/iab/iab7-7.htm">http://www.esd.ornl.gov/iab/iab7-7.htm</a>	Модель популяции малоротого (чёрного) окуня ( <i>Micropterus dolomieu</i> ) для оценки воздействия на нее сроков начала рыбацкого сезона.
Модель миграции лосося	<a href="http://rebar.bpa.gov/Environment/AIWP/1997/5500500.html">http://rebar.bpa.gov/Environment/AIWP/1997/5500500.html</a>	Модель миграции популяции лосося по данным пассивного радиомаяка.
NerkaSim	<a href="http://www.eos.ubc.ca/salmon/nerkasim/nkaindex.html">http://www.eos.ubc.ca/salmon/nerkasim/nkaindex.html</a>	Модель миграции популяции лосося по данным, полученным с помощью управляемых моментальных фотографий.
Individual-Based Trout in Stream Flow Model	<a href="http://www.stream.fs.fed.us/streamnt/jan99/jan99a2n.htm">http://www.stream.fs.fed.us/streamnt/jan99/jan99a2n.htm</a>	Модель популяции форели в потоке.
• <b>млекопитающие</b>		
Gorilla Simulation	<a href="http://www.cs.ukc.ac.uk/people/staff/ms3/gorillas/simulation/">http://www.cs.ukc.ac.uk/people/staff/ms3/gorillas/simulation/</a>	Модель популяции гориллы.
Модель популяции зайца-беляка	<a href="http://userzweb.lightspeed.net/~jpthomas/research.html">http://userzweb.lightspeed.net/~jpthomas/research.html</a>	Пространственная модель динамики популяции американского зайца-беляка ( <i>Lepus americanus</i> ).
MOAB (Model of Animal Behavior)	<a href="http://www.usgs.gov/tech-transfer/factsheets/FS-056-97.html">http://www.usgs.gov/tech-transfer/factsheets/FS-056-97.html</a>	Модель перемещения в пространстве животных в процессе кормодобывания.

1	2	3
Модель популяции оленя	<a href="http://lutra.tamu.edu/dms/dms.htm">http://lutra.tamu.edu/dms/dms.htm</a>	Модель-тренажер для отработки навыков управления популяцией оленя (Cervidae).
Модель перемещений популяции оленя Вапити	[Сорокин, Моралес, 2004]	Исследование механизмов пространственного перемещения популяции Оленя Вапити.

• **ПТИЦЫ**

Модель популяции птиц	<a href="http://www.cqs.washington.edu/~gordie/gordie.bird.html">http://www.cqs.washington.edu/~gordie/gordie.bird.html</a> <a href="http://www.pwrc.usgs.gov/research/sis98/bosett1s.htm">http://www.pwrc.usgs.gov/research/sis98/bosett1s.htm</a>	Модель популяций белоголового орлана ( <i>Haliaeetus leucocephalus</i> ) и сапсана ( <i>Falco peregrinus</i> ) на Нормандских островах и славки (Sylviidae) в районе авиабазы Киртленд [Kirtland] в штате Нью-Мексико недалеко от г. Альбукерке [Albuquerque].
-----------------------	--	--

1	2	3
The Weaver Project	<a href="http://bamboo.mluri.sari.ac.uk/~mattie/test.html">http://bamboo.mluri.sari.ac.uk/~mattie/test.html</a>	Модель популяции красной шотландской куропатки в вересковой пустоши Шотландии (поиск стратегии восстановления численности).
Flocking	<a href="http://virtual.dcea.fct.unl.pt/~pedro/papers/birds/paper.html">http://virtual.dcea.fct.unl.pt/~pedro/papers/birds/paper.html</a>	Модель для изучения реакции организмов на образование групп с учетом и без учета пространственной неоднородности (включает модель стаеобразования птиц).

• **НАСЕКОМЫЕ**

Honey Bee Colonies	<a href="http://www.ma.umist.ac.uk/dsumpter/beesim/">http://www.ma.umist.ac.uk/dsumpter/beesim/</a>	Много-агентная модель поведения роя пчёл.
Manta	<a href="http://www-poleia.lip6.fr/~drogoulResearch/Manta/manta.htm">http://www-poleia.lip6.fr/~drogoulResearch/Manta/manta.htm</a>	Индивидуально-ориентированная модель поведения колонии муравьев.
Model of Survival and Social Facilitation in Termites	<a href="http://scifunam.ifisicacu.unam.mx/mir/termite.html">http://scifunam.ifisicacu.unam.mx/mir/termite.html</a>	Клеточно-автоматная нелинейная модель поведения колонии термитов.

1	2	3
<ul style="list-style-type: none"> <li><b>морские беспозвоночные</b></li> </ul>		
Ship Fouling	<a href="http://turtle.gis.umn.edu/people/yc/foul/foul/">http://turtle.gis.umn.edu/people/yc/foul/foul/</a>	Модель на языке программирования Java applet для демонстрации взаимодействия и возможностей биологического контроля моллюсков при обрастании корпуса судна.
Pelagic Tunicate		Модель виртуального мезокосма для изучения условий образования скоплений организмов подтипа Оболочников ( <i>Salpa fusiformis</i> ).
Using MultiAgent systems to develop individual-based models for Copepods	[Souissi et al., 2003]	Модели динамики Copepods с учетом индивидуального поведения и пространственной разнородности популяций.
<ul style="list-style-type: none"> <li><b>бактерии</b></li> </ul>		
BacSim	<a href="http://www.eeb.yale.edu/ginger/bacillus/">http://www.eeb.yale.edu/ginger/bacillus/</a>	Модель для описания роста колонии бактерий; построена на основе модели Gecko.
<ul style="list-style-type: none"> <li><b>деревья</b></li> </ul>		
Arborgames	<a href="http://margay.sscnet.ucla.edu/~reb/arbweb/arbormain.html">http://margay.sscnet.ucla.edu/~reb/arbweb/arbormain.html</a>	Модель для исследования влияния пожаров на видовое разнообразие в лесах Йеллоустона [Yellowstone].
SmartForest	<a href="http://www.imlab.uiuc.edu/smartforest">http://www.imlab.uiuc.edu/smartforest</a>	Диалоговая модель для решения проблем лесоводства на уровне индивидуальных деревьев.
Scaling from Trees to Forests	<a href="http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm">http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm</a>	Стохастическая индивидуально-ориентированная модель пространственно-распределенной динамики роста леса, в которой деревья конкурируют за свет.

Приведу (очень конспективно) несколько примеров индивидуально-ориентированных моделей.

**Модель ценопопуляции *Plantago major*.** Онтогенетическая поливариантность определяет специфику динамических процессов не только организменного, но и популяционного уровня и позволяет выявить специфичность воздействий различных факторов на данную ценопопуляцию [Комаров, 2004]. Для подтверждения этого тезиса была построена дискретная индивидуально-ориентированная модель подорожника большого (*Plantago major* L.) [Жукова, Комаров, 1990; Комаров, 2004].

Модель работает следующим образом. На «площадке» размером 300x300 см случайным образом (по закону Пуассона) «высеивается» 300 растений подорожника, живущих в течение 50-100 дискретных шагов по времени (на каждый вегетационный период приходится три шага по времени). Каждое растение представлено в модели 8 возрастными состояниями, физическим возрастом (в шагах модели), классом плотности и рядом других характеристик. Для имитации *эффекта розетки* введено понятие «мертвой зоны» (пространство вокруг растения, внутри которого не могут прижиться потомки; данные о вероятностях гибели растений или перехода из одного возрастного состояния в другое получены экспериментально [Жукова, Комаров, 1991]).

В результате проведенных имитационных экспериментов было показано [Комаров, 2004, с. 97]:

- модель вполне адекватно описывает динамику природных ценопопуляций;
- исключение возможности как замедленного, так и ускоренного темпа развития всех растений ценопопуляции приводит:
  - к нарушению сроков полного онтогенеза растений,
  - к преобладанию «разорванных» возрастных спектров (волны возобновления либо перекрываются очень незначительно, либо совсем не перекрываются),
  - к более частому переходу ценопопуляции в критическое состояние (нет плодоносящих растений);
- варьирование интенсивности и периодичности семенного возобновления вызывает существенные изменения размаха колебания плотности и возрастной ценопопуляций (редкое и низкоинтенсивное семенное возобновление приводит ценопопуляцию в критическое состояние, а более частое и интенсивное семенное возобновление повышает её устойчивость).

Таким образом, тезис о том, что динамическая онтогенетическая поливариантность является одним из главных механизмов динамики растений на популяционном уровне, нашла свое подтверждение.

Согласно предложенной классификации, данная модель – пространственно-распределенная (размерности 2), дискретная, пространственно-мобильная, с учетом индивидуальных различий, среднего масштаба.

**Программа CompMech.** Программа исследований компенсаторных механизмов рыбных популяций (англ. *compensatory mechanism*), начатая в 1987 г., имеет своей целью улучшение предсказаний реакции рыбных популяций на увеличение смертности, потерю ареалов обитания, выбросы токсичных веществ и т.п. [Hjeljord et al., 1982; Moen et al., 1997; Сорокин, 2003а,б, 2004]. Подход CompMech состоит в построение имитационных моделей процессов, лежащих в основе роста, воспроизводства, и выживания отдельных рыб, и дальнейшем агрегировании результатов, относящихся к отдельным особям, в общую динамику популяции. В качестве внешних факторов, влияющих на численность популяции, рассматривается функционирование гидро- и паровых электростанций (изменение режима течения рек, температуры воды, количества растворенного в воде кислорода и пр.). Индивидуально-ориентированная модель описывает ежедневный рост особи и вероятность ее гибели, как результат действия внешних факторов. Компенсаторные механизмы определяются как способность популяции самокомпенсировать уменьшенный рост и повышенную смертность одной части особей, за счет более интенсивного роста и размножения другой части особей. В рамках этой программы построен набор моделей различных рыбных популяций (чавычи, форели) для конкретных ареалов; исследования носят прикладной характер [<http://www.esd.ornl.gov/programs/COMPMECH>].

Согласно предложенной классификации, данная модель – пространственно-распределенная (размерности 3), пространственно-мобильная, энергетическая, информационная, с учетом индивидуальных различий, среднего масштаба.



**Байер Пол**  
(Paul Veier;  
г.р. 1950) –  
американский  
зоолог,  
эколог.

**Модель популяции пумы** – модель, построенная **П. Байером** (цит. по: [Сорокин, 2003а]) для прогнозирования численности популяции пумы в южной Калифорнии. Основная цель моделирования – оценить влияние антропогенных факторов на численность популяции и предотвратить вымирание

популяции. Деятельность человека учитывалась с точки зрения изменения ареала обитания пумы. Учтены следующие аспекты:

- уменьшение ареала обитания,
- разбиение ареала на слишком малые участки, не связанные друг с другом,
- увеличение смертности за счет столкновений с транспортом, отстрел животных.

В модели определяется набор вероятностей выживания особей в зависимости от возраста особи, площади ареала, а также набор вероятностей размножения, который зависит от состава популяции (мужские/женские особи) и площади ареала [Turner et al., 1994]. Одна итерация модели соответствует одному календарному году. Перемещения моделируются только в качестве возможной миграции особи между двумя ареалами обитания, связанными иммиграционным коридором. Влияние человека учитывается как изменение вероятностей смертности и размножения. Таким образом, в модели используется довольно простое описание поведения и параметров особи [<http://oak.ucc.nau.edu/pb1/vitae/software/puma.htm>].

Согласно предложенной классификации, данная модель – пространственно-распределенная (размерности 2), пространственно-мобильная, крупного масштаба.

**Модель системы «хищник – жертва».** Классическая для экологии система проанализирована с использованием языка AnyLogic [Борщёв, 2004а,б]. В рассматриваемой модели:

- зайцы (hares) и рыси (lynx) имеют конечную продолжительность жизни, так что они умирают также и от старости, а не только будучи съеденными или от голода;
- зайцы и рыси живут в двумерном пространстве (в терминологии агент-ориентированного моделирования говорят, что агенты «space-aware»);
- плотность зайцев ограничена (например, неким пространственным ресурсом, так что зайцы размножаются, только если вокруг достаточно свободного места);
- рысь может поймать зайца только поблизости от места её обитания;
- рысь охотится периодически;
- если во время охоты заяц не пойман, рысь перемещается;
- если рысь так и не находит зайца в течение определённого времени, она умирает.



На рис. 3.16 показано решение классической модели Лотки–Вольтерра с нормированием коэффициентов «под средние» величины реальной системы «зайцы (*Lepus americanus*) – рыси (*Felis canadensis* [*Lynx lynx*])» в Канадской Арктике, представленные по результатам статистики заготовок пушнины "Компанией Гудзонова залива" (англ. *Hudson's Bay Company*) с 1845 по 1935 гг., которые успешно «перекочевывают» из одного учебника экологии в другой (см., например, [Одум, 1975, с. 247; Риклефс, 1979, с. 245: Уиттекер, 1980, с. 18; Гиляров, 1990, с. 139; Розенберг и др., 1999, с. 217] и мн. др.). Следует отдать должное Ч. Элтону, который в середине 20-х годов прошлого столетия, работая в качестве консультанта Компании, сохранил для науки эти данные и первым ввел их в экологическую литературу. Позднее [Leigh, 1968] часть этих данных была представлена в табличной форме (с 1848 по 1903 гг.) – они и стали основой для настоящих демонстрационных примеров.



**Лотка  
Альфред**  
(Alfred  
James  
Lotka;  
1880-1949) –  
американский  
биофизик,  
эколог.

**Элтон  
Чарльз**  
(Charles  
Sutherland  
Elton;  
1900-1991) –  
британский  
зоолог,  
эколог.



На языке AnyLogic «агент-рысь» и «агент-заяц» имеют переменные «*Location*», где хранится их текущее местоположение (вначале оно случайно). Оно меняется при перемещении агентов и влияет на их поведение. У рысей и у зайцев с определённой частотой появляются рысята и зайчата – это моделируется циклическими «таймерами рождений» – «*Births*», которые создают новых агентов, причём в случае зайцев это зависит от их локальной плотности. Карта состояний зайца состоит всего из двух состояний: жив «*Alive*» и мёртв «*Dead*» и двух переходов между ними, соответствующих двум различным причинам смерти: возрасту и съедением рысью (последнее моделируется «сообщением», которую рысь напрямую посылает зайцу). У рыси поведение более сложное – рысь охотится через каждые «*Lynx Hunting Period*» и, если она не находит зайца (это вероятно зависит от их локальной плотности), она перемещается (изменяет «*Location*»), оставаясь в голодном состоянии «*Hungry*»; в случае, если заяц убит (рысь посылает ему сообщение «я тебя съела! – «*I ate you!*»), она выходит и тут же вновь входит в состояние «*Hungry*», что (в соответствии с семантикой карт состояний) вызовет «перезапуск» её «таймаута голодной смерти». Реализация этой модели представлена на (рис. 3.17).

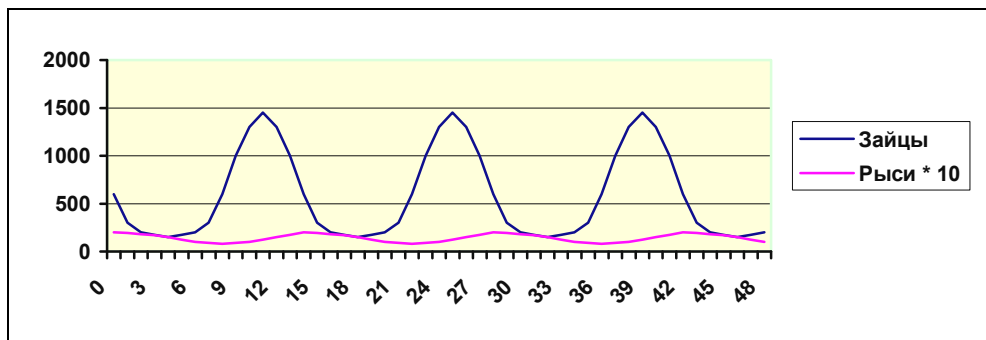


Рис. 3.16. Классическая модель системы «хищник – жертва».

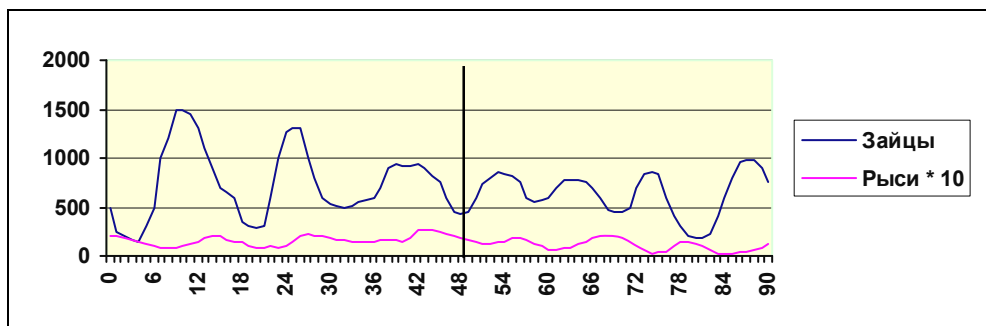
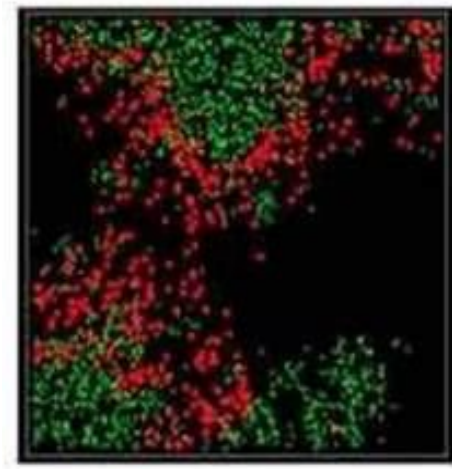


Рис. 3.17. Агент-ориентированная модель системы «хищник – жертва» (вертикальной чертой отмечены три «волны», соответствующие рис. 3.16).

Результаты имитации по агент-ориентированной модели дают гораздо более «богатый выход», чем аналитическая модель Лотки–Вольтерра или даже «скорректированная» с учетом погодных условий самоорганизующаяся модель системы «зайцы – рыси» [Брусилковский, Розенберг, 1981а]. Это получается за счет неоднородности размещения особей зайцев и рысей по пространству (см. рис. 3.18) – в процессе анимации каждого шага моделирования хорошо видны атаки рысей, их вымирание там, где съедены все зайцы, и быстрое заполнение зайцами свободного от рысей пространства. Агент-ориентированная модель, как и аналитическая, показывает интерпретируемое колебательное поведение (пики популяции рысей следуют за пиками популяции зайцев). В зависимости от параметров рыси могут полностью вымереть (иногда вместе с зайцами), чего никогда не случается в аналитической моде-

ли из-за её непрерывности [Борщёв, 2004а,б]. Колебания стохастичны из-за стохастического характера модели.



**Рис. 3.18.** Агент-ориентированная модель системы «хищник – жертва» (часть анимации).

Еще одна агент-ориентированная модель системы хищник–жертва предложена **П. Терна** [Terna, 2007]. Она включает три взаимодействующих уровня:



**Терна  
Пьетро**  
(Pietro  
Terna;  
г.р. 1944) –  
итальянский  
экономист,  
социолог.

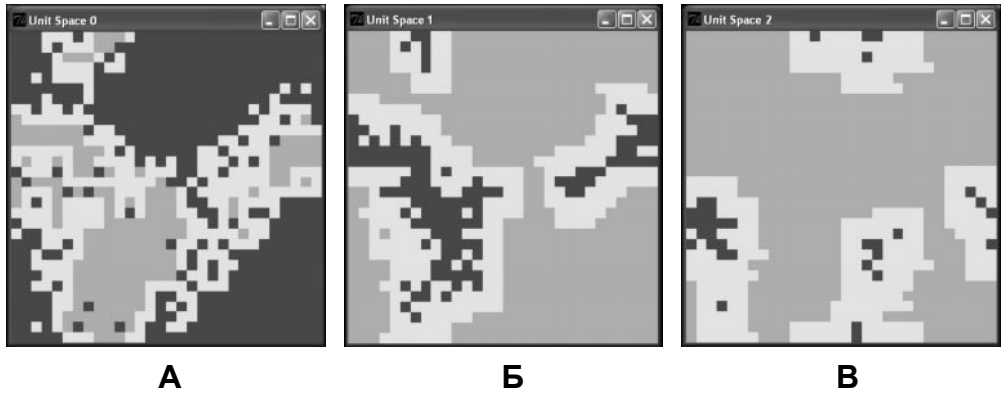
- трава (кормовая база для жертвы; растет с постоянной скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей);
- жертвы (в модели они названы кроликами; численность лимитируется наличием травы, прессом хищника и размножением, которое также осуществляется с постоянной

скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей);

- хищники (в модели они названы лисцами; численность лимитируется наличием кроликов и размножением, которое также осуществляется с постоянной скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей).

При этом, «взаимодействие» (поедание травы кроликами и кроликов лисами) происходит только в том случае, когда особи находятся в «пределах видимо-

сти» (параметр модели). Как и для модели А.В. Борщёва, визуализация процесса моделирования осуществляется с помощью анимации на каждом шаге (см. рис. 3.19).



**Рис. 3.19.** Трава (А), кролики (Б) и лисы (В); темная область – особи (агенты) трех этих групп организмов, светлая область – зона возможного роста травы (А) и «видимости» (Б и В).

**Flocking** – модель образования стай (птиц, рыб и т. д.). Модель показывает, как, например, стая птиц образуется в результате выполнения отдельными птицами некоторых общих правил поведения (см.: [Патаракин, URLb]):

- птица стремится двигаться в том же направлении, что и другие птицы, которых она видит;
- птица стремится «отодвинуться» от другой птицы (если она находится слишком близко);
- птица стремится «приблизиться» к другой птице (если она не слишком близко).

Можно сказать, что в данном варианте – это «поведенческая» модель стаеобразования (т. е. без учета пространственной неоднородности)<sup>20</sup>. На рис. 3.20 показаны результаты нескольких этапов моделирования.

<sup>20</sup> Учет пространственной неоднородности среды (агрегированное скопление пищи) использован в аналитической, потенциально-эффективной модели образования рыбной стаи (см. главу 10, раздел 2).

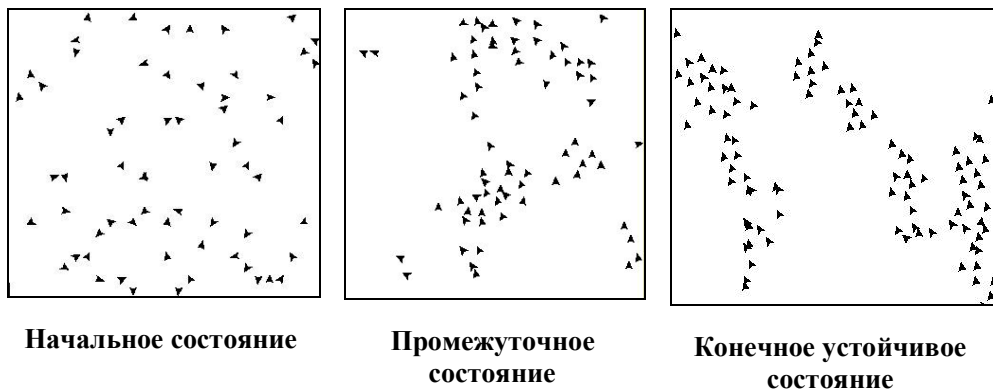


Рис. 3.20. Модель образования стаи.

**Динамика численности популяции леммингов** [Сорокин, Саранча, 2000; Перминов, Саранча, 2003; Сорокин, 2003б; Саранча и др., 2005; Глушков и др., 2006; Гусятников и др., 2006; Недоступов, Саранча, 2009]. Имитационные и аналитические модели динамики численности популяции леммингов рассматривались неоднократно [В. Орлов и др., 1986; Саранча, 1995, 1997; Turchin et al., 2000; Перминов, Саранча, 2003 и др.]. В работах [Саранча, 1997; Перминов, Саранча, 2003; Сорокин, 2003б] была поставлена задача: создать комплексную модель (в какой-то степени эта модель является продолжением и развитием указанных выше исследований), позволяющую изучить влияние поведенческих механизмов популяции леммингов на динамику их численности. Комплексная модель включает в себя две компоненты [Сорокин, 2003б, с. 66; Саранча и др., 2005]:

- индивидуум-ориентированная компонента – индивидуум-ориентированная модель популяции леммингов, дающая описание популяции на уровне поведения отдельных особей;
- аналитическая компонента – *функция последования* популяции [определяет зависимость между численностью в момент времени  $t$ , и численностью через некоторый промежуток времени  $\tau$ :  $N(t+\tau) = F(N(t))$ ].

Основные положения индивидуум-ориентированной модели:

- имеется популяция агентов (леммингов), имеющих естественные потребности – потребность в энергии и потребность размножения;
- популяция эволюционирует в некотором ограниченном ареале обитания, покрытом растительностью (ресурсом);
- каждый агент удовлетворяет потребность в энергии, потребляя ресурс; степень потребности характеризуется количественным параметром *жизн-*

ненный потенциал, имеющим некоторое предельное (максимальное) значение, зависящее от возраста, и характеризующий жизнестойкость агента (нулевое значение соответствует гибели агента);

- потребность в размножении описывается количественным параметром, накапливающимся с течением времени, скорость накопления зависит от условий существования; потребность в размножении имеет предельное значение, достижение которого приводит к размножению особи (в модели не учитывается наличие полов – все особи только самки);
- если две или более особей находятся в одном участке ареала, происходит стычка, в результате чего уменьшается жизненный потенциал участников стычки;
- особи перемещаются по ареалу; перемещение происходит в один из соседних участков ареала, обеспечивающий максимизацию жизненного потенциала;
- каждый участок ареала описывается количественным параметром, характеризующим наличие ресурса (этот параметр уменьшается в результате потребления агентами, и восстанавливается за счет процедуры восстановления);
- в модели учитывается наличие трех сезонов – лето, и зима (два периода – перезимовка без размножения и подснежное размножение); зимой ареал разбит на несколько биотопов с различной степенью благоприятности для существования (разными порогами выживаемости).

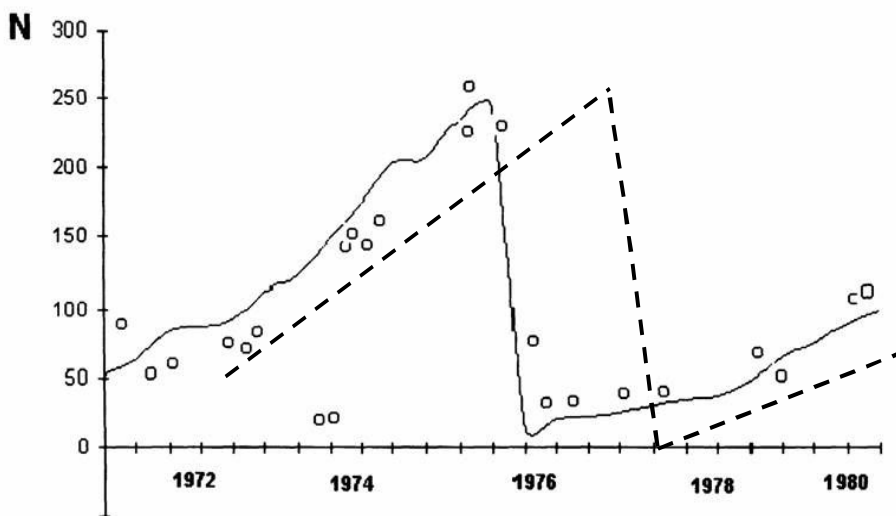
Все эти положения формализованы в рамках модели. Например, перемещение происходит в одну из соседних ячеек (используется 4-клеточная окрестность), ячейка выбирается из соображений максимизации жизненного потенциала особи. Для этого вводится функция штрафа (для каждой ячейки), характеризующая «неблагоприятность ячейки»; штраф вычисляется по формуле:

$$P_{nm} = P_{nm}^0 + P_{nm}^n + P_{nm}^p,$$

где  $P_{nm}^0$  – случайное возмущение (малая величина, постоянная для каждой клетки),  $P_{nm}^n$  – плотностная составляющая штрафа (прямо пропорционально числу потребителей в соседних клетках; поскольку потребитель на каждой итерации совершает движение, на следующей итерации в данной клетке могут оказаться потребители из соседних клеток);  $P_{nm}^p$  – составляющая, учитывающая количество растительности (линейно зависит от биомассы растительности).

Индивидуум-ориентированная модель представляет собой самостоятельный инструмент для исследования популяции. С моделью был проведен

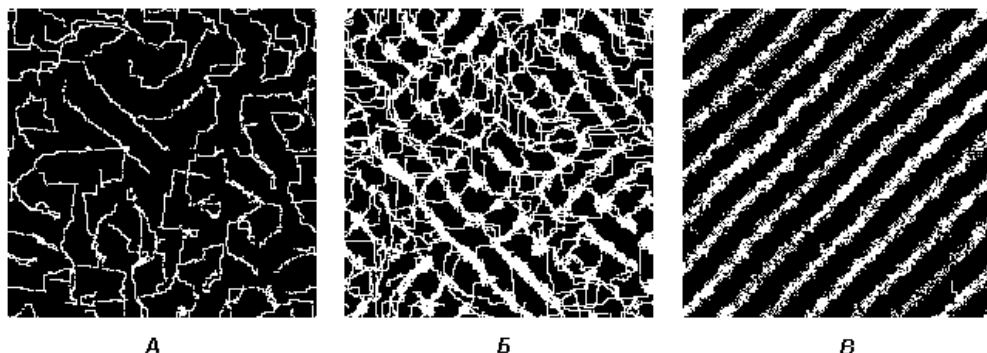
ряд вычислительных экспериментов, в рамках которых удалось изучить, как меняется способность к размножению особей, возрастной состав популяции, интенсивность размножения и отмирания особей, и другие важные параметры популяции (подобные исследования затруднены, если вообще возможны, с помощью традиционных подходов). Из материалов [Сорокин, 2003б, с. 69] приведу лишь один график (см. **рис. 3.21**), демонстрирующий расчетные значения численности (сплошная линия), которые соотнесены с наблюдаемыми в природе (помечены отдельными точками). Легко убедиться, что индивидуум-ориентированная модель дает достаточно хорошее совпадение с результатами полевых исследований.



**Рис.3.21.** Результаты одного из имитационных экспериментов с моделью (сплошная линия) и зарегистрированная на о. Врангеля динамика изменения численности копытного лемминга (отдельные точки на графике); пунктирная линия задает кусочно-линейную аппроксимацию годовой функции последования (аналитическая компонента).

**Модель пространственной динамики системы «потребитель – ресурс».** С целью изучения механизмов формирования пространственного размещения в системе «потребитель – ресурс» (типа «рыба – зоопланктон»), предложена индивидуум-ориентированная модель [Бобырев и др., 2000] на плоскости размерностью  $200 \times 200$  ячеек. В результате экспериментов с этой моделью была продемонстрирована возможность формирования устойчивых

упорядоченных структур в исходно гомогенном пространственном распределении корма (см. рис. 3.22).



А

Б

В

**Рис. 3.22. Динамика структурообразования в системе «потребитель – ресурс»**

А – начальные стадии взаимодействия (200 временных шагов);

Б – образование сетчатой структуры (1000 шагов);

В – образование стабильного паттерна (20000 шагов).

Основными допущениями модели являются:

- отсутствие индивидуальных различий в популяции потребителя (хищника);
- положение отдельных особей потребителя в начальный момент времени задается случайным образом;
- потребитель обладает способностью с заданной точностью оценивать плотность кормовых организмов в пределах круговой области, размеры которой ограничены и представляют собой фиксированный параметр;
- перемещения потребителя определяются градиентом плотности корма;
- за один временной интервал потребитель может переместиться только в соседнюю клетку;
- при «столкновении» потребителя с кормовой частичкой происходит ее поглощение;
- все ресурсы (кормовые организмы) характеризуются одинаковыми размерами и уязвимостью для потребителя-хищника; «смертность» корма происходит только за счёт выедания;
- начальное распределение корма задается как однородное;



- «воспроизводство» ресурса-корма задается следующим образом: на каждом временном шаге фиксированное количество ячеек пространства (их координаты выбираются случайно) приобретает статус «репродуктивных»; прирост происходит только в незанятых ячейках пространства, рядом с которыми находятся «размножающиеся» особи; таким образом, рост ресурса-корма неявным образом связан с его локальной плотностью;
- считается, что время, затрачиваемое потребителем на анализ окружения и поглощение ресурса-корма, пренебрежимо мало по сравнению со временем, необходимым на перемещение.

### Система моделей EFIMOD для лесных экосистем. Имитационная

система моделей продукционных процессов и циклов элементов питания в лесных экосистемах EFIMOD (European Forest Institute Model) [Chertov, Komarov, 1997; Chertov et al., 1999; Komarov et al., 2003; Комаров, 2004; Ханина и др., 2006; Shaw et al., 2006; Шанин и др., 2010] создана под руководством **А.С. Комарова** и **О.Г. Чертова** и включает:



**Комаров Александр Сергеевич**  
(г.р. 1945) – отечественный математик, эколог.

**Чертов Олег Георгиевич**  
(г.р. 1937) – отечественный, немецкий почвовед, эколог.



- индивидуально-ориентированную модель древостоя, позволяющую моделировать динамику разновозрастных и смешанных древостоев,
- модель динамики органического вещества почвы ROMUL, описывающую разложение опада, поступающего на/в почву, и динамику азота, доступного для растений [Чертов, Комаров, 1996; Chertov et al., 2001; Динамическое моделирование процессов..., 2007],
- статистический генератор температуры и влажности почвы SCLISS.

Сложность системы «лес – напочвенный покров – почва – атмосфера – вода» приводит к существованию большого числа моделей этой системы (*принцип множественности моделей* сложных систем – в действии) и неизбежности использования *блочного принципа* построения «обобщающей» имитационной модели. Основной процесс, который может объединить описание лесной экосистемы как единого целого, – это биологический круговорот основных биофильных элементов (углерода и азота [Комаров, 2004, с. 181]).

С точки зрения описания биологического круговорота элементов, процессы, происходящие в почве, оказываются определяющими для существования и самоподдержания лесной экосистемы. *Цель моделирования* – прогноз реакции лесной экосистемы на изменения климата, влияние загрязнений, воздействие различных сценариев ведения лесного хозяйства.

Особенностью структуры модели является рассмотрение древостоя как ансамбля отдельных деревьев с точной «привязкой» внутри древостоя [Галицкий, Комаров, 1975; Галицкий, 1979, 1980]<sup>21</sup>. Простой способ описания роста дерева, включающего в себя взаимоотношения между деревом и почвой, был предложен О.Г. Чертовым [1983]; он же разработал и первый вариант модели трансформации опада в лесной подстилке [Чертов, 1985].

В основу модели EFIMOD положены следующие допущения:

- это индивидуально-ориентированная модель, в которой имитируемый древостой расположен на квадратной решетке (одно дерево в одной клетке);
- каждое дерево представляет собой вектор из пяти компонент, слагающих общую биомассу дерева  $B_T$  (листья/хвоя [ $B_l$ ], ветви [ $B_{br}$ ], ствол [ $B_{st}$ ], толстые корни [ $B_{rs}$ ], тонкие корни [ $B_{rf}$ ]); каждое дерево обладает своей собственной зоной питания, зависящей от возраста;
- каждое дерево взаимодействует с множеством ближайших деревьев через затенение и корневую конкуренцию за доступный азот почвы; при этом, прирост дерева зависит от ресурса, находящегося в минимуме (*принцип Либиха*);
- случайный характер размещения деревьев в начале моделирования и стохастический характер входных погодных переменных; это позволяет проводить оценку выходных параметров путем моделирования методом Монте-Карло (несколько прогонов модели с различными случайными реализациями климатических переменных);
- модель описывает круговорот углерода и азота в системе «древостой – почва», включая динамику органического вещества почвы (имитационная субмодель ROMUL);
- модель позволяет использовать в качестве входных параметров данные лесной таксации.

---

<sup>21</sup> Именно в этом и проявляется основная суть индивидуально-ориентированного подхода к моделированию («популяция рассматривается как множество отдельных особей, расположенных в точках плоскости с локальным взаимодействием между ближайшими соседями, которое определяет динамику популяции» [Комаров, 2004, с. 10]).

*Анализ чувствительности* модели EFIMOD продемонстрировал её зависимость от целого ряда основных экологических параметров; в контексте нашего обсуждения значительно больший интерес представляет роль пространственной структуры размещения деревьев при описании конкуренции за ресурсы, что, собственно, и отличает индивидуально-ориентированные модели от традиционных, когда популяция рассматривается «в целом», без учета особенностей, слагающих ее организмов.

Зоны питания соседних деревьев могут перекрываться друг с другом и тогда, в некоторых «клетках» пространства будет находиться разное количество тонких корней конкурирующих растений. Возможны две модельные ситуации раздела доступного ресурса: пропорционально общей биомассе тонких корней этих деревьев [модель 1] или пропорционально биомассе тонких корней в конкретной «клетке» пространства (последний способ позволяет учесть неоднородность распределения тонких корней в зависимости от удаления от ствола [модель 2]). Имитационное моделирование динамики смешанного елово-березового древостоя продемонстрировали два разных варианта поведения моделируемой системы. В первом случае (модель 1) при 100-летней динамике первой исчезает ель, а береза остается; во втором (модель 2) – все происходит наоборот. Очевидно, что верен второй вариант. «Объяснение оказывается простым, но не очевидным. Дело в том, что береза растет быстрее и быстрее увеличивает зону питания. Когда происходит конкурентное взаимодействие деревьев березы, то есть перекрытие зон питания, с маленькими елками, то по первому определению береза получает преимущество благодаря своему большому размеру и, соответственно, получает больше азота. Во втором случае относительная доля тонких корней березы на клетку невелика, в то время как доля еловых тонких корней из-за маленькой зоны питания велика и количество азота, доставшееся ели, также велико. Таким образом, правила определения конкурентных взаимоотношений с учетом пространственной структуры оказываются крайне важными при введении в модель описания конкуренции за ресурс» [Комаров, 2004, с. 239].

Завершая рассмотрение этой удачной имитационной модели, укажу только на некоторые результаты моделирования.

- На примере анализа конкретной территории (Серпуховской район Московской области) показано влияние разных сценариев лесопользования на накопление углерода в почве (наибольшим накоплением углерода обладают сценарии естественного развития [с ветровалами каждые 100 лет] и выборочных рубок [каждые 30 лет в спелых древостоях]; режимы сплошных рубок приводят к квазистационарному состоянию лесных почв на низком уровне аккумуляции органического вещества [Kubasova, Loukianov, 2005; Комаров, Кубасова, 2007; Кубасова, 2007]).

- Путем имитации оценен круговорот углерода и накопление гумуса в разных группах типов леса различного возрастного и породного состава, произрастающих на разных по запасам органического вещества и физико-химическим характеристикам почвах на территории Ленинградской области. На территории около 3,5 млн. га лесов за год накапливается, примерно, 175 тыс. т углерода; при этом, 93,5 тыс. т углерода накапливается в гумусе. Это позволяет А.С. Комарову [2004, с. 330] сделать вывод о том, что «почвы Ленинградской области являются потенциальным стоком углерода».
- Для разных природных условий Европейской территории России (Московская и Костромская области, Республика Коми) проанализирована динамика продуктивности, видового и возрастного состава смешанных лесов и основных пулов органического вещества в лесных экосистемах бореальной и неморальной зон при разных сценариях лесопользования, изменений климата и выпадений соединений азота из атмосферы [Шанин и др., 2010]. Определены условия наибольшего накопления углерода в лесных экосистемах (из сценариев с изъятием древесины, наиболее предпочтительным с позиций сохранения углерода является сценарий с выборочными рубками; повышение среднегодовых температур приводит к увеличению фитомассы, уменьшению запасов углерода в лесной подстилке и относительному росту аккумуляции углерода в органическом веществе минеральных горизонтов почвы [Шанин, 2011]).
- В рамках V-ой Рамочной программы Европейского сообщества (проект RECOGNITION) была предпринята попытка с помощью модели EFIMOD объяснить увеличение за последние 50 лет в 1,5 раза продуктивности основных хвойных пород в Европе. Прогноз динамики климатических переменных в рамках проекта был рассчитан на основе английской модели HadCM2. Было показано, что рост продуктивности в настоящее время связан с высоким уровнем выпадения азота из атмосферы («побочный эффект» роста загрязнения), а в будущем будет связан с потеплением климата [Van Oijen et al., 2008a,b].

Модель EFIMOD пользуется хорошей известностью за рубежом: она применялась для сравнительного анализа характера накопления углерода в лесных почвах Канады и Европы [Shaw et al., 2006], в экспертной системе для устойчивого управления лесами [Komarov et al., 2002], для анализа динамики биоразнообразия в лесных экосистемах и пр.

**Модель лесной экосистемы SORTIE.** Группа исследователей под руководством **С. Пейкала** и **Д. Дойчмана** [Pacala et al., 1993; Pacala, Deutschman, 1995; Deutschman et al., 1997, 1999, 2000] разработала индивидуум-ориентированную модель леса с целью прогнозирования динамики состава видов деревьев при их произрастании в рамках одного ареала. При этом, «микро-игроком» является не некий усредненный элемент территории, а отдельное дерево. Модель SORTIE – пространственно-стохастическая модель лесов северо-востока Соединенных Штатов (штат Коннектикут). Моделируется лес из девяти видов деревьев: бук крупнолистный, американский (*Fagus grandifolia*), тсуга канадская (*Tsuga canadensis*), клен сахарный (*Acer saccharum*), клен красный (*Acer rubrum*), береза желтая (*Betula alleghaniensis*), сосна веймутова, белая (*Pinus strobus*), дуб красный (*Quercus rubra*), черемуха поздняя или американская вишня (*Prunus serotina*) и ясень американский (*Fraxinus americana*).



**Пейкала  
Стив**  
(Steve  
Pacala;  
г.р. 1954) –  
американский  
эколог.

**Дойчман  
Дуглас**  
(Douglas H.  
Deutschman;  
г.р. 1962) –  
американский  
эколог.



Модель достаточно проста: единственный ресурс, который учитывается, – солнечный свет (количество света, «достающееся» одному дереву, определяется как функция его размеров и размеров соседних деревьев; хотя у авторов имелась информация и по водному режиму, и по обеспеченности почв азотом, они посчитали её не достаточно значимой); жизненные стратегии и развитие деревьев (рост, воспроизводство, смертность и пр.) также являются функциями освещенности. Всего в модели учитывается (для всех видов) 10 параметров (аллометрия дерева и его кроны, функции роста, смертности, рассеивания семян, затенение). Лесное сообщество в модели SORTIE было представлено на площади 300х300 м, временной шаг – 5 лет, «глубина» моделирования – 1000 лет. Кроме того, моделировалась «сплошная вырубка» кругами с радиусом около 100 и 50 м.

Особое внимание в модели было уделено её визуализации<sup>22</sup> [Deutschman et al., 2000], что позволяло достичь более полного понимания сукцесси-

<sup>22</sup> Задача визуализации результатов имитационных экспериментов особенно актуальна для индивидуально-ориентированных моделей [Chertov et al., 2005; Heinrich, Gnauck, 2006]

онной изменчивости такого рода «лесного сообщества». Лес на ранней стадии сукцессии – смесь всех видов, которые начинают конкурировать за ресурс (свет); в ненарушенных условиях в ходе сукцессии начинает доминировать бук, когда имеют место сплошные рубки, заметную конкуренцию ему составляет береза.

Авторы подробно рассматривают различные аспекты проверки чувствительности индивидуально-ориентированной модели (прогон модели с разными значениями параметров [например, увеличение риска смертности деревьев] и их случайными изменениями). Еще один аспект анализа модели – это попытка с помощью метода главных компонент выделить среди 10 выбранных параметров меньшее число «главных». Такими обобщенными параметрами (объясняющими около 70% общего варьирования) стали «терпимость к затененности (shade tolerance)» и «стратегия роста деревьев». В дальнейшем, это может оказаться полезным при разработке более простых квазиимитаций или построении объясняющих аналитических моделей.

Таким образом, авторы продемонстрировали, что «экспериментирование и визуализация сложных моделей обеспечивают чрезвычайно мощный инструмент для описания экологических систем. Анализ чувствительности вместе с моделированием разнообразия условий окружающей среды, очерчивает наиболее вероятный диапазон динамики лесных экосистем» [Deutschman et al., 1997]. Возможно, именно простота моделирования и наглядность получаемых результатов стали тем важным обстоятельством, которое способствовало тиражированию модели SORTIE. В частности, коллективом модельеров под руководством **Д.А. Брацуна** [Брацун и др., 2007, 2009] эта модель была дополнена вычислением световой энергии, приходящейся на каждое дерево сообщества, и адаптирована для структуры леса Пермского края.



**Брацун  
Дмитрий  
Анатольевич**  
(г.р. 1968) –  
отечественный  
физик,  
математик.

## 5. Квазиимитационное моделирование

Квазиимитационные модели отличаются от собственно имитационных моделей только тем, что при их построении *не используется блочный принцип*. При условии, что для описания взаимосвязей системы используется один и тот же математический аппарат (например, система дифференциальных уравнений или матричная алгебра), подобный подход в некоторых случаях облегчает взаимодействие с моделью путем использования стандартных процедур нахождения решения.

Такой подход к моделированию, называемый *монолитным* или *интегральным*, чаще всего наблюдается для недостаточно подробно изученных экосистем или при необходимости использовать высоко агрегированные переменные. В экологических исследованиях он активно использовался на ранних этапах внедрения имитационного моделирования [Garfinkel, 1962; Van Dyne, 1969] – и хотя в этих моделях и выделены блоки (в первой – «Трава» и «Кролики», во второй – «Корни живых растений», «Листья живых растений», «мертвые растения» и «Опад» [Одум, 1975, с. 372]), они выступают в качестве некоторых «обобщенных» переменных, без раскрытия их внутренней структуры и протекающих в них процессов. Такой подход наиболее пригоден для сравнительно несложных объектов (число переменных модели порядка 10-15) – в этом случае квазиимитационная модель может даже претендовать на некоторую объяснительную функцию, так как на такой небольшой модели можно проследить влияние одних переменных на другие. По мере усложнения модели, без блочной структуры чрезвычайно затрудняется процесс проверки и отладки программы на ЭВМ (из-за большого числа логических построений и сложных взаимосвязей переменных), уменьшается «гибкость» модели (становится невозможным внесение каких-либо изменений без существенной переделки всей программы), и, наконец, такую программу должен составлять один исследователь-программист, представляющий всю модель в целом (т. е. невозможно разделение труда). При программировании сложной модели большое значение приобретает индивидуальный почерк программиста – это означает, что впоследствии, скорее всего, кроме автора программы никто не сможет с ней работать и изменять её (программистам хорошо известно правило: легче написать новую программу, чем разбираться в программе своего коллеги)<sup>23</sup>.

Несмотря на перечисленные выше недостатки, построение квазиимитационных моделей – довольно распространенный способ исследования экосистем. В качестве квазиимитационных можно рассматривать модели, в основе которых лежит моделирование некоторых случайных процессов методом Монте-Карло (имитация первого ранга [Горстко, 1977]). К последнему типу отнесу стохастическую модель конкуренции между растениями [Diggle, 1976], в которой предполагается, что вероятность гибели особи зависит от её размера, размеров соседних особей и расстояния до них, и прогностическую модель продвижения растений в степь [Андреев и др., 1976]. Широкое при-

<sup>23</sup> В принципе, это справедливо для любой программы. В этом контексте, симптоматично высказывание Н.Н. Моисеева [1999, с. 16] по поводу невостребованности сегодня модели "Гея": «Ну а вычислительная система существует. И есть всего *четыре человека*, которые владеют этой самой системой, могут её запустить снова в работу. Но никому это пока не нужно (*выделено мной. – Г.П.*)».

менение в квазиимитационном моделировании нашли матричные модели [Patten, 1972; Redetzke, Van Dyne, 1976; Debussche et al., 1977; Меншуткин, 1971, 2010; Ащепкова и др., 19786; Розенберг, 1981в и др.]. В частности, в работе французских исследователей [Debussche et al., 1977] построена матричная квазиимитационная модель для прогноза сукцессионных изменений растительности (на уровне типов растительных сообществ) одного из горных районов Франции. Авторы располагали двумя вариантами геоботанической карты моделируемого района за 1948 и 1963 гг. Составляя матрицу вероятностей попадания пробного учета в тот или иной тип растительности (всего было рассмотрено 25 типов растительных сообществ: леса разной степени густоты с *Fagus sylvatica*, *Pinus silvestris*, *Pinus laricio*, злаковники, пустоши и пр.) и матрицу вероятностей смены одного типа растительности другим за определенный отрезок времени, был осуществлен прогноз состояния растительности на 1998 г. Этот прогноз показал незначительное изменение соотношений площадей, занятых лесами, пустошами, культурными посевами трав и лугами. Естественно, что этот прогноз следует принимать только при условии отсутствия резких изменений в условиях окружающей среды, т.е. в условиях её стационарности (например, при отсутствии качественно новых форм использования данной растительности).

**Детерминированная модель** [Розенберг, 1981в]. Пусть  $x(t) = \{x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)\}$  – вектор фазовых переменных модели, характеризующих состояние системы в момент времени  $t$  (например, виды растений при моделировании сукцессионных изменений),  $u(t) = \{u_1(t), u_2(t), \dots, u_m(t)\}$  – вектор входных переменных (например, метеорологические параметры, характеристики почвы и т. д.). Тогда динамика фазовых переменных может быть описана моделью, представляющей систему линейных уравнений:

$$x(t) = \sum_{s=0}^{P_1} A^{(s)} x(t-s) + \sum_{s=0}^{P_2} B^{(s)} u(t-s),$$

где  $A^{(s)} = \{a_{ij}^{(s)}\}$ ,  $i = \overline{1, n}$ ,  $j = \overline{1, n}$  – матрица коэффициентов взаимовлияния ( $s = 0$ ) или влияния ( $s > 0$ ) фазовых переменных в момент времени  $t - s$  на фазовые переменные в момент времени  $t$ ;  $B^{(s)} = \{b_{ik}^{(s)}\}$ ,  $i = \overline{1, n}$ ,  $k = \overline{1, m}$  – матрица коэффициентов зависимости фазовых переменных в момент времени  $t$  от входных переменных в момент времени  $t - s$ ;  $P_1$  и  $P_2$  – интервалы запаздывания влияния фазовых переменных на фазовые и входных переменных на фазовые. Коэффициенты  $\{a_{ij}^{(s)}\}$  и  $\{b_{ik}^{(s)}\}$  меняются от  $-1$  (сильное отрицательное влияние) через  $0$  (отсутствие влияния) до  $+1$  (сильное положительное влияние); переменные  $x_i(t)$  и  $u_k(t)$  меняются от  $0$



до +1. Кроме того, на коэффициенты  $a_{ij}^{(s)}$  и  $b_{ik}^{(s)}$  накладываются следующие ограничения (условия нормировки коэффициентов):

$$\sum_{j=1}^n \sum_{s=0}^{P_1} |a_{ij}^{(s)}| + \sum_{k=1}^m \sum_{s=0}^{P_2} |b_{ik}^{(s)}| = 1 \quad \text{для } i = \overline{1, n}.$$

Важным свойством этой модели является стационарность (т.е. неизменность условий, в которых протекает случайный процесс) моделируемой экосистемы (у стационарной точки данной системы все координаты равны 0,5; см.: [Ащепкова и др., 1978б]). Коэффициенты влияния матриц  $A$  и  $B$  могут быть заданы либо методом экспертных оценок (тогда имеет смысл только качественная трактовка результатов моделирования), либо определяться по результатам статистической обработки экспериментальной информации (расчет коэффициентов корреляции). Подобный подход к моделированию динамики экосистем можно рассматривать как промежуточный этап построения более общей и детализированной имитационной модели. Простота описания и сравнительно быстрое достижение результата даже при больших значениях  $n$  и  $m$  делает такие квазиимитационные модели полезным инструментом исследования экосистем.

**Пример 3.5.1.** Для иллюстрации работоспособности этой квазиимитационной модели матричного типа воспользуюсь результатами 12-летних



**Работнов  
Тихон  
Александрович**  
(1904-2000) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог,  
популяционный  
эколог.

наблюдений **Т.А. Работнова** [1965, 1973] за растительностью на склоне от прируслового вала к центральной пойме р. Оки, проводившихся с 1954 по 1965 гг. на территории Дединовской опытной станции пойменного луговодства ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса. В качестве входных переменных использовались:

- $u_1(t) \div u_7(t)$  – среднемесячная температура воздуха с апреля по октябрь (в °С);
- $u_8(t) \div u_{14}(t)$  – среднемесячное количество осадков за тот же период (в мм);
- $u_{15}(t)$  – внесение К (из расчета 60 кг/га действующего вещества);
- $u_{16}(t)$  – внесение Р (из расчета 60 кг/га действующего вещества);
- $u_{17}(t)$  – внесение НРК (из расчета 60 кг/га действующего вещества).

Фазовыми переменными модели являлись 19 видов преобладающих растений, для которых Работновым [1973, с. 86-100] приведена динамика их

веса (в г/8 м<sup>2</sup>); методика проведения опытов и сбора материала подробно описана Работновым и поэтому я не буду на ней останавливаться. Отмечу только, что статистическое исследование разногодичной сопряженности видов по этой информации с использованием коэффициентов автокорреляции выполнил **В.И. Василевич** [1970]. Этот анализ показал почти полное отсутствие достоверных самовлияний видов через 2, 3, 4 и т. д. года [Розенберг, 1984, с. 126-130], что позволяет принять интервал запаздывания равным одному году, т. е.  $P_1 = P_2 = 1$ .

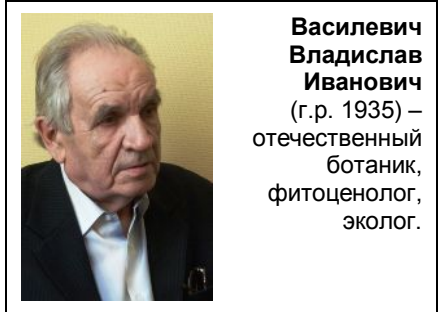
В качестве коэффициентов влияния  $a_{ij}^{(s)}$  и  $b_{ik}^{(s)}$  использовался коэффициент линейной корреляции (для самовлияния  $s = 0$  – коэффициент автокорреляции). Замечу, что определить с помощью коэффициента корреляции влияние элементов минерального питания на виды растительного сообщества по имеющимся исходным данным не представлялось возможным (и в контроле, и в вариантах с внесением разных удобрений, растительность из года в год менялась практически параллельно под воздействием, прежде всего, погодных условий). Величина среднего превышения (или понижения) урожайности отдельных видов при внесении удобрений была оценена относительной разницей урожаев по отношению к контролю [Работнов, 1973, с. 32].

Корреляционный анализ выявил очень мало достоверных связей между видами и входными переменными (около 14%). Интересен тот факт, что на большинство видов существенное влияние оказывает температура июля как текущего  $u_4(t)$ , так и прошедшего года  $u_4(t - 1)$ . Малое число достоверных связей позволяет в дальнейшем трактовать результаты моделирования весьма осторожно – лишь как тенденцию поведения видов лугового фитоценоза; данный пример представляет интерес, прежде всего, как иллюстрация методологии квазиимитационного моделирования.

Так как опыт с удобрениями был проведен Работновым не по полной схеме (отсутствует внесение только азота, нет NP и NK), то моделирование было выполнено для двух вариантов:

- «контроль» ( $u_{15} = u_{16} = u_{17} = 0$  для всех видов) и
- внесение РК ( $u_{17} = 0$ , а значения  $u_{15}$  и  $u_{16}$  изменялись в пределах от 0 до +1).

На **рис. 3.23** показаны результаты моделирования динамик трех видов: представителя злаков *Bromus inermis*, бобовых – *Trifolium pretense* и разнотравья – *Cirsium setosum*. Для удобства сравнения результатов, вес каж-



**Василевич  
Владислав  
Иванович**

(г.р. 1935) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог,  
эколог.

дого вида выражен в относительных значениях (доля данного вида в общем урожае).

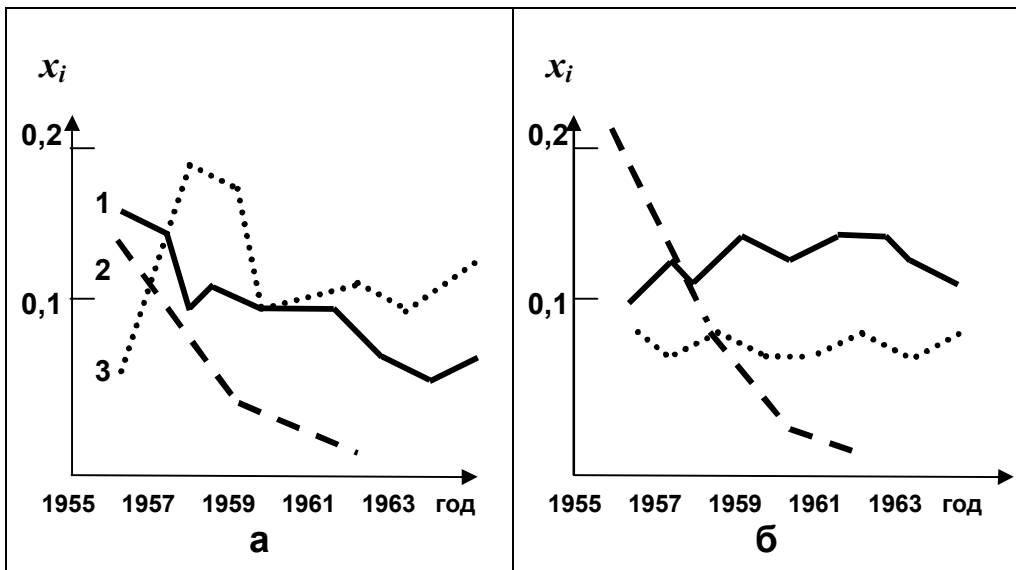


Рис. 3.23. Моделируемая динамика трех видов лугового сообщества в вариантах «контроль» (а) и «внесение РК» (б)

1 – *Bromus inermis*, 2 – *Trifolium pretense*, 3 – *Cirsium setosum*

Результаты моделирования следует признать удовлетворительными, т. к. характер поведения видов близок к реальному. Так, согласно результатам моделирования, клевер увеличивает свою фитомассу при внесении фосфорно-калийного удобрения, а в 1960 г. исчезает и больше не появляется в травостое. На самом деле в эти годы клевер присутствует в травостое, но в связи с неблагоприятными погодными условиями – в незначительном количестве (до 2%). Лучше промоделировано поведение *Cirsium setosum*: «внесение» РК не вызвало существенного изменения в динамике бодяка щетинистого, что соответствует и выводам Работнова [1973, с. 78]. Кривая динамики костра безостого имеет выраженный колебательный характер, особенно в варианте РК. На «контроле» наблюдается тенденция к снижению урожайности *Bromus inermis* к концу срока моделирования; та же тенденция отмечается и Т.А. Работновым [1973, с. 37] по результатам натуральных наблюдений. Кроме того, по результатам моделирования при внесении фосфорно-калийного удобрения урожай костра безостого увеличивается в среднем в два раза.

Динамика других видов также удовлетворительно описывается данной моделью. Правда, ряд видов (*Trifolium hybridum* на «контроле», *Rumex*

*confertus*, *Heracleum sibiricum* на «контроле» и в варианте внесения РК, *Dactylis glomerata* в варианте РК) не «выживают» в сообществе по результатам моделирования, хотя в реальных сообществах они встречаются в незначительных количествах. Это связано как с малым числом наблюдений (12 лет) и низкой представленностью этих видов в сообществах, так и с недостатками конкретной (детерминированной) квазиимитационной модели, согласно которой, если вид «исчез» ( $x_i = 0$  по результатам моделирования) в некоторый момент времени  $t$ , то он уже не сможет «появиться» в сообществе в последующие моменты времени. Этот недостаток данной модели может быть исправлен.

**Модель системы «мочевина–хлорелла–коловратки» в двухступенчатом хемостате.** Изучение влияния различных веществ на водные организмы проводится в открытых и закрытых экосистемах. В последнем случае нельзя исследовать выходящие потоки, т. к. выделяемые организмами вещества вновь используются в системе до образования, так называемых, «тупиковых веществ». Открытые по лимитирующему веществу системы ближе к природным водным экосистемам и с их помощью удастся проследить его влияние на экосистему в целом и по звеньям.



**Дегерменджи  
Андрей  
Георгиевич**  
(г.р. 1947) –  
отечественный  
биофизик,  
математик;  
академик РАН.

**А.Г. Дегерменджи и В.Е. Коковой**<sup>24</sup> [1992] были проведены эксперименты и модельный анализ системы «мочевина–хлорелла–коловратки»; в первом ферментере идет процесс роста хлореллы под воздействием мочевины, во втором – рост коловраток (*Philodina acuticornis*

*odiosa*; выделено три возрастные группы – ювенильные, взрослые и старые особи), питающихся хлореллой из первого хемостата. Построенная авторами модель подходит под определение квазиимитационной и представляет собой систему 22 балансовых уравнений, описывающих влияние входной концентрации лимитирующего фактора (мочевины) на рост хлореллы и этологические реакции трех возрастных групп популяции коловраток. Большая часть параметров модели задавалась по литературным данным, использовались и собственные экспериментальные данные.

Построенная модель системы «мочевина–хлорелла–коловратки», позволяющая «существенно помочь ответить на следующие вопросы:

- как уточнить пределы изменения кинетических характеристик коловраток, совместимых с не вымыванием популяции;
- как определить списки параметров и закономерностей их влияния на возрастную структуру, как провести ранжирование по чувствительности;
- выявит, существует ли теоретическая связь различных возрастных структур и их этологических реакций с выживаемостью популяции и др.» [Дегерменджи, Кокова, 1992, с. 28].

Следует подчеркнуть одну особенность подхода Дегерменджи с коллегами к моделированию экосистем – это тесная связь собственно математического моделирования с экспериментальными исследованиями (и в лабораторных, и в полевых условиях) для верификации моделей [Дегерменджи, Кокова, 1992; Дегерменджи, Гладышев, 1995; Дегерменджи, Косолапова, 2001; Н. Дегерменджи, А. Дегерменджи, 2009]<sup>25</sup>. Складывается впечатление, что они задались целью опровергнуть «страхи» ряда «чистых биологов» (правда, почти 50-летней давности...) по поводу экспансии математиков в биологию и экологию:

- «Правда, среди биологов иногда еще звучат голоса, предостерегающие от чрезмерного увлечения математическим моделированием и ратующие за сохранение почетного места для экспериментальных исследований, за применение физико-химических методов и т. д. Однако это обычно бывает основано на недоразумении (а точнее, на недостаточно отчетливом понимании сути математического моделирования). Между математическим моделированием и экспериментальными исследованиями *нет и не может быть конфликта*, потому что никакая модель не может быть построена на голом месте (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Баженов, Бирюков, 1968, с. 46].
- «Многие биологи с опаской взирают на вторжение математических методов в науки, именуемые описательными. Они боятся признания описательных наук бесполезными. Подобные опасения необоснованны. Чтобы математические методы или методы моделирования приносили успех, необходимы не только данные, сформулированные явно, но и тот подсознательный опыт, специфичный для данной области, который в огромном количестве накоплен представителями соответствующих отраслей знания. Этот опыт не представлен в виде, подготовленном для его введения в машину, он не формализован. В таком неформализованном виде он питает интуицию, без которой и математика не обходится» [Нюберг, 1968, с. 145].

<sup>25</sup> Аналогичный комплимент я высказал выше в адрес Е.М. Зилова (раздел 3 в этой главе).

- «Весьма важным и существенным обстоятельством, заслуживающим быть отмеченным, является то, что построение (составление, формулировка) математической модели *не принадлежит математике* и не является обязанностью математика. Это область деятельности специалистов естественных наук (биологов) и требует от них лишь общего знакомства с применением математических методов... Математика для модели является лишь "языком", на котором записываются высказывания (быть может, гипотетические) чисто биологического содержания, которые невозможно сформулировать, не будучи специалистом-биологом (*выделено автором. – Г.Р.*)» [Полетаев, 1968, с. 128].

**Динамика популяций полевков *Clethrionomys rufocanus* и *Cl. rutilus* в Северном Приохотье.** В основе данной модели [Фрисман и др., 2010] лежат данные наблюдений за лесными полевками на Крайнем Северо-Востоке Сибири, начатые в 1972 г. Жизненный цикл этих видов состоит из нескольких этапов, что позволяет рассматривать популяцию с весны до осени как состоящую из трех возрастных групп: «взрослые», пережившие зиму; размножающиеся сеголетки и дети; и сеголетки не вступающие в размножение. Опираясь на предложенную схему годового жизненного цикла, процесс размножения полевков с весны до осени считается дискретно-непрерывным и описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$x'_n = -\delta_x x_n; \quad y'_n = \beta_x \rho_x x_n + \beta_y \rho_y y_n - \delta_y y_n,$$

где  $\delta_x$  и  $\delta_y$  – коэффициенты смертности взрослых и сеголеток;  $\beta_x$  и  $\beta_y$  – коэффициенты плодовитости, а  $\rho_x$  и  $\rho_y$  – доля размножающихся самок соответственно среди взрослых и сеголеток. Первое уравнение описывает естественную смертность взрослых особей; второе – изменение численности сеголеток (первое слагаемое в правой части уравнения – потомство от особей, переживших зиму, второе – потомство от тех сеголеток, которые вступают в размножение, третье – учет смертности сеголеток. Начальные условия для численности взрослых особей  $n$ -го периода размножения дискретны и определяются значением общей численности предыдущего сезона в конце осени ( $N_{n-1}[T]$ ):

$$x_n(0) = \omega_{n-1} \cdot N_{n-1}(T),$$

где  $\omega_{n-1}$  – коэффициент зимней выживаемости между  $(n-1)$ -м и  $n$ -м периодом размножения. Начальные условия для численности сеголеток, естественно, нулевые:  $y_n(0) = 0$ . Вид функции  $\omega_n$  выбран исходя из предположения, что с ростом уровня запасов кормов  $r_n$  она возрастает, а с ростом численности  $N_n$  – убывает:

$$\omega_n = \frac{k \cdot r_n}{(1 + N_n)^p}.$$

Запасы всех видов кормов (грибов, ягод, семян лиственницы) измеряли по 5-балльной шкале; в результате подбора значений по результатам наблюдений, получены следующие коэффициенты:  $k = 0,106$  и  $p = 1,23$ .

Результаты численного анализа данной модели дали вполне адекватный прогноз (ошибка прогноза имеет нормальное распределение и её величина находится в районе 15% (исключение составляет только 19-й год прогноза [1998 г.], что объясняется авторами резким изменением внешних условий в этом году, нарушившим границы применимости модели с принятыми ограничениями). В целом, модель демонстрирует достаточную эффективность для целей краткосрочного прогнозирования изменения численности полевков.

**Стохастическая модель** [Розенберг, 1984, с. 130]. Используя методику В.И. Беляева [1978] (см. выше раздел 2 этой главы), на все значения коэффициентов  $a_{ij}^{(s)}$  и  $b_{ik}^{(s)}$  на каждом шаге моделирования можно «наложить» случайный шум, т. е. случайным образом их незначительно изменять (при сохранении границ их изменения и условий нормировки коэффициентов). При этом некоторые достоверные ранее коэффициенты станут недостоверными, и наоборот. В остальном процедура прогнозирования динамики фазовых переменных остается той же (правда, в этом случае необходимо получение не одного решения, как для детерминированной модели, а нескольких; после этого траектории поведения каждого вида усредняются и такая «усредненная» траектория принимается в качестве решения стохастической квазиимитационной модели).

**Пример 3.5.2.** Для того же объекта, который рассматривался в предыдущем примере (растительность поймы р. Оки по данным Т.А. Работнова [1973]), была построена стохастическая квазиимитационная модель. Результаты сравнения двух методов квазиимитационного моделирования представлены в **табл. 3.5**.

Анализ этой таблицы позволяет прийти к следующему выводу. Стохастическая модификация квазиимитационной модели несколько улучшает точность прогноза динамики малообильных видов (*Geranium pratense*, *Stellaria graminea*). Динамика доминирующих в сообществе видов (*Agropyron repens*, *Agrostis stolonifera*, *Festuca pratensis*) одинаково хорошо предсказывается обеими моделями, что позволяет получить с помощью квазиимитации достаточно дешевый и удовлетворительный прогноз динамики растительной экосистемы.

Таблица 3.5.

**Значения средней относительной ошибки прогноза (в %) динамики видов лугового сообществ**

Вид	Детерминированная модель (пример 3.5.1)		Стохастическая модель (пример 3.5.2)	
	«контроль»	РК	«контроль»	РК
<i>Agropyron repens</i>	18	20	20	19
<i>Agrostis stolonifera</i>	20	19	19	18
<i>Bromus inermis</i>	15	11	9	9
<i>Dactylis glomerata</i>	25	90	15	13
<i>Festuca pratensis</i>	13	12	15	10
<i>Phleum pretense</i>	10	14	13	16
<i>Achillea millefolium</i>	23	28	25	21
<i>Cirsium setosum</i>	11	10	10	9
<i>Geranium pratense</i>	21	43	19	20
<i>Stellaria graminea</i>	37	59	30	28
<b>Средняя ошибка для этих видов</b>	19,3	30,6	17,5	16,3

**Глобальная минимальная модель биосферы.** С.И. Барцевым с соавторами [2005, 2009; Degermendzhi et al., 2007; Bartsev et al., 2008] предложен подход к построению минимальных математических моделей биосферы, основанный на *принципе наилучшего сценария*, как наиболее значимого для принятия решений и практических выводов. Принципиально неустранимая погрешность в оценке параметров любой биосферной математической модели приводит к вероятностному характеру сценариев моделирования. Причина заключается в том, что практически все параметры такой модели имеют приближенный характер (в частности, оценки количества углерода в атмосфере варьируют от 600 до 760 Гт, в биомассе – 500-850 Гт, в почве – 1080-2000 Гт, первичная продукция фотосинтеза изменяется от 110 до 120 ГтС/год [Барцев и др., 2009, с. 1413]). Таким образом, для принятия направленных на биосферу практических решений необходимо иметь доверительные интервалы прогноза с «беспрецедентным уровнем значимости». Предлагаемый принцип наилучшего



**Барцев Сергей Игоревич** (г.р. 1955) – отечественный биофизик, математик.



сценария позволяет уйти от учета в модели максимально возможного числа факторов и пространственной неоднородности (классический пример – модель «Гея» [Крапивин и др., 1982; Александров, Моисеев, 1984; Александров, Стенчиков, 1984; Моисеев и др., 1985; Свирежев и др., 1986; Moiseev, 1986]) и перевести рассмотрение в область квазимитационного моделирования.

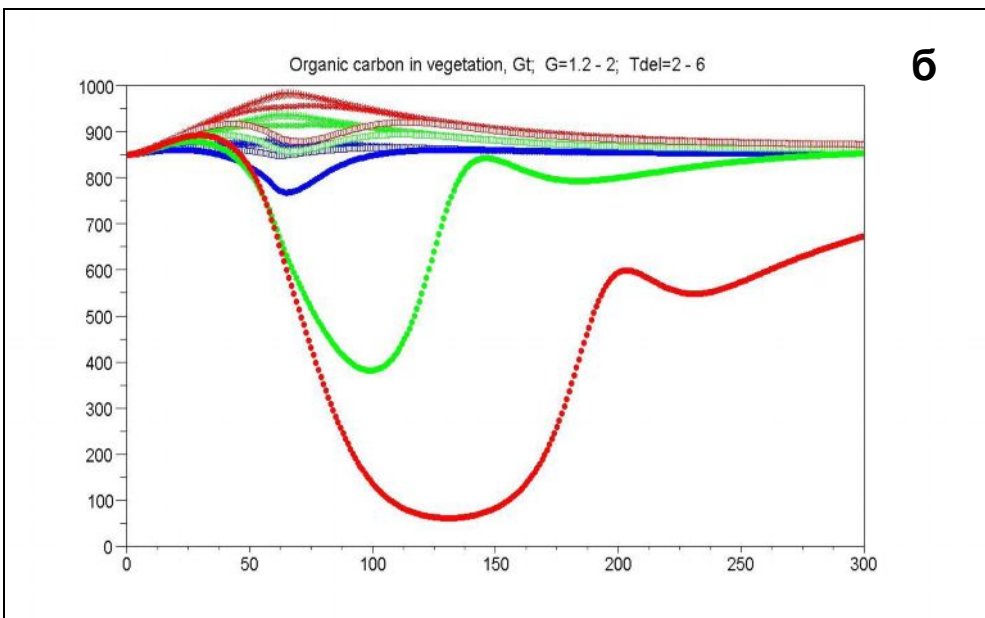
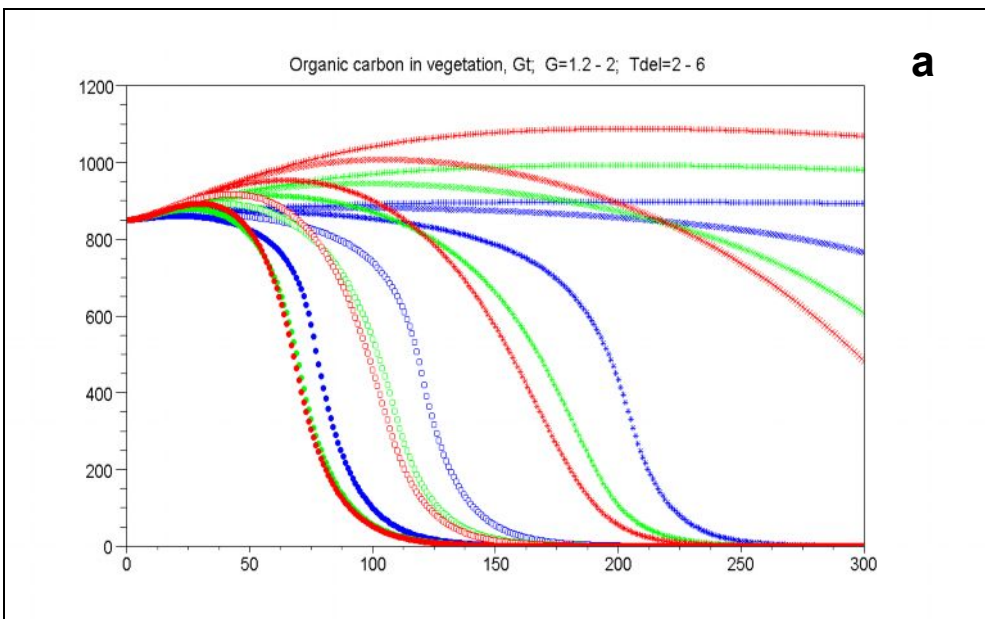
Система уравнений модели состоит всего из 5 соотношений, которые описывают [Барцев и др., 2005; Bartsev et al., 2008] изменения количества углерода в земной атмосфере, в биомассе живых растений, в органическом веществе остатков, в фотическом и в глубинных слоях океана. Параметрами, оказывающими влияние на динамику биомассы и другие характеристики модели, были выбраны  $G$  – коэффициент, характеризующий возможность растений линейно увеличивать количество биомассы (три значения: 1,2 – 1,6 – 2) и  $T_{del}$  – чувствительность климата (меняется через один градус от 2 до 6 °C).

На **рис. 3.24а** видно, что траектории динамики биомассы группируются по три в своеобразные «пучки» (для каждого конкретного  $T_{del}$ ), причем, к началу координат ближе «пучок» для  $T_{del} = 6$  °C. **Рис. 3.24б** демонстрирует пороговый характер катастрофического процесса (после  $T_{del} \geq 6$  °C).

Таким образом, модель позволяет продемонстрировать возможность появления в системе «биосфера–климат» необратимых негативных (катастрофических) изменений, вызванных усилением положительной обратной связи «температура – CO<sub>2</sub>» вследствие антропогенной эмиссии CO<sub>2</sub> в атмосферу и, более того, даже вычислить, так называемые, «даты необратимости» для различных вариантов сжигания ископаемых топлив.

## Экспертные системы

Экспертных систем, предназначенных для решения экологических задач любой масштабности и созданных на базе геоинформационных и экоинформационных систем, существует уже очень много. Достаточно подробное (и адаптированное для экологов) изложение проблем, связанных с их применением можно найти в моей монографии [Розенберг, 2009]; там же подробно обсуждается оригинальная экспертная система REGION, созданная в Институте экологии Волжского бассейна для сбора, хранения данных, их анализа (исследования социо-эколого-экономических систем разного масштаба [страна – бассейн крупной реки – область – город – предприятие ландшафтного типа]) и визуализации результатов обработки. Экспертная система для изучения глобальных изменений ГМСПО (Глобальная Модель Системы Природа–Общество) также обсуждалась весьма подробно [Бурков, Крапивин, 2009, с. 254-264]. Далее я остановлюсь на еще одной, сравнительно новой экспертной системе.



**Рис. 3.24.** Ансамбль траекторий количества углерода в биомассе обобщенной (суша–океан) модели [Барцев и др., 2009, с. 1416] при различных значениях  $G$  и  $T_{del}$  и:  
**а** – линейном росте темпов сжигания углеродосодержащих топлив;  
**б** – в случае полного прекращения сжигания топлив через 60 лет от настоящего времени.

*Основанная на правилах система (Rule Based Expert Systems, RBES)* является одним из алгоритмов искусственного интеллекта (Artificial Intelligence; [Davis, King, 1984]) и позволяет закодировать знание эксперта в довольно узкой области в автоматизированную систему. Кроме решения конкретной задачи, такой подход помогает в формализованном виде сохранить бесценные знания эксперта. Напомню, например, слова В.В. Меншуткина [2010, с. 159]: «Сравнивая все три варианта модели экосистемы оз. Дальнего (*автоматная, функциональная, энергетическая*. – Г.Р.), следует отметить, что наилучшими прогностическими свойствами обладала функциональная модель, а наихудшими – энергетическая. Дело в том, что в функциональной модели наиболее широко использовался личный опыт и интуиция таких знатоков озера как Е.М. Крохин, Ф.В. Крогиус и **И.И. Куренков**. По своему существу, эта модель приближалась к экспертной системе».

RBES, как и любая *экспертная система (ЭС)*<sup>26</sup>, состоит из трех основных функциональных частей: *базы данных (БД), базы знаний (правил; БЗ) и алгоритма вывода*. В экологических исследованиях такой подход пропагандирует и развивает **Э. Старфилд** [Starfield, Bleloch, 1983, 1986; Starfield et al., 1985, 1990; Starfield, 1990, 1997]: RBES применялся для моделирования

как отдельных популяций – африканская антилопа (*Raphicerus*) [Starfield, 1990] или гавайский тюлень *Monachus schauinslandi* [Starfield et al., 1995], так и экосистем – например, эстуария озера [Starfield et al., 1989] или соснового леса в Миннесоте [Tester et al., 1997]. Правда, следует помнить, что сегодня, практически, что такое БЗ, никто не знает. Существуют два основных представления: в первом случае БЗ имеет вид пакета знаний, своего рода библиотеки в



**Куренков Игорь Иванович**  
(1915-1989) –  
отечественный  
гидробиолог.



**Старфилд Энтони**  
(Anthony M.  
Starfield; r.p. 1965)  
– американский  
математик, эколог.

электронном виде; во втором – БЗ представляется как интегрированная система принятия решения на основе имеющихся знаний. Таким образом, понятие БЗ тесно переплетается с понятием «*экспертной системы*». Мне представляется, что смешивание этих двух понятий не правомочно – БЗ «сама по

<sup>26</sup> Замечу, что на данный момент не существует единого и точного определения ЭС. В самом общем виде [Киселенко, 2000, с. 5]: «ЭС – это программная система, способная в данной предметной области вырабатывать решения, по эффективности, конкурирующие с решениями эксперта».

себе» не может принимать какие-либо решения; БЗ – это одна из составляющих частей ЭС. Чтобы понять, что же такое БЗ, необходимо представлять себе, что она может содержать. Содержание БЗ классифицируют по разным признакам – различают алгоритмические и неалгоритмические знания:

**Алгоритмические** (или процедурные) **знания** – это алгоритмы (программы, процедуры), вычисляющие функции, решающие точно определенные конкретные задачи. Базой алгоритмических знаний можно считать любое собрание (библиотеку) программ.

**Неалгоритмические знания** охарактеризовать гораздо труднее, чем алгоритмические. Они состоят, прежде всего, из мысленных объектов, называемых *понятиями* и имеющих определенное имя, и из связи между понятиями и утверждениями об их свойствах. Однако знания, воплощенные в понятия, не сводятся только к моделям в предметной области. Математические знания, состоящие из математических понятий, связей между ними и утверждений о них, составляют значительную часть практически любой БЗ.

Во многих ЭС содержимое БЗ разделяют на «факты» и «правила», причем факты играют роль элементарных «частиц знания», а правила служат для выражения их связей. Для создания экологической БЗ вполне можно воспользоваться системой концепций современной экологии [Реймерс, 1994; Розенберг, 1991а; Розенберг и др., 1999; Розенберг, Дунин, 1999]. Говоря об экологической БЗ, я имею в виду, в первую очередь, её содержание. В зависимости от конкретных задач и происходит наполнение БЗ. При этом нужно отметить следующее:

- несмотря на то, что все в природе происходит по каким-то определенным законам, нам они порой досконально не известны, и потому построить точную модель какого-либо процесса часто бывает невозможно; таким образом, в состав БЗ будет входить относительно мало таких знаний, как *алгоритмы*;
- основу экологической БЗ составляют *понятия* (причем в достаточно большом числе);
- самым большим звеном экологической БЗ являются *правила*; кроме чисто математических, сюда будут входить именно экологические принципы и законы (см. [Розенберг, 1991а]).

И еще один важный момент использования эмпирического знания. Так как имитационное моделирование направлено, в основном, на решение задач прогнозирования, естественно, возникает вопрос точности применения экспертных систем (особенно, если в них действительно велика доля трудно формализуемого знания конкретных экспертов). Именно для экспертных систем очень велик риск «подгонки» предсказываемых результатов к наблюдае-

мым данным [Ginzburg, Jensen, 2004]; причем, эта «подгонка» может быть достигнута за счет переусложнения самой модели.

Экспертные системы призваны обеспечивать решение множества задач (порой взаимосвязанных между собой). Поскольку состояние окружающей природной среды и отдельных экосистем постоянно меняется в пространстве и времени, то одной из основных задач ЭС является хранение собранной информации и её обобщение. Необходимо отметить, что имеют место разнообразные типы данных (количественные, качественные, описательные тексты, списки и пр.). Оперативный выбор требуемой информации, форма её визуализации, обмен информацией (импорт и экспорт данных) с другими информационными системами – основные функции ЭС.

Одна из основных задач, решаемая с помощью ЭС, – оценка *качества окружающей среды*; решение достигается в диапазоне существующих в настоящее время шкал с различным числом градаций (от «плохо – хорошо» до нескольких, субъективно устанавливаемых, «условных» уровней) и путем расчета целого спектра индексов (количество которых прямо пропорционально числу ученых и исследователей), характеризующих состояние экосистем. В решении этой задачи экспертные системы могут служить инструментом для проверки адекватности существующих и построения новых шкал, индексов и интегрированных показателей, учитывая огромный опыт и интуицию специалистов. Комплексная оценка экологической обстановки на местном, региональном и федеральном уровнях и эффективный выбор сценариев устойчивого развития системы «Природа – Человек» без применения ЭИС в настоящее время просто немыслимы.

**ГИС-технологии земельно-ресурсного потенциала страны.** Спутниковые средства дистанционного зондирования (предназначены для контроля природных и антропогенных процессов, протекающих с малой и средней скоростью на значительных площадях, а при крупномасштабной съемке – фиксации быстро протекающих негативных процессов [вырубка лесов, лесные пожары, интенсивное повреждение насекомыми, аварийные сбросы загрязняющих веществ в атмосферу, разливы нефти и др.]) в сочетании с данными наземных и авиационных наблюдений в рамках ГИС-технологий широко используются для оценки трендов изменений температуры и влажности, анализа земельных ресурсов России, при мониторинге биоразнообразия и лесных пожаров, для своевременного обнаружения очагов насекомых-вредителей на начальных стадиях развития, оценки степени повреждения лесов и пр. Многие из этих задач объединены в рамках единого подхода, развиваемого в Центре по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН под

руководством **А.С. Исаева** [Аэрокосмический мониторинг., 1991; Исаев и др., 1999, 2001; Исаев, Столбовой, 2005; Исаев, 2007 и др.].

Для решения стратегических задач природопользования реализована *технология сценарного моделирования* в рамках прогнозного комплекса FORRUS-S (FORest of RUSsia-Stand) [Чумаченко и др., 2001; Chumachenko et al., 2003], что позволяет учитывать разные варианты ограничений лесохозяйственного, экономического и экологического характера. В результате вычислительных экспериментов формируются долгосрочные прогнозы динамики насаждений. Интеграция ГИС-технологий и сценарного моделирования с помощью модели FORRUS-S обеспечивает построение прогноза с учетом функционального зонирования территорий [Исаев, 2007]. Для каждой из выделенных зон, например, эксплуатационных лесов, участков плантационного лесоразведения, заповедных зон, зеленых коридоров и др., может быть применен свой сценарий, адекватный их целевому назначению. Таким образом, реализуется ландшафтный подход к планированию природопользования и оценивается долгосрочное влияние различных вариантов ведения лесного хозяйства на состояние лесных экосистем.

В результате проведенных исследований были обоснованы структура и схема функционирования космического мониторинга в среде ГИС [Аэрокосмический мониторинг., 1991], предложен перечень параметров и индикаторов, гармонизированных с параметрами, принятыми в рамках международных инициатив. На контрольных участках были проведены полевые обследования, что позволило верифицировать характеристики насаждений, получаемые дистанционными методами. Использование цифровой модели рельефа и характеристик спектральной яркости наземного покрова, полученных со сканерного снимка, после ряда процедур по их совместной классификации позволяет получить совокупность контуров, различающихся по оптическим яркостям и характеристикам рельефа. Для типизации этих контуров рассчитываются средние значения яркостей, высот, уклонов, а так же форм поверхности по степени её выраженности. Созданная «контурная» основа, отражающая иерархическую организацию территории и состояние лесного покрова, позволяет создать карты современной растительности. В результате интерполяции спутниковой информации и характеристик рельефа с помощью регрессионного и дискриминантного анализов выполняется визуализация основных характеристик леса (породного состава, сомкнутости древесного полога, классов возраста, видового и экосистемного разнообразия и др.). Сопоставле-



**Исаев Александр Сергеевич** (г.р. 1931) – отечественный лесовед, эколог; академик АН СССР и РАН.

ние интерполированных характеристик с «контурной» основой позволяет получить характеристику типологического разнообразия лесного покрова территории. На основе количественных методов с использованием данных дистанционного зондирования и цифровой модели рельефа разработан метод оценки экосистемного и ландшафтного разнообразия лесных территорий, отражающий современное состояние растительного покрова. Крупномасштабные точечные геоботанические описания дополняют информацию об эколого-ценотическом разнообразии лесных сообществ.

\*            \*  
\*            \*

Совершенно очевидно, что в данный краткий обзор невозможно включить все существующие имитационные модели экосистем, число которых огромно; также за его рамками остались не менее многочисленные имитационные и квазиимитационные модели отдельных популяций растений и животных (за исключением нескольких, которые были привлечены для демонстрации возможностей индивидуально-ориентированного метода моделирования) – приведу без комментариев лишь очень небольшой список только отечественных работ [Меншуткин, Умнов, 1970; Умнов, 1973; Вавилин, Георгиевский, 1975; Шварц и др., 1976, 1977; Алимов, Умнов, 1978; Задорожная, Сурков, 1979; Кожова и др., 1979; Фрисман и др., 1980; Гуламов, 1982; Frisman., Skaletskaya, 1982; Пых, 1983; Жигальский, 1984; Shapiro et al., 1984; Гуламов, Пасеков, 1985; Ashikhmina et al., 1985; Криксунов, Снетков, 1985; Гуламов и др., 1987; Криксунов, Шаров, 1987; Жукова, Комаров, 1990; Бобырев, Криксунов, 1996; Дегерменджи и др., 1996; Исаев и др., 1997; Умнов, Остапеня, 1998; Меншуткин, 2003, 2010; Гоник и др., 2006; Фенёва и др., 2006 и мн. др.].

## 6. Некоторые выводы

При имитационном моделировании в модели сквозь призму цели исследования достаточно полно и подробно отображаются «глубинные» свойства экосистемы – её структура и механизмы функционирования [Брусилковский, Кожова, 1985]. При этом, как правило, модельер, заказчик и пользователь – различные лица.

В имитационной модели:

- учитывается огромное число переменных и параметров экосистемы;
- имитируется множество явлений различной экологической природы;
- большинство коэффициентов модели имеет вполне конкретный физический (экологический) смысл;

- модель оказывается существенно «машинной» – представляет собой комплекс программ для ЭВМ, построенных по блочному (модульному) принципу;
- включает специальную систему математического обеспечения с соответствующей периферией, позволяющей работать с моделью в диалоговом режиме;
- при разработке модели применяются как априорная информация, так и экспериментальные данные;
- модель служит для изучения совокупности целостных характеристик;
- используется как средство системного экспериментирования с экосистемой.

Все это позволяет считать, что имитационная модель «имеет скорее практическую, чем теоретическую значимость» [Брусиловский, Кожова, 1985, с. 21].

Построение имитационной модели экологической системы – это не просто применение математики в конкретном исследовании: оно опирается на определенный круг экологических представлений. Естественно, что эти представления и другие гипотезы, которые кладутся в основу модели, должны быть правдоподобны и, по-возможности, адекватно отражать реальные связи и поведение системы. Одной из основных концепций, на которую опирается большинство имитационных моделей, построенных по принципам системной динамики Форрестера, является *концепция равновесия* [Ляпунов, 1968]. Однако представление о равновесии экосистем противоречит необратимости протекающих в них процессов, на что обращали внимание многие исследователи [Гленсдорф, Пригожин, 1973; Мауринь, 1978; Михайловский, 1978, 1988; Хеджпет, 1978]. Поэтому, при построении имитационных моделей, прогнозирующих поведение экосистем, необходимо уделять пристальное внимание «глубине» прогноза, т. е. определению временных интервалов, в течение которых не происходит значительных качественных «скачков» в динамике прогнозируемой экосистемы. Подчеркну, что в ряде задач определенный интерес представляет именно изучение динамики балансовых соотношений, которые в моделях, построенных по принципам системной динамики, считаются неизменными. Кроме того, при построении математической модели некоторой реальной экосистемы, необходимо учитывать не только актуальные функциональные связи, отражающие её сегодняшнюю жизнь, но и эволюционные связи экосистем [Хайлов, 1970]. Последняя задача необычайно сложна, что ставит под сомнение возможность придать экологическим теориям, формализуемым имитационными моделями, предсказательную силу на достаточно больших интервалах времени [Мейен, 1978б].

Для получения результата необходимо осуществить «прогон» имитационной модели, а не «решать» её подобно аналитической. Имитационные



модели со стохастическим блоком позволяют набирать статистику о поведении моделируемой экосистемы и делать выводы вероятностного характера. Таким образом, *имитационное моделирование – это не теория, а методология решения проблем* [Р. Шеннон, 1978; Страшкраба, Гнаука, 1989]. Кроме того, имитационное моделирование является лишь одним из возможных способов решения экологических задач, который выполняет, главным образом, только предсказательную функцию теории. Целесообразно применять имитационное моделирование в задачах исследования уникальных экосистем (но без противопоставления традиционным экспериментальным и натурным методам их изучения).

Несмотря на некоторое недостаточное математическое изящество, имитационное моделирование продолжает оставаться одним из широко распространенных методов исследования сложных систем. Правда, этот подход вряд ли можно назвать высоко эффективным по следующим причинам [Р. Шеннон, 1978]:

- «хорошая» имитационная модель (на «гране нашего знания») может быть построена только при больших затратах времени и средств;
- имитационная модель в принципе может не отражать реальную структуру экосистемы, что приведет, в конечном итоге, к неверным выводам, построенным на её основе;
- очень сложна оценка точности имитационной модели, которая лишь частично может быть решена анализом чувствительности модели к изменению некоторых её параметров;
- наконец, имитационная модель дает численный результат, в связи с чем возникает опасность «обожествления» чисел, т. е. приписывания им большей значимости, чем они имеют на самом деле (этот недостаток имитации особо подчеркивал Дж. Хеджпет [1978]).

По мере увеличения внешнего сходства результатов экспериментов и имитационного моделирования, достигаемого путем усложнения модели и введением в неё все новых и новых переменных, приходится осознать, что на этом пути мы все дальше отодвигаемся от создания качественной экологической теории [Нюберг, 1968; Fleishman, 1976; Блажек и др., 1977; Флейшман, 1982; Страшкраба, Гнаука, 1989]. Было также показано [Сонечкин, 1976], что детерминированные имитационные модели гидродинамического типа позволяют строить удовлетворительный прогноз всего на 10-20 единиц времени.

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что хотя имитационное моделирование и получило широкое применение в экологии, оно не является «панацеей от всех бед» при построении экологической теории. А так как «разработка и применение имитационных моделей все еще в большей степени искусство, нежели наука» [Р. Шеннон, 1978, с. 27], то успех или неудача в

их использовании (как и в любом другом виде искусства) во многом зависит не столько от самого метода, сколько от того, как и кто его применяет.

Описывая методы имитационного моделирования и некоторые конкретные имитационные модели экосистем, я сознательно больше внимания уделил его недостаткам, среди которых можно назвать еще и трудность (а, зачастую, и невозможность) получения эмпирической информации о параметрах модели, и сложность оценки связи между компонентами системы, и др. К положительным чертам имитационного моделирования, которые и привлекают к нему многочисленных исследователей, относятся:

- высокая точность прогнозов поведения сложных систем;
- легкость экспериментирования с моделью;
- возможность, когда модель уже построена и верифицирована, «проигрывать» различные стратегии управления её поведением, что расширяет традиционное понятие «лабораторного эксперимента»;
- развитие интуиции исследователя в процессе построения самой модели (это делает её создание хорошей школой для студентов и молодых научных работников);
- способствование созданию больших творческих коллективов, объединяющих специалистов различных областей знания для решения поставленной задачи, что ведет к плодотворному обмену информацией между ними.

В завершении этой главы рассмотрим практическое применение имитационного моделирования у нас в стране, в частности: спектр областей, где имитационное моделирование сейчас наиболее востребовано, технологии, использующихся при построении таких моделей, факторы, сдерживающие рост. Такой анализ заметно упрощает обзорная статья А.В. Борщёва [2007].

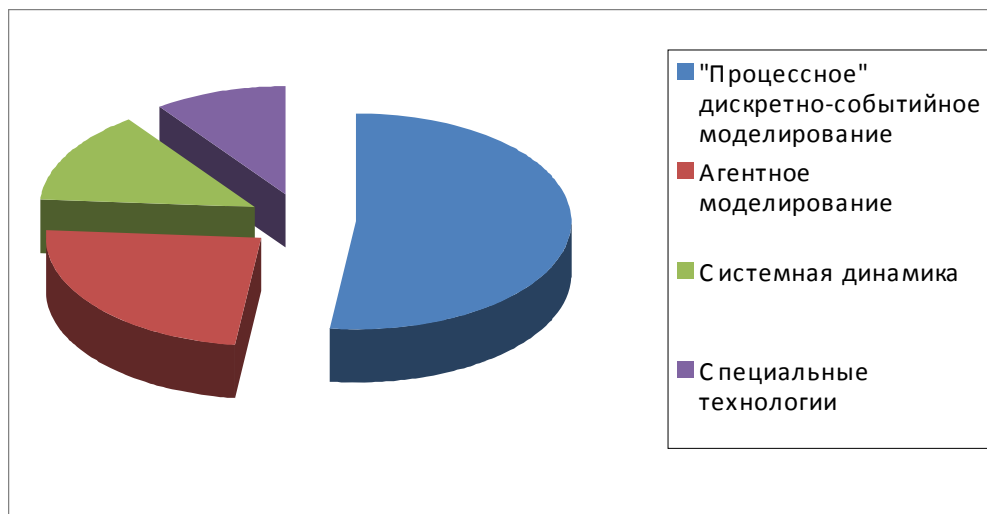
Интересной является структура спроса по областям применения. Схема на **рис. 3.25** составлена по совокупным данным отделов консалтинга, продаж и технической поддержки компании "XJ Technologies" (разработчика продукта AnyLogic и лидера российского рынка «практического» имитационного моделирования [Борщёв, 2007, с. 13]). Абсолютно полной она не является, но в достаточно большой мере соответствует действительности, т. к. спектр применений AnyLogic совпадает со спектром применений имитационного моделирования вообще. Картина спроса в России несколько отличается от общемировой, что, впрочем, вполне объяснимо, т. к. она отражает относительные уровни развития различных типов бизнеса и государственных структур. Области применения расположены сверху вниз по убыванию «градуса интереса».



**Рис. 3.25. Структура спроса на имитационное моделирование в России по областям применения (сверху вниз по убыванию «градуса интереса»)**

Схема на **рис. 3.25** весьма наглядна и требует лишь незначительных пояснений. Под знаком «?» следует группа приложений, о которых имеется неполное представление в силу их несколько закрытого характера. Речь идёт о применениях имитационного моделирования, где заказчиком выступает государство (включая военные применения имитационного моделирования). В России работы этого типа, естественно, ведутся, их немало и количество их растёт, но оценить объём трудно. «Наконец, последняя группа – это области, где, в отличие от мировой практики, интерес к ИМ в России близок к нулю. Причём если в моделировании, скажем, различных политик в области социальной сферы и здравоохранения, в демографическом и эпидемиологическом моделировании наблюдается хоть какая-то активность, о проектах в области сельского хозяйства или экосистем неизвестно ничего. Повторюсь, я говорю о практических (то есть решающих чьи-то реальные проблемы) проектах, а не об академических упражнениях» [Борщёв, 2007, с. 14].

Поскольку большая доля приложений имитационного моделирования приходится на оперативно-тактические задачи в сфере логистики, производства и систем обслуживания (см. **рис. 3.25**), основным используемым методом является дискретно-событийное моделирование (**рис. 3.26**) либо в традиционном его понимании (т. е. взгляд на систему как на процесс и задание процесса как последовательности операций и множества ресурсов), либо, реже, в агентном исполнении (взгляд на систему как на совокупность активных объектов и задание их индивидуальных поведений и взаимодействия). Необходимость такой детализации не позволяет использовать методы системной динамики.



**Рис. 3.26. Применяемые методы имитационного моделирования (по частоте использования)**

Трудно не согласиться с А.В. Борщёвым и в оценках причин, по которым имитационное моделирование у нас в стране развивается не столь высокими темпами, как хотелось бы. Он выделяет:

- нехватку квалифицированных кадров;
- отсутствие желания найти реальную задачу для имитационного моделирования (с другой стороны, – сформулировать такую задачу);
- различие в подходах к имитационному моделированию со стороны основных потребителей – «технарей» и «экономистов» (к последним относятся и экологи); «имитационное моделирование у нас исторически было

ближе к инженерно-техническим специальностям (в большой мере это так до сих пор)», а вот для экономистов и экологов в «стандартный набор их умений входит владение Excel и, скажем, каким-нибудь статистическим пакетом, а динамическое (то есть имитационное) моделирование им незнакомо. Поэтому модели... по большей части статические, основаны на формулах; время, причинность, смена состояний в них обычно не присутствует» [Борщёв, 2007, с. 16];

- еще одна причина – это слабое участие отечественных специалистов в разного рода международных форумах (это, например, "Winter Simulation Conference", "INFORMS Annual Meeting", "IE Annual Conference", "International System Dynamics Conference" и др.); могу заметить, что приятным исключением является Национальная научная конференция с международным участием "Математическое моделирование в экологии – ЭКОМАТМОД-09", состоявшаяся в Пущино в 2009 г., где собралось более 100 математиков, программистов и практических экологов из 19 городов и 4 стран (см. специальный выпуск "Известий Самарского научного центра". 2009. Т. 11, № 1/7, с. 1397); аналогичную конференцию планируется провести и в 2011 г.

Итак, подводя итоги, можно сказать следующее. Имитационное моделирование в современном экологическом исследовании – необходимый этап, позволяющий глубже проникнуть в сущность изучаемого объекта или явления, упорядочить накопленную о нем информацию, предсказывать поведение этого объекта и проводить с моделью эксперименты, которые невозможно осуществить на самом объекте (последнее часто позволяет установить пределы воздействия совокупности антропогенных факторов на экосистему, что, в свою очередь, способствует выбору оптимальной стратегии управления природными процессами при разных режимах хозяйственной деятельности). Однако, принимая решение о разработке имитационной модели некоторой экосистемы, необходимо помнить о трудностях этого подхода, анализу которых и была посвящена большая часть этой главы, и разумно трактовать и использовать получаемые результаты. А.Б. Горстко [1977, с. 13] отмечает, что «если вопросы относятся не к выяснению фундаментальных законов и причин, определяющих динамику реальной системы, а к бихевиористскому анализу системы, как правило, выполняемому в сугубо практических целях, то здесь применение имитационного моделирования оправдано и, более того, уместно».

## Глава 4

# САМООРГАНИЗУЮЩЕЕСЯ МОДЕЛИРОВАНИЕ

*Одна старуха от чрезмерного любопытства вывалилась из окна, упала и разбилась. Из окна высунулась друга старуха и стала смотреть вниз на разбившуюся, но от чрезмерного любопытства тоже вывалилась из окна, упала и разбилась. Потом из окна вывалилась третья старуха. Потом четвертая, потом пятая. Когда вывалилась шестая старуха, мне надоело смотреть на них, и я пошел на Мальцевский рынок, где, говорят, одному слепому подарили вязаную шаль.*

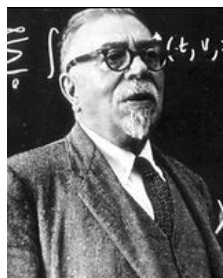
**Даниил Хармс,  
«Вываливающиеся старухи», 1934 г.  
(Хармс, 1988, с. 356)**

Одним из существенных недостатков имитационного моделирования, как уже отмечалось выше, является «субъективный момент», вносимый исследователем при построении модели (происходит, своего рода, «навязывание» интуиции исследователя, своих представлений о структуре и характере поведения системы). Этого недостатка в значительной степени лишен подход к моделированию, основанный на принципах самоорганизации, который представляет собой процесс построения модели, происходящий либо вовсе без участия человека, либо при его весьма малом участии.

Основной идеей этого подхода является тезис о том, что вся информация о взаимодействии элементов исследуемой сложной системы заключена в экспериментальных данных и исследователю остается только извлечь её оттуда. Синтез модели методами самоорганизации не требует глубокого понимания объекта и проникновения в механизм действия явления; самоорганизующаяся модель, как и имитационная, выполняет, в основном, предсказательную функцию теории данного класса систем. Еще одной отличительной особенностью самоорганизующихся моделей является универсальность алгоритмов их построения и наличие единственной модели оптимальной сложности.

## 1. Некоторые аспекты теории самоорганизации

Принципы самоорганизации были предметом исследования многих выдающихся ученых: **Н. Винера** [Wiener, 1948], **Д. фон Неймана**, **У.Р. Эшби**<sup>1</sup>, **Г. Паска**, **С. Бира**, **Г. Саймона** и др. В 70-х годах прошлого века идеи самоорганизации пережили свое второе рождение – они обрели конструктивную форму. Прежде всего, это связано с работами **Л. Фогеля** [Fogel et al., 1966; Фогель и др., 1969; Fogel, 1999] и его коллег (А. Оуэнса [Alvin J. Owens], М. Уолша [Michael John Walsh] и др.). Эти исследования были развиты в работах **И.Л. Букатовой** [1979, 1981, 1996; Гуляев и др., 1987; Букатова и др., 1991]. В 1975 г. вышла основополагающая книга **Д. Холланда** [Holland, 1975],



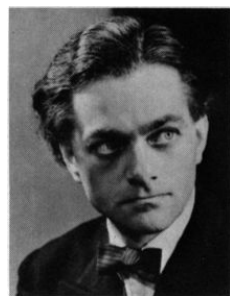
**Винер Норберт**  
(Norbert Wiener;  
1894-1964) –  
американский математик,  
кибернетик, философ.



**Нейман фон Джон**  
(John von Neumann;  
1903-1957) – венгерский,  
американский  
математик, физик.



**Эшби Уильям Росс**  
(William Ross Ashby;  
1903-1972) –  
американский  
математик, кибернетик.



**Паск Гордон**  
(Andrew Gordon Speedie  
Pask; 1928-1996) –  
британский психолог,  
кибернетик.



**Бир Стаффорд**  
(Anthony Stafford Beer;  
1926-2002) – британский  
кибернетик.



**Саймон Герберт**  
(Herbert Alexander Simon;  
1916-2001) –  
американский  
математик, экономист;  
лауреат Нобелевской  
премии (1978 г.).

<sup>1</sup> Именно У.Р. Эшби в 1947 г. ввел сам термин «самоорганизация».



**Фогель Лоренсе**  
(Lawrence [Larry] Jerome Fogel; 1928-2007) – американский кибернетик, специалист по искусственному интеллекту.



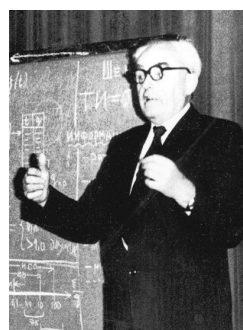
**Букатова  
Инесса Леонидовна**  
(г.р. 1944) – отечественный математик, кибернетик.



**Холланд Джон Генри**  
(John Henry Holland; г.р. 1929) – американский математик, программист.

в которой был предложен генетический алгоритм, исследованный в дальнейшем его учениками и коллегами в Мичиганском университете (США). В те же 70-е годы группа немецких ученых [Rechenberg, 1973; Schwefel, 1977 и др.] начала разработку так называемой эволюционной стратегии. Эти работы заложили основы прикладного эволюционного моделирования или эволюционных алгоритмов.

Большой вклад в развитие этого направления внесли работы украинских кибернетиков под руководством **А.Г. Ивахненко**<sup>2</sup> [1969, 1975, 1982; Ивахненко, Лапа, 1971; Ивахненко, Юрачковский, 1987], разработавших целый класс адаптивных самоорганизующихся моделей (англ. *self-organization models*), который можно было бы назвать «интеллектуальным обобщением» эмпирико-статистических методов.



**Ивахненко  
Алексей  
Григорьевич**  
(1913-2007) – отечественный, украинский математик, кибернетик.

<sup>2</sup> Ярким свидетельством признания заслуг А.Г. Ивахненко стала публикация к 70-летию (с его портретом и статьей) коллективной монографии американских и японских исследователей по теоретическим и прикладным аспектам МГУА [Self-organizing Methods..., 1984], а почти в 90 лет он публикует статью о возможностях приложения МГУА к нейросетям... [Ivakhnenko et al., 2002].



Под термином «самоорганизация» понимается «процесс самопроизвольного (спонтанного) увеличения порядка, или организации в системе, состоящей из многих элементов, происходящий под действием внешней среды» [Ивахненко и др., 1976, с. 27]. При этом необходимо выполнение трех условий, позволяющих говорить о самоорганизации сложной системы:

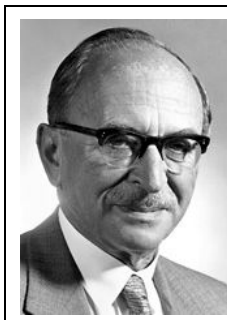
- наличие исходной организации (в принципе, эта организация может быть синтезирована случайным образом);
- наличие механизма случайных «мутаций» заданной организации;
- наличие механизма отбора, благодаря которому «мутации» оцениваются с точки зрения их «полезности» для улучшения организации [Растригин, Марков, 1976, с. 198].

Таким образом, для возникновения самоорганизации исследователь задает только исходную организацию и список переменных, а также критерии качества, формализующие цель оптимизации, и правила, по которым модель может изменяться (самоорганизовываться или эволюционировать). Причем сама модель может принадлежать самым различным типам: линейная или нелинейная регрессия, набор логических правил или любая другая модель.

Хотя с момента появления конструктивных методов построения самоорганизующихся моделей прошло более полувека, по-видимому, все еще рано говорить о существовании законченной теории самоорганизации сложных систем – скорее, следует говорить о наличии некоторых принципов самоорганизации математических моделей сложных систем на ЭВМ.

Можно отметить также следующие принципы самоорганизации математических моделей:

- принцип **неокончателных решений** (предложен **Д. Габором** [1972] и заключается в необходимости сохранения достаточной «свободы выбора» нескольких лучших решений на каждом шаге самоорганизации, «всякая однорядная процедура может быть заменена многорядной при условии сохранения достаточной свободы выбора нескольких лучших решений на каждом шаге самоорганизации» [Gabor, 1971]). Таким образом, оптимальность принятия решения должна оцениваться при условии того, что на следующем шаге придется вновь принимать решение и т. д. В общем виде свободу выбора решения Габор определяет как некоторую меру эффективности решений, которые можно принять в данный момент времени,



**Габор Денис**  
(Gabor Dennis;  
1900-1979) –  
венгерский,  
английский  
физик, лауреат  
Нобелевской  
премии (1971 г.).

причем свобода выбора определяется решением, принятым в момент времени  $t_i$ , а эффективность оценивается в момент времени  $t_{i+1}$ . Анализ работ селекционеров позволил сделать вывод [Ивахненко и др., 1976] о том, что существует оптимум свободы выбора решений (т. е. оптимум числа моделей, пропускаемых на следующий шаг селекции);

- принцип *внешнего дополнения* (базируется на теореме **К. Гёделя** [Нагель, Ньюмен, 1970] и заключается в том, что только внешние критерии, основанные на новой информации, позволяют синтезировать истинную модель объекта, скрытую в зашумленных экспериментальных данных). Аналогом теоремы Гёделя в системологии выступает *принцип внешнего дополнения* С. Бира [1965], который после известных работ **А.Н. Тихонова** [1963, 1965; Тихонов, Арсенин, 1979] и его последователей называют *регуляризацией решений*. Суть принципа состоит в том, что при постепенном повышении сложности модели (для МГУА – это полином степени  $S$ ), некоторые критерии её качества (например, среднеквадратическая ошибка  $K$ ), обладающие свойством внешнего дополнения (т. е. построенные по информации, которая не использовалась для идентификации модели – определение  $K$  на новых экспериментальных точках), проходят через свой минимум – полином оптимальной сложности  $S_0$  (см. **рис. 4.1**);



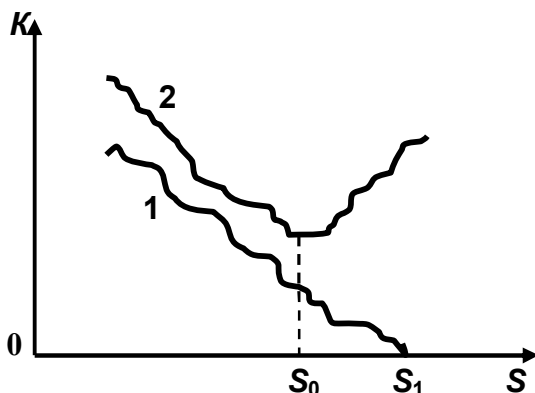
**Гёдель Курт**  
(Kurt Gödel; 1906-1978) – австрийский, американский математик.

**Тихонов Андрей Николаевич**  
(1906-1993) – отечественный математик; академик АН СССР и РАН.



- принцип *массовой селекции* (предложен Ивахненко и указывает наиболее целесообразный путь постепенного усложнения самоорганизующейся модели, с тем, чтобы критерий её качества проходил через свой минимум). Этот принцип тесно связан с *принципом неокончателных решений Габор*, однако при его использовании нет каких-либо формализованных правил: просто утверждается, что та или иная процедура усложнения модели приводит к минимуму критерия её качества на внешнем дополнении. Естественно, что процедура полного перебора всех моделей позволила бы найти этот глобальный максимум; однако решение задачи полного перебора осуществимо лишь для сравнительно простых моделей (при малом числе переменных). Принцип массовой селекции позволяет преодолеть возникающее при полном переборе более сложных моделей «проклятие многомерности». Этот принцип задает не только порядок «скрещивания»

моделей и их оптимальное число, но и критерии оценки их качества на внешнем дополнении, и режим случайных (или детерминированных) изменений модели, позволяющий соблюсти закон необходимого разнообразия У.Р. Эшби [1966].



**Рис. 4.1.** Изменение критерия качества модели  $K$  при нарастании её сложности  $S$ ;

1 – модель без внешнего дополнения

(оптимальная сложность  $S_1$  достигается при  $K = 0$ );

2 – модель с внешним дополнением

( $S_0$  – оптимальная сложность модели [Ивахненко, 1975, с. 10]).

Можно выделить следующие подклассы самоорганизующихся моделей [Справочник по типовым..., 1980]:

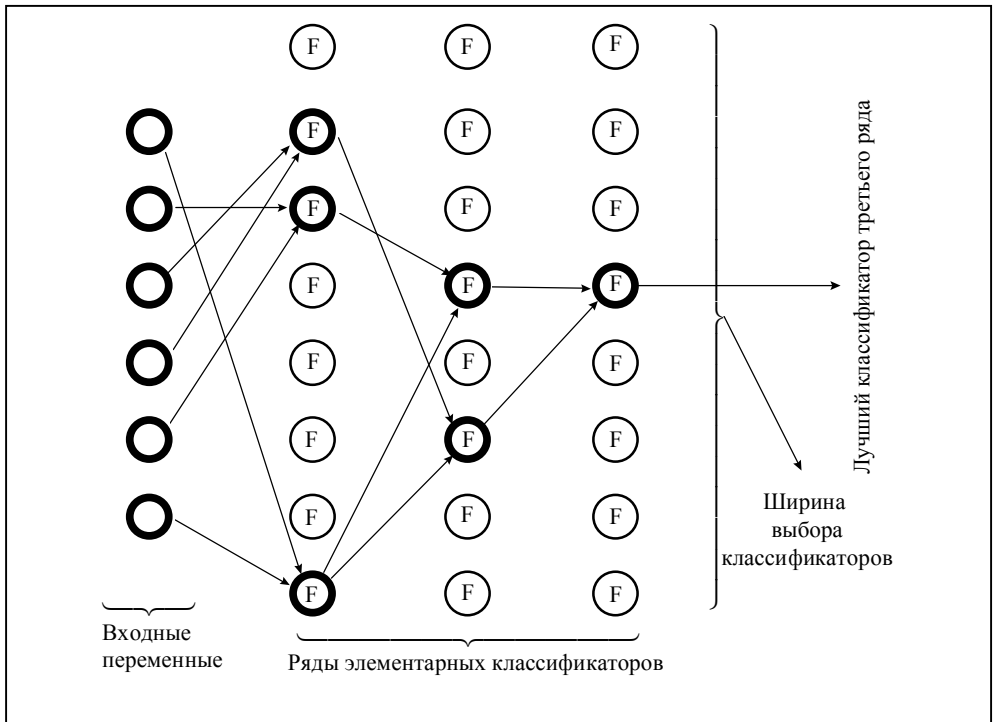
- модели, реализующие полиномиальные алгоритмы, обобщением которых явился метод группового учета аргументов (МГУА; англ. *Group Method of Data Handling – GMDH*)<sup>3</sup>;
- модели, основанные на вероятностных методах самоорганизации и грамматике конечных стохастических автоматов;
- исследование структуры сложной системы и решение задач восстановления уравнений (физических законов), описывающих разомкнутый объект по небольшому количеству экспериментальных точек.

Принцип массовой селекции, используемый в алгоритмах МГУА [Ивахненко, 1975], как и многие другие идеи кибернетики, заимствует действующие природные механизмы и схематически повторяет агротехнические

<sup>3</sup> МГУА в англоязычной литературе известен также как Polynomial Neural Networks и Abdicative and Statistical Learning Network.

методы селекции растений или животных (см. **рис. 4.2** и, например, [Шитиков и др., 2003]):

- высевается некоторое количество семян и, в результате опыления, образуются сложные наследственные комбинации;
- селекционеры выбирают некоторую часть растений, у которых интересное их свойство выражено больше всего (эвристический критерий);
- семена этих растений собирают и снова высевают для образования новых, еще более сложных комбинаций;
- через несколько поколений селекция останавливается, и её результат является оптимальным;
- если чрезмерно продолжать селекцию, то наступит «инцухт» (нем. *inzucht*) – вырождение растений (т. е. существует оптимальное число поколений и оптимальное количество семян, отбираемых в каждом из них).



**Рис. 4.2.** Схема массовой селекции для МГУА.



**Розенблатт  
Фрэнк**  
(Frank Rosenblatt;  
1928-1971) –  
американский  
нейрофизиолог,  
психолог,  
кибернетик.

Алгоритм МГУА, показанный на **рис. 4.2**, включает генераторы усложняющихся из ряда в ряд комбинаций и критерии порогового отбора лучших из них. По своим принципам отображения среды многорядные алгоритмы МГУА чрезвычайно близки идеям нейросетевого моделирования, в частности, многослойному перцептрону [перцептрону] **Ф. Розен-**

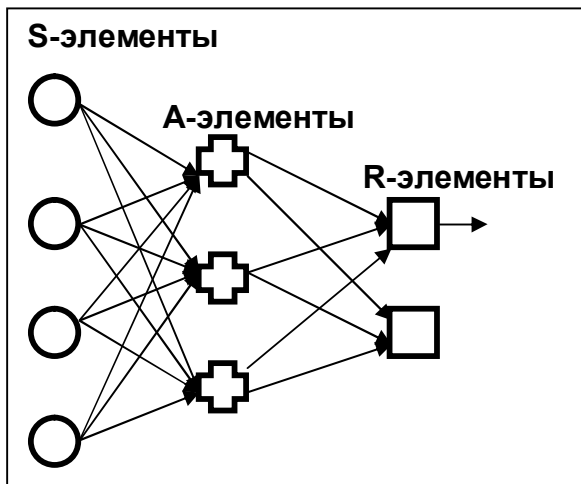
Если самоорганизация связана только с адаптационными механизмами подстройки реакций системы (например, изменением значений весовых коэффициентов), то понятие *эволюции* связано с возможностью *эффектора* (термин, введенный **С. Лемом** [1968]) изменять свою собственную структуру,



**Лем  
Станислав**  
(Stanislaw  
Lem;  
1921-2006) –  
польский  
писатель-  
фантаст,  
футурист,  
философ.

т. е. количество элементов, направленность и интенсивность связей, настраивая их оптимальным образом относительно поставленных задач в каждый конкретный момент времени. В процессе эволюции в условиях сложной и меняющейся среды эффектор способен приобрести принципиально новые качества, выйти на следующую ступень развития [Гаазе-

Рапопорт, Поспелов, 1987]. Например, в процессе биологической эволюции возникли чрезвычайно сложные и вместе с тем удивительно продуктивно функционирующие живые организмы.



**Рис. 4.3. Пример нейронной сети – элементарного перцептрона Розенблатта.**

S-элементы формируют сетчатку сенсорных клеток, принимающих двоичные сигналы от внешнего мира. Далее сигналы поступают в слой ассоциативных или A-элементов, которые выполняют нелинейную обработку информации и имеют изменяемые веса связей. R-элементы с фиксированными весами формируют сигнал реакции перцептрона на входной стимул (см.: [Терехов, 1998]).

Самоорганизующиеся модели служат, в основном, для прогнозирования поведения и структуры экосистем, так как по самой логике их построения участие исследователя в этом процессе сведено к минимуму.

В математической кибернетике различают два вида итеративных процессов развития систем [Ивахненко и др., 1976; Madala, Ivakhnenko, 1994]:

- *адаптация*, при которой экстремум (цель движения системы) остается постоянной;
- *эволюция*, при которой движение сопровождается изменением и положения экстремума.

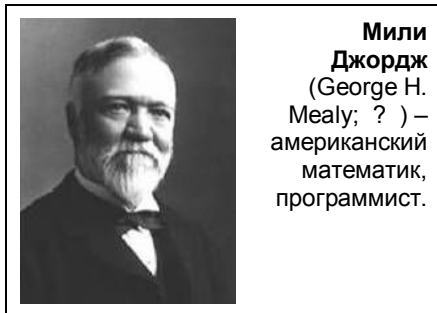
## 2. Эволюционное моделирование

Представим себе следующую ситуацию. В некотором новом районе, где ранее не проводились никакие не только экологические, но даже и метеорологические наблюдения, перед исследователем поставлена задача: на несколько лет вперед дать прогноз значений прироста древесных растений с тем, чтобы хозяйствующие органы могли планировать их рациональную эксплуатацию. Подбор экологических эквивалентов [Ю. Кулагин, 1980] в этом случае затруднен не изученностью объекта и необходимостью дать количественный прогноз. Единственная информация, которой может располагать исследователь, представляет собой значения прироста деревьев за несколько десятков лет в прошлом; любая другая информация по динамике факторов среды отсутствует, что не позволяет построить ни эмпирико-статистические (регрессионные, кроме авторегрессионных), ни имитационные модели. Построение авторегрессионных моделей ограничено целым рядом условий, которые необходимо должны выполняться, чтобы эта процедура была корректной (стационарность временного ряда, «глубина» авторегрессии и пр.). В подобной ситуации, практически, единственным количественным методом, позволяющим получить удовлетворительный прогноз, является *эволюционное моделирование* [Фогель и др., 1969; Букатова, 1979; Гуляев и др., 1987; Букатова и др., 1991], которое представляет собой универсальный способ построения прогнозов макросостояний системы в условиях, когда полностью отсутствует апостериорная информация, а априорные данные задают лишь предысторию этих состояний. Общая схема алгоритма эволюции выглядит следующим образом:

- задается исходная организация системы (в эволюционном моделировании в этом качестве может фигурировать, например, *конечный детерминированный автомат Мили*, который был предложен в 1955 г. американским

исследователем из Bell Laboratories **Д. Мили**<sup>4</sup>; см. [Mealy, 1955, 1967; Гилл, 1966; Цетлин, 1969; Растрингин, Марков, 1976; Букатова, 1979; Зюбин, 2006]);

- проводят случайные «мутации», т. е. изменяют случайным образом текущий автомат;
- отбирают для дальнейшего «развития» ту организацию (тот автомат), которая является «лучшей» в смысле некоторого критерия, например, максимальной точности прогноза последовательности значений макросостояний экосистемы.



**Мили Джордж**  
(George H. Mealy; ?) – американский математик, программист.

Критерий качества модели в этом случае мало чем отличается, например, от минимума среднеквадратической ошибки на обучающей последовательности метода наименьших квадратов (со всеми вытекающими отсюда недостатками). Однако, в отличие от адаптации, в эволюционном программировании структура решающего устройства мало меняется при переходе от одной мутации к другой, т. е. не происходит перераспределения вероятностей, которые бы закрепляли мутации, приведшие к успеху на предыдущем шаге. Поиск оптимальной структуры в большей степени случаен и нецеленаправлен, что затягивает сам процесс поиска, но обеспечивает наилучшее приспособление к конкретным изменяющимся условиям.

Конечным детерминированным автоматом Мили называют объект  $A = \{X, Z, S, f_z, f_s\}$ , где  $X = \{x_1, x_2, \dots, x_n\}$  – конечное множество входных символов («входной алфавит»);  $Z = \{z_1, z_2, \dots, z_m\}$  – «выходной алфавит»;  $S = \{s_1, s_2, \dots, s_p\}$  – конечное множество состояний автомата;  $z_j = f_z(x_j, s_j)$  – функция выхода, в результате которой на выходе автомата появляется сигнал  $z_j$ , если на входе состояния  $s_j$  был принят сигнал  $x_j$ ; наконец,  $s_{j+1} = f_s(x_j, s_j)$  – функция перехода из состояния  $s_j$  в состояние  $s_{j+1}$ , если на входе был принят сигнал  $x_j$ . Состояние  $s_0$ , на которое в момент времени  $t_0$  подается первый

<sup>4</sup> Параллельно с автоматом Мили в той же лаборатории **Э. Муром** был предложен сходный автомат, названный его именем.



**Мур Эдвард** (Edward [Ed] Forrest Moore; 1925-2003) – американский математик, программист.

сигнал входной последовательности  $\{x_{t_1}, x_{t_2}, \dots, x_{t_N}\}$ , называется начальным состоянием. В результате «потактной» работы в моменты времени  $t_1, t_2, \dots, t_N$  на выходе автомата появляются символы выходной последовательности  $\{z_{t_1}, z_{t_2}, \dots, z_{t_N}\}$ .

Графический способ задания автомата Мили сводится к построению ориентированного графа, вершинами которого являются состояния автомата  $S$ , а у ориентированных дуг, связывающих вершины, ставится символ входного алфавита, вызывающий изменение состояния автомата в направлении ориентированной дуги и получающийся в результате этого изменения выходной символ (например,  $x_i/z_j$ ).

На рис. 4.4 представлен некоторый произвольный конечный автомат  $A_0$ , осуществляющий преобразование входных символов (алфавит которых  $X = \{1, 2, 3\}$ ) в выходные символы (алфавит которых такой же  $Z = \{1, 2, 3\}$ ; замечу, что алфавиты входных и выходных символов не обязательно должны быть одинаковыми). Автомат  $A_0$  имеет три внутренних состояния  $S = \{A, B, C\}$ . Входные символы указаны слева от наклонной черты, а выходные – справа; стрелки дуг указывают направления перехода автомата из одного состояния в другое под воздействием того или иного входного символа.

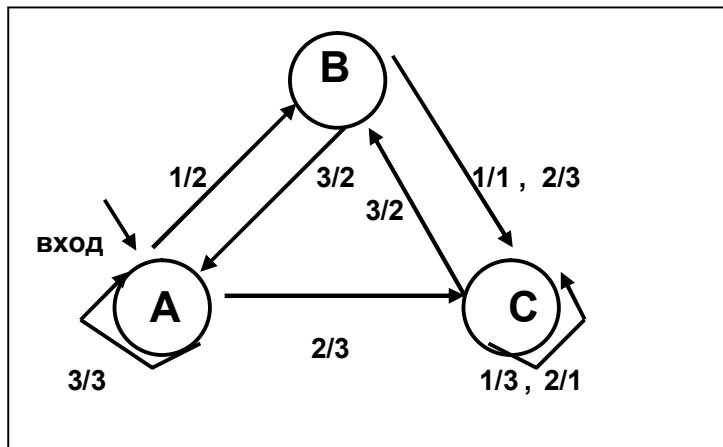


Рис. 4.4. Структура автомата  $A_0$ .

Для нахождения «лучшего» автомата, задается режим мутаций, позволяющий перейти от исходного автомата к другому, который проверяется на качество прогноза тем же способом. Если новый автомат дает прогноз с



меньшей средней ошибкой, то его оставляют для дальнейшего улучшения, а «старый» автомат забывают; в противном случае продолжают улучшать «старый» автомат. Таким образом, в процедуре эволюционного моделирования реализуется механизм естественного отбора лучших моделей (автоматов). Программа предусматривает следующие пять режимов мутаций [Фогель и др., 1969]:

- добавление одного состояния (соответственно, определение переходов из этого состояния в другие);
- устранение одного состояния;
- случайное изменение начального состояния;
- изменение направления перехода от одного состояния к другому;
- изменение соотношения символов «вход/выход» при переходе от одного состояния к другому.

Интенсивность каждой мутации задается некоторым распределением вероятности мутаций. А.Г. Ивахненко с соавторами [1976, с. 92] отмечают, что в эволюционном моделировании «поиск структуры механизма мутаций является чисто случайным, нецеленаправленным, это, естественно, приводит к затягиванию процесса эволюционного развития по сравнению с процессом адаптации (целенаправленного обучения)». Этот недостаток может быть исправлен путем применения, например,



**Лбов  
Геннадий  
Сергеевич**  
(1937-2010) –  
отечественный  
математик,  
специалист в  
области  
информатики.

алгоритмов случайного поиска с адаптацией Г.С. Лбова [1965, 1981; Лбов, Старцева, 1999; Лбов, Бериков, 2005], когда накапливаются оценки относительных частот «успеха» различных режимов мутации и происходит перераспределение вероятностей (мутации, которые чаще других приводили к замене «старого» автомата новым, увеличивают на некоторую величину свою вероятность, а «неудачные» мутации, соответственно, уменьшают). Процесс изменения автоматов может быть прекращен либо по истечении заданного времени эволюции, либо по достижению заданного заранее граничного значения качества прогноза, либо по этим двум критериям совместно [Букатова, 1979].

Основным положительным свойством эволюционного моделирования является гибкость и приспособляемость к любым типам внешней среды, информация о воздействии которой содержится в исходном временном ряду моделируемой переменной экосистемы. При этом необходимо учитывать тот факт, что среда может быть нестационарной, т.е. изменять свои статистические свойства. В этом случае использование для построения модели всей дос-

Основным положительным свойством эволюционного моделирования является гибкость и приспособляемость к любым типам внешней среды, информация о воздействии которой содержится в исходном временном ряду моделируемой переменной экосистемы. При этом необходимо учитывать тот факт, что среда может быть нестационарной, т.е. изменять свои статистические свойства. В этом случае использование для построения модели всей дос-

тупной предыстории, т. е. всего временного ряда может оказаться далеко не оптимальной стратегией. Поэтому большое значение приобретает процедура выбора конкретной длины обучающей последовательности. Этот параметр эволюционного моделирования может служить объектом оптимизации, однако на этом направлении возникает ряд трудностей, связанных с попытками выразить принципы эволюционного моделирования средствами классической математики. Отмечу, что вообще процедура эволюционного моделирования является *эвристической* (мне известна лишь одна теоретическая разработка, в которой получена оценка эффективности эволюционного предсказывающего алгоритма [Флейшман, Букатова, 1974; Букатова, 1979, с. 74-85]).

Основными параметрами эволюционного процесса приняты три простых условия окончания работы [Флейшман, Букатова, 1974]:

- окончание по достижению фиксированного интервала времени  $T$  (это условие тождественно условию окончания процесса по фиксированному числу сделанных случайных изменений  $M=T/\Delta t$ , где  $\Delta t$  – среднее время получения новой модели);
- окончание по достижению некоторым функционалом качества модели  $F$  порогового значения  $F_{II}$  (фактически, тождественно условию окончания процесса по фиксированному числу  $m=(F_k - F_k^*)/\Delta F$ , где  $F_k$  – оценка качества модели после  $k$ -го шага адаптации,  $F_k^*$  – оценка качества новой модели, полученной из нее,  $\Delta F$  – среднее приращение эффективности при получении эффективной модели);
- окончание либо по первой, либо по второй причинам одновременно (это соответствует окончанию по фиксированному числу случайных изменений  $M$  или при получении фиксированного числа  $m$  эффективных моделей).

Опираясь на представления теории потенциальной эффективности сложных систем [Флейшман, 1971, 1982, 1986], были получены следующие теоретические оценки этих основных параметров эволюционного процесса:

$$\bar{M}_1 = M \quad \text{для первого условия;}$$

$$\bar{M}_2 \leq m/p \quad \text{для второго условия;}$$

$$\bar{M}_3 \leq \begin{cases} M, & Mp \leq m; \\ m/p, & Mp > m. \end{cases} \quad \text{для третьего условия (и для больших } m);$$

$p$  – вероятность синтеза эффективной модели на  $k$ -ом шаге самоорганизации,  $k = 1, 2, \dots$

Таким образом, параметры  $M$  и  $t$  относятся к наиболее существенным параметрам эволюционного моделирования. «Задание неоправданно больших значений  $M$  и  $t$  приводит к значительным расходам реального времени на этап структурной адаптации, и, напротив, малые значения  $M$  и  $t$  могут не обеспечить адаптивности модели. Поэтому желательно уметь выбирать эти параметры в блоке параметрической адаптации таким образом, чтобы учитывался конкретный ход всего эволюционного процесса» [Букатова, 1979, с. 84].



**Крапивин  
Владимир  
Федорович**  
(г.р. 1936) –  
отечественный  
математик,  
эколог.

Одним из первых возможность применения эволюционного моделирования для целей именно экологического прогнозирования использовал **В.Ф. Крапивин** [1978]. В дальнейшем, эти подходы применялись для прогнозирования величины прироста деревьев [Розенберг, Феклистов, 1982; Розенберг, 1984] и состояний байкальского планктона [Брусиловский, 1987].

Как в указанных примерах, так и в других, известных мне случаях, временные ряды наблюдаемых значений моделируемого параметра экосистемы приводились к бинарному ряду (0, 1). Бинаризация исходных количественных данных, чаще всего, обосновывалась низкой точностью проводимых измерений, делавших бессмысленной рассмотрение количественных шкал. В частности, точность измерений численности популяций байкальского планктона такова, что отличие между собой измеренных значений в несколько раз находится в пределах случайной погрешности измерений [Брусиловский, Кожова, 1985].



**Морозов  
Владимир  
Геннадьевич**  
(г.р. 1972) –  
отечественный,  
канадский  
математик,  
программист.

Развитие методов эволюционного моделирования пошло в направлении использования автоматов Мили для *многосимвольных целочисленных временных рядов*. **В.Г. Морозов** [2000] использовал конечный автомат Мили со структурой, описывающей некоторый набор состояний автомата, совокупность связей между ними и набором входных и выходных символов, которые

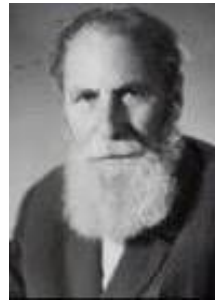
представляли собой ряд целочисленных значений (0, 1, 2, ...,  $W$ ), где  $W > 2$ . При этом, Морозову пришлось несколько модифицировать критерий качества прогнозирования, перейдя от классической *средней относительной ошибки*

$$S = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{y_i - \bar{y}_i}{\bar{y}_i} \right| \cdot 100\% \quad \text{к} \quad S_{\max} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{\bar{y}_i - \bar{y}_i}{y_{\max}} \right|,$$

которую он назвал *нормированной средней относительной ошибкой* (возможно, не очень удачно), где  $y_i$  и  $\bar{y}_i$  – реальное и предсказанное значение моделируемого параметра,  $n$  – число точек экзаменационной последовательности,  $y_{\max}$  – максимальное значение ряда.

Работоспособность нового алгоритма эволюционного моделирования с многосимвольным автоматом Мили Морозов продемонстрировал на искусственном временном ряду, образованным четырехкратным повторением группы из 10 цифр – 001122334455. Всего было проведено более 2000 мутаций исходных автоматов с ошибкой прогноза 4-5%.

Еще один резерв повышения надежности прогнозирования (не только по эволюционным моделям, но и более широко, – по эмпирико-статистическим, самоорганизующимся и имитационным) заключается в организации отдельных прогнозных моделей (предикторов) в коллектив. Первая постановка этой задачи, по-видимому, предложена в 60-х годах [Храбров, 1960, 1974], теоретическое исследование начато **Н.А. Багровым** [1962; Багров и др., 1985] и продолжено **П.М. Брусиловским** [1987].



**Багров  
Николай  
Александрович**  
(1908-1996) –  
отечественный  
метеоролог,  
математик.



**Брусиловский  
Павел Михайлович**  
(г.р. 1947) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
системолог, эколог.

Организация отдельных предикторов-индивидуумов в коллектив называется *гибридизацией* и может быть осуществлена либо путем гибридизации прогнозов, либо путем гибридизации самих предикторов. В первом случае, гибридизация прогнозов  $Y_1, Y_2, \dots, Y_n$ , состоит в вычислении некоторого функционала  $Y = F(Y_1, Y_2, \dots, Y_n)$ , который называется *прогнозом-гибридом*, а функцию  $F$  (или алгоритм её синтеза) будем называть *гибридизатором прогнозов*. Простейшим способом гибридизации является усреднение (простое или взвешенное). Более сложный вариант получения прогноза-гибрида – процедура «модельного штурма» [Брусиловский, Розенберг, 1983], которая весьма успешно используется в экологическом прогнозировании и рассматривается далее.

### 3. Метод группового учета аргументов (многорядный алгоритм)

Метод группового учета аргументов (МГУА) является одним из методов восстановления статистической зависимости между входными и выходными переменными по выборкам наблюдений. Как уже говорилось выше, предложен этот метод был в конце 60-х годов А.Г. Ивахненко [1969]. Свое обоснование в рамках математической статистики метод получил сравнительно недавно [Ивахненко, Юрачковский, 1987; Юрачковский, 1994]. В настоящее время МГУА рассматривается как один из разделов прикладного статистического анализа, более того, как раздел регрессионного анализа, понимаемого в широком смысле (своего рода, интеллектуальное обобщение регрессионного анализа). От классической множественной регрессии МГУА отличается лишь использованием специфических квадратичных критериев внешнего или внутреннего типа, а также многорядными итерационными процедурами нахождения оптимального решения задачи.

В литературе представлены различные схемы процесса самоорганизации при синтезе моделей МГУА: комбинаторные, многорядные, гибридизации, основанные на конечных стохастических автоматах и т. д. Остановимся на общей и распространенной схеме *многорядного алгоритма МГУА*, которая воспроизводит схему массовой селекции, аналогичную задаче нахождения оптимальной структуры персептрона.



**Колмогоров  
Андрей  
Николаевич**  
(1903-1987) –  
отечественный  
математик;  
академик  
АН СССР.

Теория самоорганизации моделей показывает, что огромное большинство процессов в природе может быть описано, например, в виде полиномов высокой степени, являющихся частным случаем *обобщенного полинома Колмогорова–Габора* [Габор, 1972; Ивахненко и др., 1976; Madala, Ivakhnenko, 1994]:

$$y = a_0 + \sum_{i=1}^n a_i x_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j x_i x_j + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^n a_i a_j a_k x_i x_j x_k + \dots$$

Число членов полного полинома равно  $C_{m+q}^q$ , где  $m$  – число переменных,  $q$  – степень полинома, и уже при  $n = q = 7$  достигает 3600. Поэто-

му основная задача моделирования сложных систем с использованием регрессионных уравнений заключается в том, чтобы исключить в этом полиноме подмножество «лишних» неинформативных коэффициентов и сохранить необходимое и достаточное сочетание «объясняющих членов». Сложность синтезированной модели будет оптимальной, если необходимая адекватность обеспечивается при минимальном количестве составляющих её элементов [Эшби, 1959].

С точки зрения организации вычислений метод группового учета аргументов можно представить как следующий итеративный цикл:

- задается некоторое множество достаточно простых функций от исходных аргументов, которые называются *предикторами* или *частными структурами* модели, и формируется первый слой модели;
- из частных структур текущего слоя генерируется по определенным правилам новый слой предикторов, которые теперь сами становятся последним слоем;
- из частных описаний последнего слоя отбираются  $L$  лучших, где  $L$  – ширина отбора (*селекции*);
- если не выполняется условие прекращения селекции (например, продолжает возрастать критерий качества модели), осуществляется генерация нового слоя;
- самый лучший набор частных структур последнего слоя объявляется искомым оптимальным решением задачи.

В этом описании налицо все признаки эволюционного алгоритма – отбор (селекция) и генерация нового поколения. Наконец, форма многорядного представления моделей МГУА, где в каждом слое локализуются достаточно простые функции (полиномы не более 2 порядка от двух переменных), но общая целостная модель представляет чрезвычайно сложную конструкцию, содержит много общего с описываемыми далее моделями искусственных нейронных сетей.

Так называемое «полное» описание объекта

$$Y = f(x_1, x_2, x_3, \dots, x_m),$$

где  $f$  – некоторая функция типа полинома Колмогорова–Габора заменяется несколькими рядами «частных» описаний:

$$1\text{-ряд селекции: } y_1 = \varphi(x_1, x_2), y_2 = \varphi(x_1, x_3), \dots, y_s = \varphi(x_{m-1}, x_m),$$

$$2\text{-ряд селекции: } z_1 = \varphi(y_1, y_2), z_2 = \varphi(y_1, y_2), \dots, z_p = \varphi(y_{s-1}, y_s), \quad \text{где } s = C_m^2,$$

$$p = C_s^2 \text{ и т. д.}$$

Входные аргументы и промежуточные переменные сопрягаются парно, и сложность комбинаций на каждом ряду обработки информации воз-

растает (как при массовой селекции), пока не будет получена единственная модель оптимальной сложности. Поскольку каждое частное описание является функцией только двух аргументов, его коэффициенты легко определить по данным обучающей последовательности при малом числе узлов интерполяции методом наименьших квадратов [Васильев с соавт., 1989].

Различные модификации многорядного алгоритма отличаются друг от друга по виду опорной функции  $f$ . В алгоритме с линейными полиномами используются частные описания вида

$$Y_k = a_0 + a_1 x_i + a_2 x_j, \quad 0 < i < m, \quad 0 < j < m.$$

Усложнение модели в этом случае происходит только за счет увеличения числа учитываемых аргументов: на первом ряду селекции синтезируются модели, содержащие по 2 аргумента, на втором – по 3 или 4, на третьем – до 8 аргументов и т. д.

Многорядные алгоритмы при использовании нелинейных опорных функций, например:

$$Y_k = a_0 + a_1 x_i + a_2 x_j + a_3 x_i x_j;$$

$$Y_k = a_0 + a_1 x_i + a_2 x_j + a_3 x_i x_j + a_4 x_i^2 + a_5 x_j^2;$$

позволяют получить модели практически любой сложности, так как на каждом ряду селекции степень полинома удваивается. При этом число коэффициентов модели может исчисляться уже миллионами, хотя минимум критерия селекции обычно достигается достаточно быстро.

Чтобы обеспечить несмещенность получаемого решения, исходную выборку предварительно разделяют случайным образом на две статистически однородные части: *обучающую* и *проверочную (контрольную) последовательности*. Для этого все имеющиеся экспериментальные точки ранжируются, т. е. располагаются в ряд по величине дисперсии

$$D^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n [(y_i - \bar{y}) / \bar{y}]^2,$$

где  $\bar{y}$  – среднее значение отклика, и делятся на две части. Точки с четными номерами образуют первую последовательность, а точки с нечетными номерами – вторую последовательность.

Обучающая последовательность используется для нахождения обычным методом наименьших квадратов коэффициентов  $a_0 - a_5$  частных описаний (функций  $Y_k$ ), связывающих отклик  $Y$  с любыми двумя аргументами – исходными признаками, либо выходными переменными частных описаний

предыдущего ряда. Проверочная последовательность, которая в этих расчетах участия не принимает, служит в качестве модельно-независимого порогового фильтра селекции, играющего роль внешнего дополнения к обучающей выборке.

Из одного ряда селекции в другой на каждом шаге самоорганизации пропускаются не все частные описания, полученные путем полного перебора пар факторов ( $s, p$  и т. д.), а только небольшая их часть, например,  $m$  уравнений, которые являются «наилучшими» в смысле заданного критерия регулярности, определяемого по частным описаниям на проверочной последовательности. В качестве конкретных математических выражений, используемых для регуляризации, обычно используют одну из следующих статистик [Ивахненко, 1975; Шитиков и др., 2003, 2005]:

- абсолютную среднеквадратичную ошибку

$$\delta^2 = \frac{1}{n_{np}} \sum_{i=1}^{n_{np}} (y_i - y_i^*)^2 ;$$

- относительную среднеквадратическую ошибку

$$\Delta^2 = \frac{n_{np} \delta^2}{\sum_{i=1}^{n_{np}} y_i^2} ;$$

- коэффициент корреляции выходной переменной  $y$  с аргументом  $x_k$

$$K_{yxk} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{np}} y_i x_{ik}}{\sqrt{\sum_i y_i^2 \sum_i x_{ik}^2}} ,$$

где  $n_{np}$  – количество точек проверочной выборки,  $y$  и  $y^*$  – фактическое и расчетные значения прогнозируемой переменной.

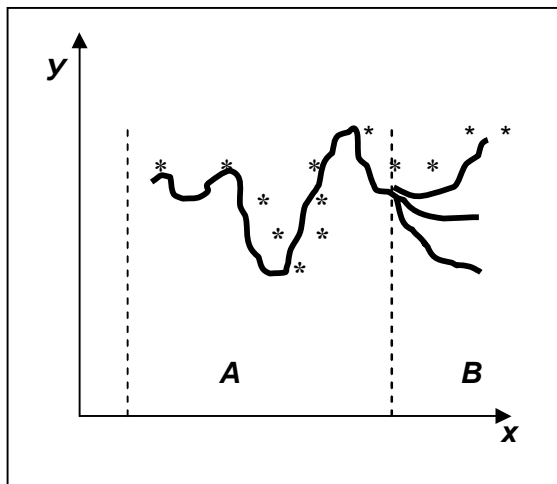
В качестве критерия регулярности возможно использование различных критериев (для краткосрочных прогнозов Ивахненко рекомендует критерии несмещенности, для долгосрочных – критерий баланса переменных; в принципе, можно придумать еще ряд критериев селекции, отражающих те или иные представления исследователя о качестве модели). Многочисленные примеры критериев регулярности подробно обсуждаются А.Г. Ивахненко [1975, 1982; Madala, Ivakhnenko, 1994] и в моей монографии [Розенберг, 1984, с. 148-150].

Еще раз подчеркну, что критерии селекции имеют принципиальное значение для самоорганизующихся моделей регрессионного типа и отличаются



их от классических регрессионных уравнений. Целью классического регрессионного анализа [Дрейпер, Смит, 1973, 2007; Айвазян и др., 1985; Орлов, 2004] является *достижение минимума среднеквадратической ошибки ( $\Delta^2$ ) на экспериментальных точках обучающей последовательности* по уравнению, предложенному исследователем, т.е. минимум ошибки на уже известных узлах интерполяции. Основной целью МГУА является *достижение минимума критерия селекции* (в частности, того же критерия регулярности  $\Delta^2$ ), *но на проверочной последовательности*, играющей роль внешнего дополнения, по уравнению, найденному ЭВМ путем перебора. Таким образом, для построения прогнозов с помощью алгоритмов МГУА целесообразнее несколько снизить точность определения оценок коэффициентов регрессии в «частных» описаниях с тем, чтобы придать модели большую прогнозирующую силу в новых узлах экстраполяции [Ивахненко и др., 1976]. Это различие классических и самоорганизующихся регрессионных моделей иллюстрирует рис. 4.5: «хорошая» кривая на обучающей последовательности *A*, построенная классическим регрессионным анализом, на новых точках проверочной последовательности *B*, чаще всего, будет вести себя весьма причудливым образом.

Ряды селекции наращиваются до тех пор, пока регулярность повышается. Как только достигнут минимум ошибки (например, по  $\Delta^2$ ), селекцию, во избежание «инцухта», следует остановить. Практически рекомендуется остановить селекцию даже несколько раньше достижения полного минимума, как только ошибка начинает падать слишком медленно. Это приводит к более простым и более достоверным уравнениям [Розенберг, 1984, с. 150; Розенберг и др., 1994; Шитиков и др., 2003, 2005].



**Рис. 4.5.** Гипотетический пример различия аппроксимации экспериментальных данных кривыми классической регрессионной модели (сплошная линия) и самоорганизующейся модели (пунктирная линия)

*A* – обучающая последовательность,  
*B* – проверочная последовательность.

Количество рядов селекции обычно рекомендуется наращивать до  $s = (m - 1)$ , хотя в литературе описан случай, когда самая несмещенная линейная модель с 5 аргументами получилась на 30-м ряду селекции. На практике усложнение модели прекращают, когда дальнейшее улучшение критерия селекции не будет превышать некоторого числа  $\varepsilon$  (параметр алгоритма).

Поскольку при использовании нелинейных опорных функций отмечается опасность потери существенного аргумента, то предпочтительнее использовать алгоритмы, оптимизирующие на каждом шагу длину частного описания (например, выбирающие вид частного описания с максимумом коэффициента корреляции на проверочной последовательности [Справочник по типовым..., 1980]).

\*       \*  
\*       \*

Участие исследователя в процессе построения самоорганизующейся модели по МГУА сведено к минимуму: он задает список исходных переменных, вид опорной функции и критерий селекции, по которым ЭВМ сама синтезирует модель. Можно еще более уменьшить роль субъективных факторов при построении модели: выбор опорной функции и критерия селекции также можно «поручить» ЭВМ. В частности, если задать множество опорных функций (иными словами, увеличить список переменных), то за счет увеличения области перебора выбор опорной функции также может быть поручен ЭВМ. Общий вид опорной функции (например, *дробно-полиномиальная функция* [Ивахненко, 1975]) расширяет круг задач, где алгоритмы МГУА позволяют построить точный прогноз.

Естественно, что построенная таким образом самоорганизующаяся регрессионная модель не осуществляет объяснительной функции, так как её коэффициенты не «наполнены» никаким физико-биологическим содержанием. Правда, из общего списка исходных переменных ЭВМ отбирает наиболее существенные для прогноза, что может «натолкнуть» нашу интуицию на изучение взаимозависимости тех или иных параметров изучаемой экологической системы.

После того, как синтезирована единственная модель оптимальной сложности, её работоспособность оценивается на экзаменационной последовательности. Ошибка прогноза этой последовательности (оцениваемой каким-либо из приведенных выше критериев регулярности или иным показателем – например,

- максимальная относительная ошибка (отклонение)

$$S_2 = \max \sum_{i=1}^n \left| \frac{x_i^{(э)} - x_i^{(М)}}{x_i^{(М)}} \right|$$

- «коэффициент несовпадения» Г. Тейла

$$S_4 = \frac{\left[ \sum_{i=1}^n [x_i^{(э)} - x_i^{(М)}]^2 \right]^{0.5}}{\left[ \sum_{i=1}^n [x_i^{(э)}]^2 \right]^{0.5} + \left[ \sum_{i=1}^n [x_i^{(М)}]^2 \right]^{0.5}}$$



**Тейл Генри**  
(Henri Theil;  
1924–2000) –  
нидерландский  
экономист,  
статистик.

и пр., где  $x_i^{(э)}$  – экспериментальное значение,  $x_i^{(М)}$  – значение, рассчитанное по функциональной модели,  $n$  – число экспериментальных значений, которые использовались для синтеза модели) и служит критерием качества синтезированной модели. Будем считать, что построенная модель удовлетворительно описывает динамику реальной экосистемы, если выполняются два условия:

- удовлетворительная аппроксимация (после идентификации параметров модели по данным обучающей и проверочной последовательностей, отличие этих данных от прогнозируемых не превышает 10%);
- удовлетворительный прогноз (отличие данных экзаменационной последовательности от данных прогноза не превышает 15%).

Таким образом, общая оценка качества прогнозирования по модели является результатом соглашения<sup>5</sup> исследователей (в каждом конкретном случае границы удовлетворительной аппроксимации и прогноза назначаются пользователем модели – экологом).

После того, как модель принята к использованию (т. е. проверка её качества на экзаменационной последовательности дала удовлетворительный для пользователя результат), возможно экспериментирование с ней. Правда, по сравнению с имитационным моделированием экспериментирование с самоорганизующимися моделями имеют свою специфику. Прежде всего, необходимо, чтобы в самоорганизующуюся модель попали факторы, которыми можно управлять (эти факторы могут оказаться недостаточно существенными для прогнозирования и ЭВМ может их отвергнуть). Для решения этой за-

<sup>5</sup> «В краткой вступительной речи Балаганов выразил надежду, что братья найдут общий язык и выработают наконец к о н в е н ц и ю , необходимость которой диктует сама жизнь... Против новых принципов работы никто не возражал, если не считать Паниковского, который уже тогда заявил, что проживет и без конвенции» (Илья Ильф, Евгений Петров "Золотой теленок", 1931 г.).

дачи А.Г. Ивахненко [1975, 1982] предлагает алгоритмы МГУА с «протекцией», т. е. некоторые факторы обязательно включаются в модель. Изменяя значения управляемых факторов, можно осуществлять набор статистики по самоорганизующейся модели. Однако в этом случае необходимо помнить, что самоорганизующаяся модель построена только на основе эмпирической информации (предполагается, что сведения о структуре и динамике экосистемы «заложены» в экспериментальных точках). Если очень сильно изменить значения управляемого фактора, т. е. выйти в область, где наблюдения за другими параметрами экосистемы не проводились, то возможно получение ошибочного результата, так как в этом случае могут возникнуть качественно новые связи, которые не отражены в имеющихся экспериментальных данных.

Разрешающая способность самоорганизующейся модели может быть исследована, подобно имитационным моделям, с помощью *анализа чувствительности*. Эмпирическое исследование чувствительности самоорганизующейся модели к изменению исходных данных показало [Ивахненко, 1971], что с увеличением рядов селекции (т. е. сложности модели), она становится более чувствительной – так изменение исходных данных на  $\pm 10\%$  почти не влияет на значения «частных» описаний первого ряда селекции, на половину изменяет коэффициенты полиномов второго ряда селекции и практически полностью изменяет коэффициенты описаний третьего ряда селекции.

И последнее. Описанный алгоритм МГУА позволяет построить *однократный прогноз* (прогноз, для построения которого используются только экспериментально наблюдаемые точки моделируемой системы). В *многократном прогнозе*, кроме того, в качестве исходных данных фигурируют и результаты предыдущих прогнозов. Однократный прогноз имеет ряд недостатков [Ивахненко, 1975], среди которых наиболее существенным является «старение» аргументов – динамика моделируемого параметра в достаточно отдаленный момент времени может не зависеть от тех переменных, которые вошли в прогнозирующее уравнение на основе анализа обучающей последовательности (это совершенно естественно для нестационарной среды). Таким образом, однократный прогноз следует применять для *краткосрочного* (до 5 единиц времени) и реже для *среднесрочного* прогнозирования (до 15-20 единиц времени). Многократный прогноз может быть осуществлен в двух вариантах:

- при постоянно увеличивающемся числе исходных данных (за счет добавления прогнозируемых значений моделируемой переменной) и
- при постоянном объеме исходной информации.

В первом варианте по синтезированной на обучающей последовательности самоорганизующейся модели осуществляется прогноз  $K$  новых значений моделируемого параметра; эти значения «добавляются» к исходной

информации и синтезируется новая самоорганизующаяся модель, по которой опять делается прогноз на  $K$  единиц времени вперед и т. д. (замечу, что именно на этом основана и эвристическая процедура «модельного штурма» [Брусиловский, Розенберг, 1983]). Во втором варианте многократного прогнозирования добавление  $K$  «новых» значений влечет за собой исключение из исходной информации  $K$  «старых» значений (первых значений исходного временного ряда). Второй способ многократного прогнозирования учитывает возможность изменения условий среды (т. е. её нестационарный характер), что в корне отличает его от однократного прогнозирования. Следовательно, многократный прогноз целесообразно применять при *долгосрочном* прогнозировании.

### Результаты расчетов

Можно привести ряд конкретных примеров использования алгоритмов МГУА в экологических исследованиях: для долгосрочных прогнозов экологической системы Рыбинского водохранилища [Ивахненко и др., 1971] и оз. Байкал [Ивахненко и др., 1980], моделирования сукцессионных процессов в растительности [Розенберг, 1981а, 1984]; динамики системы «хищник–жертва» [Брусиловский, Розенберг, 1981а,б], прироста деревьев [Розенберг, Феклистов, 1982], прогнозирования токсикологических показателей поллютантов [Шитиков и др., 1986], оценки динамики численности сообществ зоопланктона [Розенберг и др., 1994]. Ниже в качестве иллюстрации обсудим лишь два примера.

**Пример 4.3.1. Прогноз продуктивности аласных сенокосов Центральной Якутии.** Исследование продуктивности растительных сообществ от факторов среды количественными методами имеет давнюю историю, особенно в отношении урожайности сельскохозяйственных культур от погодных условий (одним из первых был выдающийся английский статистик **Р. Фишер**, который на основе данных сельскохозяйственных опытов на Ротемстедской опытной станции [Rothamsted Experimental Station] сформулировал и решил ряд ставших классическими статистических задач, которые возникли при изучении влияния погоды на урожай).



**Фишер**  
**Рональд**  
 (Sir Ronald  
 Aylmer Fisher;  
 1890-1962) –  
 английский  
 статистик,  
 генетик,  
 эволюционный  
 биолог.

Рассмотрим решение задачи прогнозирования урожайности аласных сенокосов Центральной Якутии (Чурапчинский район) по метеорологическим факторам [Кононов, Розенберг, 1981a].

Алас (якутск. – *поляна, луг, небольшая равнина среди тайги*) – плоскородонная котловина, конечная стадия развития термокарста, когда усыхающее озеро, образованное в результате вытаивания подземных, погребенных льдов, последовательно обрамляется сначала болотом, затем сырым и сухим лугом. Аласы широко распространены в Центральной Якутии, на Северо-востоке России, в Канаде на многолетнемерзлых грунтах ([www.ecosystema.ru](http://www.ecosystema.ru)). Размеры, очертание и глубина котловины аласов зависят от размеров, мощности и формы погребенных льдов. Урожайность аласных сенокосов по данным **К.Е. Кононова** [Кононов и др., 1979; Кононов, 1982] определяется, в первую очередь, погодными условиями. В более влажные годы урожай сена доходит до 14-16 ц/га, в засушливые – 1-2 ц/га. Лимитирующими факторами в условиях Центральной Якутии для роста и развития луговых трав являются количество атмосферных осадков за вегетационный период, температурные условия этого периода, наличие или отсутствие заморозков.



**Кононов  
Конон  
Евсеевич**  
(1933-1992) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог,  
эколог.

Для построения прогнозирующих моделей с помощью многорядного алгоритма МГУА была взята средняя хозяйственная урожайность аласов ( $Y$ , т/га) для Чурапчинского района Якутии (с 1941 по 1975 гг.) по данным республиканского архива. Для характеристики влияния на урожай гидрометеорологических факторов использовались данные агрометеостанции Чурапча, расположенной в 200 км к востоку от г. Якутска. В анализ было включено 13 параметров:

- $x_1$  – сумма осадков за холодный период (сентябрь – апрель);
- $x_2$  – сумма осадков за май;
- $x_3$  – сумма осадков за июнь;
- $x_4$  – сумма осадков за июль;
- $x_5$  – сумма осадков за теплый период (май – август);
- $x_6$  – гидротермический коэффициент (отношение суммы осадков к сумме температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  за некоторый промежуток времени);
- $x_7$  – сумма температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  за 1 год;
- $x_8$  – сумма температур за все дни от  $0$  до  $5^{\circ}\text{C}$ ;
- $x_9$  – сумма температур за все дни от  $5$  до  $10^{\circ}\text{C}$ ;
- $x_{10}$  – сумма температур за все дни от  $10$  до  $15^{\circ}\text{C}$ ;

- $x_{11}$  – абсолютный минимум температуры за май;
- $x_{12}$  – абсолютный минимум температуры за июнь;
- $x_{13}$  – коэффициент увлажнения по **М.И. Будыко**.

Вся исходная информация была разделена на две части: обучающая и проверочная последовательности (до 1953 г.) и экзаменационная. По алгоритмам МГУА с критерием несмещенность результатов на третьем шаге селекции была синтезирована следующая самоорганизующаяся модель (рекуррентная форма):



**Будыко  
Михаил  
Иванович**  
(1920–2001) –  
отечественный  
геофизик,  
климатолог,  
эколог;  
академик РАН.

$$Y = -1,46 - 1,42z_1 + 2,67z_2 + 0,24z_1z_2 - 0,03z_1^2 - 0,22z_2^2,$$

где

$$z_1 = -11,91 + 0,89t_1 + 1,16t_2 + 0,06t_1t_2 - 0,02t_1^2 - 0,04t_2^2,$$

$$z_2 = 5,36 - 1,76t_3 + 1,73t_4 - 0,04t_3t_4 - 0,10t_3^2 - 0,02t_4^2,$$

$$t_1 = 12,24 - 0,02x_8 - 3,04x_{12} - 0,15x_8x_{12},$$

$$t_2 = 7,61 - 0,09x_3 - 0,24x_4 - 0,001x_3x_4,$$

$$t_3 = 10,47 - 0,27x_4 - 10,63x_{12} + 0,06x_4x_{12} - 2,13x_{12}^2,$$

$$t_4 = 10,46 - 0,42x_4 - 0,10x_5 - 0,002x_4x_5 - 0,003x_4^2.$$

Таким образом, модель урожайности аласных сенокосов ( $Y$ ) в конечном итоге оказалась полиномом 8-й степени от следующих факторов: суммы осадков за июнь, июль и май – август ( $x_3$ ,  $x_4$  и  $x_5$ ), суммы температур за все дни от 0 до 5°C ( $x_8$ ) и абсолютного минимума температуры за июнь ( $x_{12}$ ). Замечу, что классическая линейная множественная регрессия оказалась крайне неудачной (см. **табл. 4.1**) и продемонстрировала практически полное отсутствие достоверных связей с гидрометеорологическими факторами как текущего  $x_i$ , так и прошедшего года  $x_i(-1)$ . При этом, полный корреляционный анализ продемонстрировал достоверную нелинейную связь с рядом параметров увлажнения (подробнее, см.: [Розенберг, 1984, с. 70]).

Таким образом, по сравнению с результатами полного корреляционного анализа в самоорганизующуюся модель вошли и температурные характеристики, что, в конце концов, по-видимому, и способствовало значительно лучшему результату прогнозирования урожайности. Прогноз, полученный с использованием модели, построенной по алгоритмам МГУА (особенно на ближайшие 5 лет – ошибка менее 15%), может быть признан вполне удовлетворительным. В данном случае при недостатке эмпирической информации и

отсутствии гипотез о характере зависимости урожайности от погодных условий (т. е. в начальный период исследования), построение прогноза методами самоорганизации представляется единственно возможным.

Таблица 4.1

**Средние относительные ошибки прогноза (в %) урожайности аласных сенокосов Центральной Якутии по гидрометеорологическим данным**

Прогнозирующая модель	Обучающая и проверочная последовательности (1941-1953 гг.)	Экзаменационная последовательность		
		А	Б	В
Классический регрессионный анализ (линейная модель множественной регрессии)	9,2	27,6	54,9	222,0
Самоорганизующаяся регрессионная модель	10,0	14,6	18,1	20,0

*Примечание:* **А** – прогноз на 5 лет (1954-1958 гг.); **Б** – прогноз на 10 лет (1954-1963 гг.); **В** – прогноз на 20 лет (1954-1973 гг.).

**Пример 4.3.2. Анализ связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями.** Рассмотрим использование многорядного алгоритма МГУА на примере анализа связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями для донных организмов 40 малых рек, расположенных в степной и лесостепной зонах Среднего Поволжья; вся информация объединена в базу данных, разработанную в ИЭВБ РАН под руководством **Т.Д. Зинченко** и **В.К. Шитикова** [Шитиков, Зинченко, 1997; Rozenberg et al., 1997; Зинченко, Шитиков, 1999; Шитиков и др., 2003, 2005, т. 2, с. 5-7; Шитиков и др., 2007].



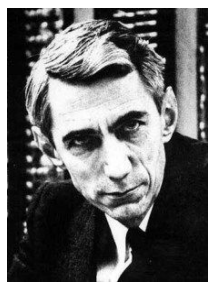
**Зинченко Татьяна Дмитриевна** (г.р. 1947) – отечественный гидробиолог, эколог.

**Шитиков Владимир Кириллович** (г.р. 1946) – отечественный математик, гидробиолог, эколог.



Выборка, использовавшаяся при построении регрессионных моделей, характеризовалась следующими основными параметрами:

- количество водных объектов – 40 (в т. ч. малых рек Самарской области – 34);
- количество станций наблюдений (по выделенным створам рек) – 247;
- количество гидробиологических проб, гидрохимических и гидрологических измерений – 571 (для рек Самарской области – 520);
- диапазон дат измерений – от 10.07.1985 до 31.07.2000 г.;
- сезонный диапазон дат измерений – с 1 мая по 1 ноября;
- количество видов макрозообентоса – 580;
- количество значений численности и биомассы по видам гидробионтов, полученных в результате обработки всех 571 проб – 5937;
- количество учитываемых качественных и количественных гидрологических показателей – 12;
- количество учитываемых гидрохимических показателей – 18;
- общее количество измерений гидрохимических показателей – 3102.



**Шеннон Клод**  
(Claude Elwood Shannon;  
1916-2001) –  
американский инженер,  
математик, кибернетик.



**Вудивисс Фрэнк**  
(Frank S.  
Woodiwiss; ?) –  
британский  
гидробиолог.



**Пареле Элга А.**  
(Elga Parele;  
г.р. 1938) –  
отечественный,  
латвийский  
гидробиолог.



**Балушкина  
Евгения  
Владимировна**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
гидробиолог.

Сформируем исходный набор признаков из следующих 7 показателей:

- $X_H$  – *информационный индекс Шеннона* (см.: [Алимов, 2000, с. 17-19; Шитиков и др., 2005, т. 1, с. 226-233]),
- $X_V$  – *биотический индекс Вудивисса* [Woodiwiss, 1964; Вудивисс, 1977],
- $X_P$  – *олигохетный индекс Пареле* [Пареле, Астапенко, 1975; Шитиков и др., 2005, с. 157-160],
- $X_{CI}$  – *хирономидный индекс Балушкиной* [Балушкина, 1987, 1997, 2002, 2003, 2009],
- $X_S$  – число видов,
- $X_N$  – логарифм суммарной численности зообентоса в пробе,

- $X_B$  – логарифм суммарной биомассы зообентоса в пробе.

В качестве  $Y$  выступают концентрации различных химических ингредиентов: аммонийного азота, минерального фосфора, ионов железа и БПК.

Выполним предварительное нормирование переменных от 0 до 1 по вариационному размаху и разобьем исходные выборки на обучающую и проверочную в примерном соотношении 2,5 : 1. Используем многорядный алгоритм МГУА, ограничившись при этом линейным частным описанием:

$$Y_k = a_0 + a_1 x_i + a_2 x_j .$$

Наращивание рядов селекции будем прекращать, если на очередной итерации прирост максимальной величины коэффициента корреляции оказывался по абсолютной величине меньше  $\varepsilon = 0,0001$ .

Модели, синтезированные для каждого гидрохимического показателя и представленные в **табл. 4.2**, оказались достаточно лаконичными – количество рядов селекции не превысило 3, что обычно характерно для простых, умеренно зашумленных зависимостей. На каждом шаге итерации, в том числе, на завершающем, было отобрано по 7 возможных моделей-претендентов. Структурные матрицы в нижней части таблицы показывают, из каких конкретно исходных переменных состоят те или иные модели. Нетрудно сделать вывод, что в результате селекции отбирались для включения в частные описания три основных индекса – Шеннона, Вудивисса и Пареле. Остальные переменные попадали в модели эпизодически.

Таблица 4.2

**Основные характеристики многорядных моделей МГУА, полученных для прогнозирования гидрохимических показателей ( $n_{обуч}$  и  $n_{пров}$  – размерность обучающей и проверочной последовательностей)**

Прогнозируемая переменная (Y)	Аммонийный азот							Минеральный фосфор							Ион железа							БПК <sub>5</sub>						
$n_{обуч} / n_{пров}$	53 / 33							79 / 38							87 / 42							62 / 25						
Рядов селекции	3							3							3							2						
№ лучшей модели	2							3							3							2						
$K_{корр. max}$	0,718							0,766							0,805							0,845						
Факторы / № модели	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
Индекс Шеннона	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Индекс Вудивисса	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Индекс Пареле	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Индекс Балушкиной	*		*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Число видов		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			*	*	*	*	*			*	*	*	*	*
Биомасса					*	*	*					*	*	*					*	*	*					*	*	*
Численность		*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Наилучшая модель № 2 для прогноза концентрации аммонийного азота ( $Y_{NH4}$ ), оцененная по максимуму коэффициента корреляции  $K_{кор}$  на проверочной последовательности, была получена на 3-м ряду селекции и основывалась на 3 исходных аргументах из 7.

Оптимальная модель ( $M_2$ ) имела вид:

$$Y_{NH4} = -0,0489 + 0,939 \cdot U_2 + 0,794 \cdot U_3,$$

где промежуточные переменные  $U_2$  и  $U_3$  вычисляются по частным описаниям 2-го ряда селекции:

$$U_2 = -0,0998 + 0,797 \cdot Z_2 + 0,843 \cdot Z_5;$$

$$U_3 = -0,0173 + 0,345 \cdot Z_3 + 0,766 \cdot Z_4.$$

В свою очередь, промежуточные переменные  $Z_2, Z_3, Z_4$  и  $Z_5$  вычисляются на первом ряде селекции уже с использованием нормированных исходных переменных:

$$Z_2 = 0,1983 - 0,0138 \cdot X_V + 0,00073 \cdot X_S;$$

$$Z_3 = 0,1868 + 0,0522 \cdot X_P - 0,0117 \cdot X_V;$$

$$Z_4 = 0,1687 + 0,0071 \cdot X_{CI} - 0,0113 \cdot X_V;$$

$$Z_5 = 0,2222 + 0,0059 \cdot X_S - 0,0571 \cdot X_H.$$

Необходимо отметить, что отдельные модели последнего ряда селекции весьма незначительно отличаются между собой по критериям качества: например, коэффициент корреляции для  $Y_{NH4}$  колеблется от 0,712 до 0,718, а стандартное отклонение на проверочной выборке – от 0,246 до 0,247. Для сравнения, множественная регрессия, полученная классическим пошаговым методом

$$Y_{NH4} = 0,007 + 0,690 / X_S + 0,001 \cdot X_S \cdot X_N + 0,074 \cdot X_P \cdot X_N - 0,239 \cdot X_H \cdot X_P,$$

вообще не содержала индекса Вудивисса, столь «популярного» в оптимальной модели МГУА.

### Пример 4.3.3. *Сезонная динамика лугово-степной экосистемы.*

Имитационная модель лугово-степной экосистемы по результатам наблюдений на стационаре «Карачи» в Барабинской низменности лесостепной зоны Западной Сибири была построена

**Т.Г. Гильмановым** [1978a]. Модель представляет собой систему девяти дифференциальных уравнений, описывающих поведение моделируемых параметров, и 65 уравнений связи различных параметров, начальных усло-



**Гильманов  
Тагир  
Габдулнурович**  
(Tagir Gilmanov;  
г.р. 1947) –  
отечественный,  
американский  
эколог.

вий и пр.; модель содержит более 100 коэффициентов. В качестве входных переменных этой модели служили среднесуточные значения:

- $x_1$  – интенсивность суммарной солнечной радиации (ккал/см<sup>2</sup>/сут),
- $x_2$  – температура воздуха,
- $x_3$  – интенсивность суммарных атмосферных осадков (мм/сут),
- $x_4$  – относительная влажность воздуха (%),
- $x_5$  – скорость ветра (м/сек),
- $x_6$  – среднесуточная облачность (в долях ед.).

Моделировалось поведение девяти параметров:

- $Y_1$  – запас зеленой фитомассы (г/м<sup>2</sup>),
- $Y_2$  – запас ветоши (г/м<sup>2</sup>),
- $Y_3$  – запас органического вещества в подстилке (г/м<sup>2</sup>),
- $Y_4$  – запас свободной воды в почве,
- $Y_5$  – запас свободной воды на зеленой поверхности травостоя,
- $Y_6$  – запас подземной фитомассы (г/м<sup>2</sup>),
- $Y_7$  – объемная влажность почвы (см<sup>3</sup>Н<sub>2</sub>О/см<sup>3</sup> почвы),
- $Y_8$  – температура почвы (°С),
- $Y_9$  – плотность распределения живой подземной фитомассы по глубине почвы (Г<sub>сух.в-ва</sub>/м<sup>2</sup>/см).

Для синтеза самоорганизующихся моделей (МГУА с критерием не-смещенности), по данным Т.Г. Гильманова было отобрано 26 точек (через 4 дня; данные «снимались» с графиков в используемом автором масштабе). Все параметры в моделях самоорганизации использовались с учетом запаздывания на один шаг.

Для трех первых параметров полиномиальные регрессионные уравнения, полученные с помощью МГУА без каких-либо предположений о механизмах биологических явлений, лежащих в основе их поведения, имеют следующий обобщенный вид:

$$\begin{aligned}\frac{dY_1}{dt} &= F_1(x_4, Y_1, Y_2, Y_6, Y_7), \\ \frac{dY_2}{dt} &= F_2(x_2, x_3, x_4, x_7, Y_2, Y_6, Y_7), \\ \frac{dY_3}{dt} &= F_3(Y_2, Y_3, Y_6, Y_7),\end{aligned}$$

где  $F_1, F_2, F_3$  – полиномы некоторой степени. Сравнение полученных уравнений с имитационной моделью позволяет увидеть некоторые их различия (особенно для тех случаев, когда существенно различается качество прогнозирования). Так, прогноз параметра  $Y_2$  (запас ветоши) по имитационной модели оказался не удачным (средняя относительная ошибка прогноза – 42,2%);

а вот самоорганизующаяся модель «учла» некоторые новые переменные и параметры и улучшила качество прогнозирования (ошибка – 10,3%). Если сравнить вид зависимости  $dY_2/dt$ , полученный для самоорганизующейся модели, с аналогичной зависимостью для имитационной

$$\frac{dY_2}{dt} = Y_1 f_2(x_2, x_7, Y_6, Y_7) + a_1 Y_2,$$

где  $f_2$  – нелинейная функция, подробно описанная в имитационной модели Гильманова,  $a_1$  – некоторый постоянный коэффициент, то видно, что в имитационной модели «слабо» учтены параметры увлажнения ( $x_3$  и  $x_4$ ), особенно в осенний период, когда происходит их заметное увеличение. Таким образом, самоорганизующаяся модель может играть еще одну очень интересную роль: она указывает исследователю на существующую возможность учета в имитационной модели факторов, которые первоначально в ней отсутствовали, что позволяет более адекватно описывать функционирование сложной системы; иными словами, *самоорганизующаяся модель способна формировать интуицию исследователя.*



**Налимов  
Василий  
Васильевич**  
(1910-1997) –  
отечественный  
математик,  
философ.

Эти примеры, иллюстрирующие, как примерно одного и того же результата можно достичь совершенно разными способами, служат еще одним убедительным доказательством *принципа множественности моделей В.В. Налимова* (см. раздел 5 главы 1).

**Моделирование параметров замедленной флуоресценции растений.** Замедленная флуоресценция интактных фотосинтезирующих организмов является отражением целой системы регуляторных процессов, обеспечивающих оптимальное функционирование фотосинтетического аппарата, что делает её характеристики удобными показателями экологического монито-



**Ефремов  
Игорь  
Владимирович**  
(г.р. 1962) –  
отечественный  
биофизик,  
эколог.

ринга изменений условий окружающей среды. **И.В. Ефремов** [2008, 2011, с. 47] показал, что «по сравнению с другими методами метод замедленной флуоресценции характеризуется высокой чувствительностью, интегральностью показателей, возможностью проведения ранней диагностики». Он же активно использовал

МГУА для синтеза моделей влияния физико-химических свойств почв на фотосинтетический аппарат растений.

В качестве примера приведу систему уравнений зависимости амплитуды быстрой компоненты  $G$  замедленной флуоресценции растений кукурузы (*Zea mays*) сорта «Кичкасская местная» от некоторых параметров почвы. Оптимальная модель была получена на третьем шаге селекции и имела следующий вид:

$$G = -9,25 + 2,22U_1 - 1,15U_2 - 4,4 \cdot 10^{-3}U_1^2 + 2,02 \cdot 10^{-4}U_2^2 + 4,1 \cdot 10^{-3}U_1U_2,$$

$$U_1 = -389 - 2,41Z_1 + 6,08Z_2 - 1,9 \cdot 10^{-3}Z_1^2 - 1,8 \cdot 10^{-2}Z_2^2 + 1,5 \cdot 10^{-2}Z_1Z_2,$$

$$U_2 = -758 - 1,61Z_3 + 7,74Z_4 - 7,13 \cdot 10^{-3}Z_3^2 - 2,5 \cdot 10^{-2}Z_4^2 + 1,5 \cdot 10^{-2}Z_3Z_4,$$

$$Z_1 = -345 + 235x_1 + 130x_3 - 54,3x_1^2 - 6,25x_3^2 + 2,37x_1x_3,$$

$$Z_2 = 383 - 476x_1 + 1,75x_5 + 234x_1^2 - 9,19x_5^2 + 129x_1x_5,$$

$$Z_3 = -345 + 235x_1 + 130x_3 - 54,2x_1^2 - 6,2x_3^2 + 2,37x_1x_3,$$

$$Z_4 = 237 + 143x_2 - 0,14x_4 - 8,5x_4^2 + 1,35x_2x_4,$$

где  $x_1$  – содержание в почве  $\text{SO}_3$ ,  $x_2$  – Na,  $x_3$  – pH,  $x_4$  –  $\text{K}_2\text{O}$ ,  $x_5$  – Ni (т. е. для описания динамики параметра  $G$  для кукурузы из включенных в анализ более 15 параметров, характеризующих почвы, наиболее «важными» оказались эти пять). Выше я подчеркивал, что самоорганизующиеся модели (как один из «продвинутых» вариантов корреляционно-регрессионного анализа) не пригодны для интерпретации причинно-следственных связей, но факт включения в модель тех или иных переменных может подсказать исследователю характер таких зависимостей.

#### 4. Структурный подход, генетические алгоритмы и нейросетевое моделирование

Под *структурным подходом* подразумеваются попытки построения систем искусственного интеллекта (ИИ) путем моделирования структуры человеческого мозга. Сущность структурного подхода заключается в декомпозиции (разбиении) сложной системы на автоматизируемые блоки-функции: система разбивается на функциональные подсистемы, которые в свою очередь делятся на подфункции, подразделяемые на задачи и так далее. Процесс разбиения продолжается вплоть до конкретных процедур. При этом автоматизируемая система сохраняет целостное представление, в котором все составляющие компоненты взаимоувязаны. При обратном процессе, разработке системы «снизу–вверх» от отдельных задач ко всей системе целостность теряется, возникают проблемы при информационной стыковке отдельных компонентов [Yourdon, 1988 Вендров, 2002].

В последнее десятилетие наблюдается повышенный интерес к наиболее «биологизированным» моделям эволюции с использованием генетического алгоритма, который можно считать «интеллектуальной» формой метода проб и ошибок. Фактически, первой работой в рамках структурного «биологизированного» подхода была монография Л. Фогеля с соавторами [Fogel at al., 1966].



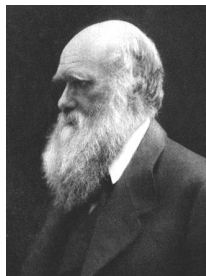
**Голдберг Дэвид**  
(David E. Goldberg,  
г.р. 1955),  
американские математики, программисты.



**Де Йонг Кеннет**  
(Kenneth A. De Jong;  
г.р. 1949) –  
американские математики, программисты.

Первую схему собственно генетического алгоритма, как отмечалось выше (см. раздел 1 главы 4), предложил Д. Холланд [Holland, 1973, 1975, 2003]. В дальнейшем, идеи Холланда были развиты его учениками и последователями – **Д. Голдбергом** [Goldberg, Holland, 1988; Goldberg, 1989, 2002], **К. Де Йонгом** [K. De Jong, 1985, 1994] и др.

*Генетические алгоритмы* (англ. *genetic algorithm*; [Goldberg, 1989; Скурихин, 1995; Васильев, Ильясов, 1999; С. Исаев, URL]) – адаптивные методы поиска, которые в последнее время часто используются для решения задач функциональной оптимизации. Они основаны на генетических процессах биологических организмов: биологические популяции развиваются в течение нескольких поколений, подчиняясь законам естественного отбора **Ч. Дарвина** по принципу «выживает наиболее приспособленный» (*survival of the fittest*).



**Дарвин Чарльз**  
(Charles Robert Darwin;  
1809-1882) –  
британский врач,  
натуралист,  
естествоиспытатель;  
чл.-корр.  
Императорской Санкт-Петербургской АН.

Подражая этому процессу генетические алгоритмы способны «развивать» решения реальных задач, если те соответствующим образом закодированы.

Генетический алгоритм является наиболее элегантным из эволюционных методов и представляет собой мощное поисковое средство, эффективное в различных проблемных областях и основанное на трех компонентах:

- генетической памяти, сконцентрированной в «особях» («хромосомах» в терминах генетических алгоритмов), каждая из которых представляет возможное решение данной проблемы;
- воспроизведения, осуществляемого при помощи операторов кроссинговера (эволюционного приспособления) и мутации;

- селекции продуктивных решений методами оптимизации многоэкстремальных функций.

Так и воспроизводится вся новая «популяция допустимых решений», выбирая лучших представителей предыдущего поколения, скрещивая их и получая множество новых «особей». Это новое поколение содержит более высокое соотношение характеристик, которыми обладают хорошие члены предыдущего поколения. Таким образом, из поколения в поколение, хорошие характеристики распространяются по всей популяции. Скрещивание наиболее приспособленных «особей» приводит к тому, что исследуются наиболее перспективные участки пространства поиска. В конечном итоге, «популяция» будет сходиться к оптимальному решению задачи.

Еще один широко используемый подход к построению систем ИИ – *имитационный* [Емельянов, Ясиновский, 1998]. Данный подход является классическим для кибернетики с одним из её базовых понятий – «черным ящиком» – устройством, информация о внутренней структуре и содержании которого отсутствует полностью, но известны спецификации входных и выходных сигналов. Объект, поведение которого имитируется, как раз и представляет собой такой «черный ящик». Нам не важно, что у него и у модели внутри и как он функционирует, главное, чтобы наша модель в аналогичных ситуациях вела себя точно так же. Таким образом, здесь, после обучения и самоорганизации, моделируется еще одно свойство человека – способность копировать то, что делают другие, не вдаваясь в подробности, зачем это нужно. Основным недостатком имитационного подхода также является низкая информационная способность большинства моделей, построенных с его помощью.

Наконец, в последние десять лет впечатляет феномен взрыва интереса к структурным методам самоорганизации – *нейросетевому моделированию*, которое успешно применяется в самых различных областях – бизнесе, медицине, технике, геологии, физике, т.е. везде, где нужно решать задачи прогнозирования, классификации или управления [Горбань, 1990, 1998; Уоссермен, 1992 и др.]. Описаны и широко распространяются нейросетевые расширения к популярным пакетам прикладных программ [Горбань, Россиев, 1996; Нейронные сети..., 2001 и др], что значительно облегчает и делает широко доступным процесс проектирования систем ИИ.

Важный класс нейронных систем был введен в рассмотрение **Т. Кохоненом** [1982; Kohonen, 1982, 2001]; у этого класса красивое название: «самоорганизующиеся отображения состояний, сохраняющие топологию



**Кохонен  
Теuvo [Тейво]**  
(Kohonen  
Teuvo;  
г.р. 1934) –  
финский  
математик.



сенсорного пространства» или «карта самоорганизации». Вместо сравнения входных коэффициентов к порогу срабатывания (как в случае с перцептроном), Кохонен сравнил коэффициенты всех выходов и выбрал набор выходов, имеющих коэффициенты, которые близко соответствовали (согласовались) с коэффициентами входов.



**Цыпкин Яков  
Залманович**  
(1919-1997) –  
отечественный  
математик;  
академик  
АН СССР и  
РАН.

Теория Кохонена активно использует *теорию адаптивных систем*, которую развивал на протяжении многих лет **Я.З. Цыпкин** [1968, 1984]. Замечу, что в одной из последних своих работ [Цыпкин, 1995], он обсуждал возможность использования нейронных сетей для идентификации сложных нелинейных объектов.



**Вапник  
Владимир  
Наумович**  
(г.р. 1935) –  
отечественный,  
американский  
математик.

**Червоненкис  
Алексей  
Яковлевич**  
(г.р. 1938) –  
отечественный,  
британский  
математик.

Весьма популярна сейчас во всем мире оценка возможностей обучающихся систем, в частности, нейронных сетей, основанная на *теории размерности*, созданной в 1966 г. **В.Н. Вапником** и **А.Я. Червоненкисом** [1974; Вапник, 1979; Vapnik, 1998], что позволило дать оценку возможностей обучающихся систем вообще и нейронных сетей, в частности.

Еще один класс нейроподобных моделей представляют *сети с обратным распространением ошибок*, в развитии современных модификаций которых ведущую роль сыграл **А.Н. Горбань** [1990, 1998; Горбань, Россиев, 1996; Горбань и др., 1998] и возглавляемая им красноярская школа нейроинформатики. Большую научную и популяризаторскую работу проводит Российская ассоциация нейроинформатики под руководством **В.Л. Дунина-Барковского** [1978 и др.].



**Горбань  
Александр  
Николаевич**  
(г.р. 1952) –  
отечественный,  
британский  
математик,  
биофизик.

**Дунин-Барковский  
Виталий  
Львович**  
(г.р. 1942) –  
отечественный  
биофизик.



В основе всего нейросетевого подхода лежит идея построения вычислительного устройства из большого числа параллельно работающих простых элементов – формальных нейронов. Эти нейроны функционируют независимо друг от друга и связаны между собой однонаправленными каналами передачи информации. Ядром нейросетевых представлений является идея о том, что каждый отдельный нейрон можно моделировать довольно простыми функциями, а вся сложность мозга, гибкость его функционирования и другие важнейшие качества определяются связями между нейронами. Предельным выражением этой точки зрения может служить лозунг: «Структура связей – все, свойства элементов – ничто».

*Нейронные сети* – очень мощный метод моделирования, позволяющий воспроизводить чрезвычайно сложные зависимости, *нелинейные* по своей природе. Как правило, нейронная сеть используется тогда, когда неизвестны предположения о виде связей между входами и выходами (хотя, конечно, от пользователя требуется какой-то набор эвристических знаний о том, как следует отбирать и подготавливать данные, выбирать нужную архитектуру сети и интерпретировать результаты).

На вход нейронной сети подаются представительные данные и запускается *алгоритм обучения*, который автоматически анализирует структуру данных и генерирует зависимость между входом и выходом. Для обучения нейронной сети применяются алгоритмы двух типов: управляемое («обучение с учителем») и неуправляемое («без учителя»).

Простейшая сеть имеет структуру многослойного персептрона с прямой передачей сигнала, которая характеризуется наиболее устойчивым поведением (см. **рис. 4.3**). Входной слой служит для ввода значений исходных переменных, затем последовательно обрабатывают нейроны промежуточных и выходного слоев. Каждый из скрытых и выходных нейронов, как правило, соединен со всеми элементами предыдущего слоя (для большинства вариантов сети полная система связей является предпочтительной). В узлах сети активный нейрон вычисляет свое *значение активации*, беря взвешенную сумму выходов элементов предыдущего слоя и вычитая из нее пороговое значение. Затем значение активации преобразуется с помощью функции активации (или передаточной функции), и в результате получается выход нейрона. После того, как вся сеть отработает, выходные значения элементов последнего слоя принимаются за выход всей сети в целом.

Наряду с моделью многослойного персептрона, позднее возникли и другие модели нейронных сетей, различающихся по строению отдельных нейронов, по топологии связей между ними и по алгоритмам обучения. Среди наиболее известных сейчас вариантов можно назвать нейронные сети с

обратным распространением ошибки, основанные на радиальных базисных функциях, обобщенно-регрессионные сети, нейронные сети **Хопфилда** [Hopfield, 1982] и **Хэмминга** [Lippman, 1987], самоорганизующиеся карты Кохонена, стохастические нейронные сети и т. д. [Нейронные сети..., 2001]. Существуют работы по *рекуррентным сетям* (т. е. содержащим обратные связи, ведущие назад от более дальних к более ближним нейронам), которые могут иметь очень сложную динамику поведения. Начинают эффективно использоваться самоорганизующиеся (растущие или эволюционирующие) нейронные сети, которые во многих случаях оказываются более предпочтительными, чем традиционные полносвязные нейронные сети [Головкин, 1999].



**Хопфилд Джон**  
(John Joseph Hopfield; г.р. 1933) – американский физик, биофизик, молекулярный биолог.



**Хэмминг Ричард Уэсли**  
(Richard Wesley Hamming; 1915-1998) – американский математик.

Для моделей, построенных по мотивам человеческого мозга, характерны как легкое распараллеливание алгоритмов и связанная с этим высокая производительность, так и не слишком большая выразительность представленных результатов, не способствующая извлечению новых знаний о моделируемой среде. Попытаться в явном виде (например, в виде некоторого полинома) представить результаты нейросетевого моделирования – довольно неблагодарная задача. Поэтому основной удел этих моделей, являющихся своеобразной «вещью в себе», – прогнозирование.

Важным условием применения нейронной сети, как и любых статистических методов, является объективно существующая связь между известными входными значениями и неизвестным откликом. Эта связь может носить случайный характер, искажена шумом, но она должна существовать. Известный афоризм «*garbage in, garbage out*» («*мусор на входе – мусор на выходе*»; см. еще главу 3, раздел 2) нигде не справедлив в такой степени, как при использовании методов нейросетевого моделирования. Это объясняется, во-первых, тем, что итерационные алгоритмы направленного перебора комбинаций параметров нейросети оказываются весьма эффективными и очень быстрыми лишь при хорошем качестве исходных данных. Однако, если это условие не соблюдается, число итераций быстро растет и вычислительная сложность оказывается сопоставимой с экспоненциальной сложностью алгоритмов полного перебора возможных состояний. Во-вторых, сеть «склонна обучаться» прежде всего тому, чему проще всего обучиться, а, в условиях силь-

ной неопределенности и зашумленности признаков, это – прежде всего артефакты и явления «ложной корреляции».

Отбор информативных переменных в традиционной регрессии и таксономии осуществляют путем «взвешивания» признаков с использованием различных статистических критериев и пошаговых процедур, основанных, в той или иной форме, на анализе коэффициентов частных корреляций или ковариаций. Для этих целей используют различные секвенциальные (англ. *sequential* – последовательные) процедуры, не всегда приводящие к результату, достаточно близкому к оптимальному. Эффективный автоматизированный подход к выбору значимых входных переменных может быть реализован с использованием генетического алгоритма. В связи с этим, в общей схеме статистического моделирования методами ИИ рекомендуется [Нейронные сети..., 2001] последовательное выполнение двух разных процедур:

- с помощью эволюционных методов в бинарном пространстве признаков ищется такая минимальная комбинация переменных, которая обеспечивает незначительную потерю информации в исходных данных,
- полученная на предыдущем этапе минимизированная матрица данных подается на вход нейронной сети для обучения.

После сравнительного анализа моделей МГУА и нейронной сети на примерах различной сложности [Сотник, URL], был сделан вывод о том, что на задачах, близких к линейным, МГУА дает прекрасные результаты и оказывается точнее нейронных сетей. То же самое можно сказать и при моделировании «участков» объекта, имеющих несложное математическое описание, – предпочтительно использование частных моделей (в том числе, построенных с помощью алгоритмов типа МГУА).

Однако при переходе к нелинейным задачам МГУА уже не имеет такого явного преимущества. Более того, на основании проведенного сравнения представляется, что искусственные нейронные модели будут более эффективны при выполнении следующих условий:

- моделируемый объект очень сложен;
- моделируемый объект существенно не линеен.

А по сему, выбор наиболее адекватного метода обработки данных – одновременно и кропотливый труд, и искусство, основанное на парадоксах и опыте «ошибок трудных».

## Результаты расчетов

К сожалению, мне известно мало работ об использовании нейронных сетей в отечественной экологии – пожалуй, это моделирование лесорастительных свойств ландшафтных зон [Царегородцев, Погребная, 1998] и вари-

ант моделирования гидроэкологических систем [Шитиков и др., 2002, 2005]. Проиллюстрирую возможности нейросетевых методов для оценки качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям [Шитиков и др., 2002].

**Пример 4.4.1. Анализ связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями.** Выборка, использовавшаяся в этом примере, аналогична выборке примера 4.3.2 (см. выше) и представляет собой 520 проб, которые были получены на станциях за период 1987-2001 гг. на 34 малых реках Самарской области (информация из базы данных, разработанной в ИЭВБ РАН [Шитиков, Зинченко, 1997; Шитиков и др., 2007]).

**Генетический алгоритм.** Сформируем выборку, где:

- в качестве отклика  $Y$  примем альтернативу:
  - 0 («чисто»), куда отнесем измерения, сделанные на станциях с классом качества вод 3 и менее, и
  - 1 («грязно»), соответствующие классу 4 и выше;
- в качестве варьируемых переменных  $X_j$  ( $j = 1, 2, 3, \dots, 51$ ) примем:
  - $X_1 = S$  – общее число видов;
  - $X_j = \ln[(N_{sj} \cdot B_{sj})^{0,5}]$ ,  $j = 2, 3, \dots, 51$  – показатели обилия 50 отдельных семейств зообентоса (для хирономид – подсемейств и триб), где  $N_{sj}$  и  $B_{sj}$  – суммарные по видам численность и биомасса  $j$ -й таксономической группы в пробе.

Функцию оптимальности получаемых решений  $f(x)$  определим как статистику, связанную с качеством прогноза отклика на примерах обучающей выборки и полученную с помощью моделей вероятностных и обобщенно-регрессионных нейронных сетей. Сети этих типов выбраны потому, что для них общее время обучения и оценки относительно мало. Кроме того, эти сети очень сильно страдают от присутствия неинформативных входных переменных, а потому являются хорошим детекторами их обнаружения.

Все 50 включенных в анализ семейств зообентоса были представлены в виде битовой маски по одному биту на каждую переменную. В ходе работы генетического алгоритма было построено и оценено 10 000 версий нейронных сетей, что позволило разбить включенные в анализ семейства зообентоса на группы с разной степенью информативности для оценки качества воды (табл. 4.3). Сразу замечу, что отнесение какого-либо класса или семейства к малоинформативной категории вовсе не означает отсутствие фактической биологической зависимости обилия организмов этого таксона от уровня загрязнения. Это может быть, например, объяснено его сильной корреляцией с какой-либо другой значащей группой, вследствие чего пришлось пожертво-

вать одним из таксонов, объявив его малоценным для статистической обработки.

Таблица 4.3

**Результаты селекции информативного набора переменных  
с использованием генетического алгоритма**

<b>Уровень информативности</b>	<b>Таксономические группы зообентоса</b>
Наилучшие биоиндикаторы	Ephemeroptera
Хорошие биоиндикаторы	Oligochaeta, Chironomidae (подсемейство Orthoclaadiinae и триба Tanytarsini)
Информативные группы	Amphipoda, Bivalvia, Chaoboridae, Ceratopogonidae, Coleoptera, Dermaptera, Dreissenidae, Gastropoda, Hidracarina, Limoniidae, Megaloptera, Nematoda, Odonata, Plecoptera, Polychaeta, Psychodidae, Ptychopteridae, Simuliidae, Tabanidae, Trichoptera, Chironomidae (подсемейства Diamesinae, Prodiamesinae, Tanypodinae и триба Chironomini)
Группы, незначимые для прогноза качества воды	Arachnoidea, Collembola, Crustacea, Culicidae, Cylindrotomidae, Diptera, Dolichopodidae, Diplura, Dixidae, Ephydriidae, Hemiptera, Hirudinea, Homoptera, Hydrida, Muscidae, Nematocera, Rhagionidae, Stratiomyidae, Tipulidae, Unionidae

Иногда бывает полезно уменьшить размерность задачи даже ценой некоторой потери точности, поскольку это повышает иллюстративность и улучшает способность нейросетевой модели к обобщению. Можно создать дополнительный стимул к исключению лишних переменных, назначив специальный штраф за элемент. Это число будет умножаться на количество элементов и результат будет прибавляться к уровню ошибки при оценке качества сети. Повторный эволюционный процесс с учетом такого штрафа позволил отобрать в качестве информативных только четыре признака, представленных первыми двумя уровнями в табл. 4.3: обилие семейств Ephemeroptera, Oligochaeta, а также подсемейства Orthoclaadiinae и трибы Tanytarsini семейства Chironomidae. Если же увеличить штраф за элемент в 2,5 раза, то выбирается только один значимый признак – обилие организмов семейства Ephemeroptera.

Таким образом, варьируя параметрами генетического алгоритма можно ранжировать весь список переменных по уровню их связи с целевой функцией.

**Нейросетевое моделирование: альтернативная классификация.**

Построим нейронную сеть для классификации двух категорий качества вод («чисто» и «грязно») по сообществам зообентоса на базе многослойного персептрона с использованием все той же выборки для 34 малых рек Самарской области. Входами сети являются значения обилия 27 таксономических групп зообентоса, отобранных в результате генетического алгоритма (см. первые три уровня информативности в **табл. 4.3**), а также количество видов в пробе. По условиям работы всех алгоритмов построения сетей данные подвергаются *препроцессингу* – предварительному масштабированию исходных значений входов в единую шкалу: в нашем случае используем известную формулу минимакса, в результате чего каждый преобразованный признак варьируется на интервале  $[0, 1]$ .

Примем стандартную модель персептрона с 28 входами, одним выходом и одним промежуточным слоем, состоящем из 14 *A*-нейронов (см. выше **рис. 4.3**), т. е. равным половине числа входных и выходных элементов. Выполним обучение сети в трех вариантах:

- с использованием линейной функции активации;
- с использованием логистической функции активации и оценкой качества сети по среднеквадратичной ошибке;
- с использованием логистической функции активации и оценкой качества сети по информационному критерию (энтропии).

Для каждого из вариантов обучение проведем в двух режимах:

- без использования контрольного множества и
- с применением кросс-проверки на контрольном множестве.

В первом случае сеть обучается на всех 520 примерах, а во втором случае 120 примеров выделяются в качестве внешнего дополнения и используются для независимого контроля качества сети.

Построенная сеть для каждого произвольного вектора  $X$  выдает на выходе некоторое значение апостериорной вероятности на интервале от 0 до 1. Для конкретной классификации примеров используются два задаваемых доверительных уровня: *порог принятия* (т. е. минимальное значение выхода, при котором наблюдение будет считаться принадлежащим классу 1) и *порог отвержения* (т. е. максимальное значение выхода, относящее измерение к классу 0). В нашем примере эти пороги были заданы равными 0,55 и 0,45, соответственно. Все вектора, предъявленные сети и имеющие отклик внутри диапазона доверительных уровней, классифицируются как неопределенные.

Результаты моделирования, по традиции для всех задач классификации, оценены как доля ошибочных опознаний на обеих выборках (см. **табл. 4.4**, где приведены данные только для режима с кросс-проверкой).

На основе выполненных расчетов были сделаны следующие очевидные выводы [Шитиков и др., 2005, т. 2, с. 264-265]:

- вариант построения нелинейной разделяющей поверхности с использованием сигмоидальной функции активации более эффективен по сравнению с вариантом линейных разделяющих гиперплоскостей;
- использование энтропии в качестве функции ошибок сети с альтернативным параметром выхода имеет некоторые преимущества по сравнению со стандартным среднеквадратичным отклонением, которое теоретически больше подходит для задач регрессии;
- кросс-проверка на контрольном множестве, включенная при обучении, в двух случаях из трех привела к уменьшению ошибки на самом обучающем множестве и дала возможность провести независимую оценку качества на внешнем дополнении;
- наконец, ошибка на контрольной выборке оказалась несколько выше, чем при обучении, однако, в этом случае данный факт вряд ли можно объяснить «феноменом переобучения».

Таблица 4.4

#### Результаты использования модели персептрона с одним промежуточным слоем для оценки категории качества воды

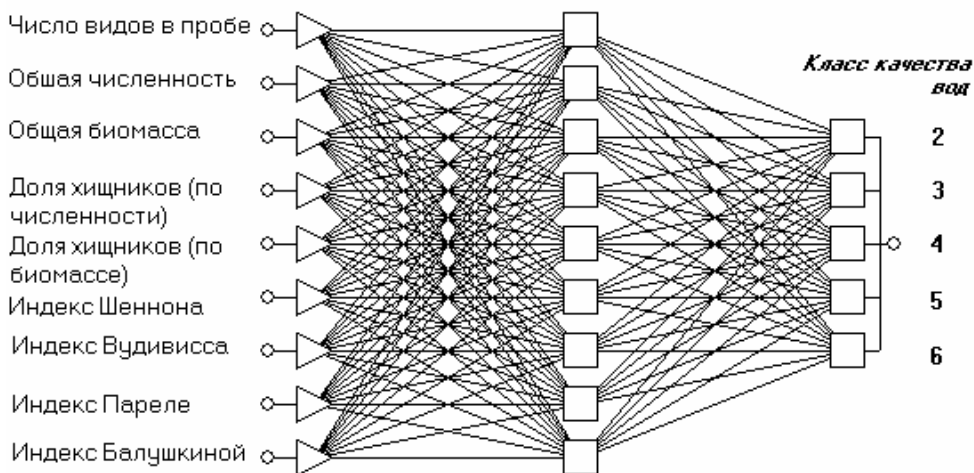
Вид функции активации нейронов	Оценка качества сети	Результат прогноза	Обучающая выборка			Экзаменационная выборка		
			«чисто»	«грязно»	Правильный прогноз, %	«чисто»	«грязно»	Правильный прогноз, %
Линейная функция	Среднеквадратическая ошибка	«чисто»	136	5	94,4	28	7	75,6
		«грязно»	7	271	98,1	7	53	84,1
		Отказ	1	0		2	3	
		Итого	144	276	<b>96,9</b>	37	63	<b>81,0</b>
Логистическая (сигмоидальная) функция	Среднеквадратическая ошибка	«чисто»	140	0	97,2	33	7	89,2
		«грязно»	3	276	100	3	55	87,3
		Отказ	1	0		1	1	
		Итого	144	276	<b>99,0</b>	37	63	<b>88,0</b>
Логистическая (сигмоидальная) функция	Простая энтропия	«чисто»	141	0	97,9	34	4	91,9
		«грязно»	2	276	100	2	58	92,1
		Отказ	1	0		1	1	
		Итого	144	276	<b>99,3</b>	37	63	<b>92,0</b>



Нейронную сеть вследствие её принципиальной многомерности обычно интерпретируют как «черный ящик», поскольку визуальный или статистический анализ коэффициентов усиления и порогов, как это делается, например, в множественной регрессии, для всех структурных связей графа представляет собой весьма утомительную процедуру, не гарантирующую достоверных выводов. Тем не менее, при желании, можно заглянуть «внутри» этого ящика (подобно «наталкиванию» нашей интуиции при моделировании по алгоритмам МГУА) и попытаться выяснить роль каждого скрытого элемента, создаваемый ими потенциал активации и прочие нейронные характеристики.

### Нейросетевое моделирование: множественная классификация.

Аналогично тому, как развитие эволюционного моделирования пошло в направлении использования автоматов Мили для многосимвольных целочисленных временных рядов [В. Морозов, 2000], рассмотрим пример синтеза нейронной сети для непосредственной оценки значений классов качества водоемов в виде чисел от 2 до 6. Сформируем выборку из тех же 520 измерений для малых рек Самарской области, но в качестве 9 варьируемых переменных будем использовать различные обобщенные гидробиологические показатели и традиционные «интегральные» индексы зообентоса (см. **рис. 4.6**, на котором представлена архитектура персептрона с одним промежуточным слоем; Шитиков и др., 2002, с. 285).



**Рис. 4.6.** Нейронная сеть для прогнозирования пяти классов качества воды.

В этом примере использовалась в выходном слое специальная функция активации (Soft-max), представляющая собой взвешенную и нормированную на единицу сумму экспонент. Можно показать, что если входные данные представляют собой выборку из какого-либо экспоненциального распределения, то выходы софтмакс-элементов можно трактовать как вероятности (напомним, что самым известным примером экспоненциального распределения является нормальное). Например, если для измерения на ст. 1 р. Байтуган активации выходных нейронов сети оказались равными {0,314, 0,503, 0,142, 0,028, 0,018}, то с вероятностью 0,503 можно предположить, что это измерение было взято из водоема 3 класса качества, а с вероятностью 0,817 (0,314+0,503) – из водоема 2-3 классов.

Результаты достоверности оценки классов качества представлены в табл. 4.5, где по главной диагонали проставлены частоты правильной оценки групп измерений, а в остальных клетках – имеющиеся ошибки прогноза отдельно для обучающей выборки и контрольной последовательности. Аналогичные таблицы получаются и при процедурах оптимизации процессов распознавания образов «с учителем» [Розенберг, 1976а], что позволяет укрупнить распознаваемые классы с тем, чтобы вероятность правильного прогноза была выше 50%.

Таблица 4.5

**Результаты прогнозирования класса качества вод по модели многослойного персептрона**

Классы качества вод		Фактические					Итого прогноз	Правильный прогноз, %	Ошибка на два и более класса, %
		2	3	4	5	6			
Прогноз по обучающей выборке	2	18	10	3	0	0	31	58,1	9,7
	3	13	52	24	6	0	95	54,2	6,3
	4	11	25	77	15	17	145	53,1	19,3
	5	0	10	14	36	15	75	48,0	13,3
	6	1	2	6	6	9	24	37,5	37,5
Итого фактически		43	99	124	63	41	370	51,9	13,5
Прогноз по контрольной выборке	2	7	3	2	0	0	12	58,3	16,6
	3	2	15	14	3	1	35	42,9	11,4
	4	1	8	40	6	7	62	64,5	12,9
	5	0	2	5	13	11	31	41,9	6,5
	6	0	1	2	2	5	10	50,0	30,0
Итого фактически		10	29	63	24	24	150	53,3	12,7

Так, если для обучающей последовательности объединить классы 5 и 6, получим:

2	3	4	5+6	Правильный прогноз, %
<b>18</b>	10	3	0	58,1
13	<b>52</b>	24	6	54,2
11	25	<b>77</b>	32	53,1
1	12	20	<b>66</b>	66,5

с ростом среднего правильного прогноза до 58,0% (т. е. почти на 12%).

Если рассматривать экзаменационную последовательность, то следует объединить 3 с 4 и 5 с 6 классами:

2	3+4	5+6	Правильный прогноз, %
<b>7</b>	5	0	58,3
3	<b>77</b>	17	79,4
0	10	<b>31</b>	75,6

с ростом среднего правильного прогноза до 71,1% (т. е. больше, чем на 13%). Иными словами, множественная классификация оценки качества воды по зообентосу для малых рек Самарской области методами нейросетевого моделирования позволяет достаточно уверенно различать 3-4 градации качества, а не 6, как это рекомендовано ГОСТами.

Хотя анализ весовых коэффициентов и активностей отдельных фрагментов сети представляется неблагоприятной деятельностью, методы нейросетевого моделирования позволяют оценить относительную значимость влияния отдельных исходных переменных на отклик, т. е. выполнить анализ чувствительности сети по её входам. Этот анализ дает возможность идентифицировать неинформативные переменные с низкой чувствительностью, которые могут благополучно игнорироваться в последующих просчетах. Разумеется, подобные заключения должны приниматься со всей осторожностью, поскольку никакой анализ чувствительности не гарантирует абсолютную точность и надежность оценок «полноценности» переменных в модели.

## 5. «Гибридизация» самоорганизующихся моделей и процедура «модельного штурма»

Методы прогнозирования (см. глава 1, раздел 6) могут быть качественными и количественными, каждый из этих методов может использовать как формальное, так и неформальное знание, как априорную, так и апостериорную информацию. Прогнозы, получаемые с помощью любого из этих методов, имеют право на существование; причем, в каждом прогнозе имеется как «рациональное зерно», так и «шелуха». Поэтому практически всегда, для лица, принимающего решение (ЛПР), возникает задача выбора среди многих достаточно правдоподобных прогнозов одного, на который ему следует опираться в своей практической деятельности. Более того, ЛПР, пользуясь дополнительной (чаще всего, только ему известной) информацией, часто пытается на этой основе создать свой собственный, как ему представляется, самый «удачный» прогноз по методу **Н.В. Гоголя** («если бы губы Никанора Ивановича да приставить к носу Ивана Кузьмича, да взять...»).



**Гоголь  
Николай  
Васильевич**  
(1809-1852) –  
отечественный  
писатель,  
драматург.

Как уже отмечалось, организация отдельных предикторов-индивидуумов в коллектив («гибридизация») осуществляется либо путем гибридизации прогнозов, либо путем гибридизации самих предикторов. Далее рассмотрим эвристическую процедуру, названную «модельным штурмом» [Брусиловский, Розенберг, 1983; Розенберг, 1984; Брусиловский, 1987; Розенберг и др., 1994] и позволяющую из множества прогнозов, полученных совершенно разными путями, сформировать единственный, в некотором смысле оптимальный, прогноз функционирования сложной системы.

Понятие «модельный штурм» отражает суть предлагаемой процедуры: оно выбрано по аналогии с *мозговым штурмом* – методом теории экспертных оценок, применяемым при решении проблем путем коллективного творчества группы специалистов [Кемени, Снелл, 1972]. Процедура модельного штурма также разделена на два этапа.

Первый этап (по аналогии с генерацией идей мозгового штурма) – этап формирования отдельных (частных) прогнозов (*коллектива предикторов*), осуществляемый самыми разными способами и разными специалистами (экспертный прогноз отдельных специалистов на основе собственного опыта и интуиции, прогноз по аналогиям, на основе статистических закономерностей реагирования системы на внешние воздействия, прогноз на основе раз-

личных математических моделей и пр.). В силу сложности объектов, структура и поведение которых прогнозируется, интуитивно ясно, что чем больше прогнозов построено на различных подходах, тем больше шансов «заполучить» среди них тот, который будет обладать самой высокой точностью («лучший прогноз»). Однако с увеличением числа прогнозов значительно осложняется поиск среди них этого «лучшего прогноза».

Второй этап модельного штурма и служит для оценки предложенных прогнозов (коллектива предикторов) и конструирования на их основе «лучшего».

Рассмотрим простейший случай прогнозирования одного параметра  $X$  некоторой сложной системы (для экосистемы, например, это может быть численность некоторой популяции, уровень загрязненности экосистемы, её продуктивность и пр.). Через  $X_i(t)$  обозначим прогноз этого параметра, полученный с помощью  $i$ -го предиктора для момента времени  $t$ . Пусть  $\sigma_i$  – точность прогнозирования данного параметра предиктором  $i$ ; наконец, пусть  $A$  – матрица исходных эмпирических данных о динамике параметра  $X$  и связанных с ним (тем или иным образом) других параметров, которые использовались для построения различных предикторов (в частности, для экосистемы это могут быть данные о факторах среды, характере антропогенных воздействий и т. д.). Будем считать, что все входные воздействия на исследуемый объект на прогнозируемом интервале времени нам известны (например, нам известна метеорологическая обстановка, интенсивность хозяйственной деятельности и т. д.). Вся эта информация ( $X_i$ ,  $\sigma_i$  и  $A$ ) поступают на стол ЛПР.

В данной постановке нетрудно видеть прямую связь предлагаемой эвристической процедуры с мозговым штурмом метода экспертных оценок:  $X_i$  – это мнения «экспертов», а  $\sigma_i$  – «веса», характеризующие их компетентность. При принятии окончательного решения возможно несколько стратегий: выбор прогноза по максимальной точности  $\sigma_i$ , построение усредненного прогноза (например, среднеарифметического или средневзвешенного) и т. д. В предлагаемой процедуре модельного штурма для построения «лучшего прогноза» используются методы самоорганизации (в частности, алгоритмы МГУА). При этом, второй этап модельного штурма сводится к «расширению» матрицы  $A$  за счет добавления новых факторов, в качестве которых выступают различные прогнозы параметра  $X$ , т. е. путем добавления факторов  $X_i(t)$ . Далее, по алгоритмам МГУА по «расширенной» матрице  $A_1$  (по матрице обучения) с проверкой по также «расширенной» матрице  $A_2$  (по матрице экзамена) синтезируется окончательная прогностическая модель. Причем, так как в прогнозе участвуют сведения как формального знания (в частности, для экосистем – сведения о физико-биологических закономерностях их функционирования), так и неформального (например, качественное

прогнозирование отдельными экспертами на основе их опыта, знаний и интуиции), то в модельном штурме может реализоваться еще один путь прогнозирования – предсказание на основе новых идей. Действительно, отдельные эксперты, которые наравне с данными о состоянии среды и прогнозами по различным математическим моделям участвуют в модельном штурме, обладают различным объемом знаний о моделируемой системе и могут исходить в своих прогнозах из новых (часто не общепринятых) и отличных от других исследователей представлений о её структуре и механизмах функционирования. Причем, если на внешнем дополнении ( $A_2$ ) эти «необычные» с традиционной точки зрения прогнозы оказываются достаточно точными, то модельный штурм придаст им бóльший вес и именно они будут определять удачность окончательного «лучшего прогноза».

Самоорганизующееся моделирование (особенно алгоритмы МГУА) представляется очень удачным приёмом для синтеза прогнозирующих моделей в рамках модельного штурма. Алгоритмы МГУА позволяют синтезировать модель оптимальной сложности практически без вмешательства исследователя, который задает ЭВМ лишь списки исходных переменных (в модельном штурме –  $A$  и  $X_i$ ) и критерий селекции, характеризующий качество синтезируемой модели на внешнем дополнении  $A_2$ . Наконец, укажу на еще одну отличительную особенность данной эвристической процедуры: если в мозговом штурме очень важное значение имеет проблема правильного выбора «весов», характеризующих качество прогнозирования тем или иным экспертом, то в модельном штурме на основе самоорганизации этой проблемы практически нет – ЭВМ сама осуществляет выбор таких «весов» ( $\sigma_i$ ), синтезируя модель-предиктор оптимальной сложности.

Представляет интерес и ответ на такой вопрос: приведет ли увеличение числа членов коллектива предикторов к повышению качества (достоверности) «лучшего прогноза»? Выяснению условий, при выполнении которых ответ на этот вопрос оказывается утвердительным, посвящена работа [Брусиловский, Орехов, 1983]. Пусть

- имеется  $n$  независимых предикторов, каждый из которых с вероятностью  $p_i$  правильно предсказывает некоторое событие  $A$ ;
- для формализации процедуры синтеза «лучшего прогноза» введем в рассмотрение случайные величины  $\alpha_i$ , где  $\alpha_i = 1$ , если  $i$ -й предиктор предсказывает наступление события  $A$ , и  $\alpha_i = 0$  в противном случае;
- процедура вынесения решения о «лучшем прогнозе» выглядит следующим образом:
  - если не меньше, чем  $m$  ( $0 < m \leq n$ ) предикторов предсказывают наступление события  $A$ , то и предиктор «лучшего прогноза» предскажет наступление  $A$ ; иными словами,

- если  $\mu = \sum_{i=1}^n \alpha_i \geq m$ , то произойдет событие А.

При данной процедуре предсказания, вероятность этого события имеет вид:

$$P(\mu \geq m) = \sum_{\sum_{i=1}^n \alpha_i > m} \prod_{i=1}^n p_i^{\alpha_i} (1-p_i)^{1-\alpha_i}$$

и следующую оценку [Флейшман, 1982]:

$$P(\mu \geq m) \begin{cases} > 1 - \exp(-\bar{k}n), & \text{если } \bar{p} > \theta \\ < \exp(-\bar{k}n), & \text{если } \bar{p} < \theta \end{cases},$$

где  $\bar{p} = (\sum_{i=1}^n p_i) / n$ ,  $\theta = m/n$ ,  $\bar{k} = \bar{k}(\bar{p}, \theta) = \theta \ln(\theta / \bar{p}) + (1 - \theta) \ln[(1 - \theta) / (1 - \bar{p})]$ ,

причем  $\bar{k}(\bar{p}, \theta) > 0$  при  $\theta \neq \bar{p}$ .

Это позволяет заключить [Брусиловский, Орехов, 1983], что в рамках рассмотренной процедуры «гибридизации» коллектива предикторов, улучшения прогноза путем увеличения числа предикторов можно добиться только в том случае, когда вероятность правильного предсказания отдельными предикторами достаточно высока.

## Результаты расчетов

Наиболее наглядно работоспособность алгоритма «модельного штурма» может быть продемонстрирована при уточнении (повышении эффективности прогнозирования) какой-либо имитационной модели, так как в её основу «закладываются» представления исследователя о характере зависимости элементов моделируемой системы и её поведении. Если эти представления верны и не противоречат физико-биологическим закономерностям функционирования экосистем, то включение этого формального знания в процесс самоорганизации приведет только к улучшению самоорганизующейся модели, построенной лишь на эмпирических данных; если представления модельера ошибочны, то и в этом случае совместная самоорганизация в рамках модельного штурма эмпирической и «не очень качественной» имитационной информации позволит «уточнить» последнюю и может способствовать «наведению» интуиции модельера для корректировки имитационной модели.

**Пример 4.5.1. Модельный штурм при прогнозировании фитомассы сообществ полупустынь.** Имитационная модель динамики фитомассы растительных сообществ полупустынь ARID CROP [Keulen, 1976; Keulen et

al., 1976] представляет собой модель, в которой процессы роста и накопления фитомассы описаны на языке «водного баланса» (естественно, что для пустынных и полупустынных территорий увлажнение выступает в качестве лимитирующего фактора). Более подробно модель рассмотрена в главе 3 (раздел 3).

Напомню, что модель ARID CROP была предназначена для имитации сезонной динамики фитомассы и здесь её прогностические способности оказались весьма удовлетворительными – средняя относительная ошибка прогноза  $S = 10,0\%$ . А вот долгосрочный прогноз (на 13 лет, с 1961 по 1973 гг.), еще раз подчеркну – по «сезонной» имитационной модели, оказался плохим ( $S = 31,7\%$ ; [Keulen et al., 1976, p. 418]). Иными словами, долгосрочный прогноз требует построения иной модели, которая имитировала бы сукцессионную разногодичную изменчивость.

В качестве исходной информации для построения самоорганизующейся модели использовалась:

- $x_1$  – количество осадков (в мм);
- $x_2$  – коэффициент транспирации без учета осадков (1963-1973 гг.);
- $x_3$  – коэффициент транспирации с учетом осадков (1963-1973 гг.);
- $Y$  – фитомасса растительных сообществ (ц/га).

Линейное уравнение множественной регрессии дало прогноз с ошибкой  $S = 52,3\%$ , т.е. эта модель оказалась очень плохой, что объясняется существенной нелинейностью влияния факторов увлажнения на общую фитомассу моделируемых растительных сообществ.

Самоорганизующаяся модель оптимальной сложности имела следующий вид:

$$Y_C = -0,749 + 0,374z_1 + 0,654z_2,$$

где

$$z_1 = 4,590 + 0,172x_1 + 0,0236x_3 - 0,0002x_1x_3,$$

$$z_2 = 335,425 - 2,332x_2 + 0,084x_3 - 0,0006x_2x_3 + 0,005x_2^2 + 0,00004x_3^2.$$

Средняя относительная ошибка прогноза (если быть совсем точным, то аппроксимации, т.к. для собственно экзаменационной последовательности было недостаточно наблюдений) по этой модели  $S = 26,5\%$ . Таким образом, хотя использованные для синтеза самоорганизующейся модели переменные и являются одними из наиболее существенных (и даже интегрированных, как коэффициенты транспирации), этой информации все же явно недостаточно для построения удовлетворительного прогноза.

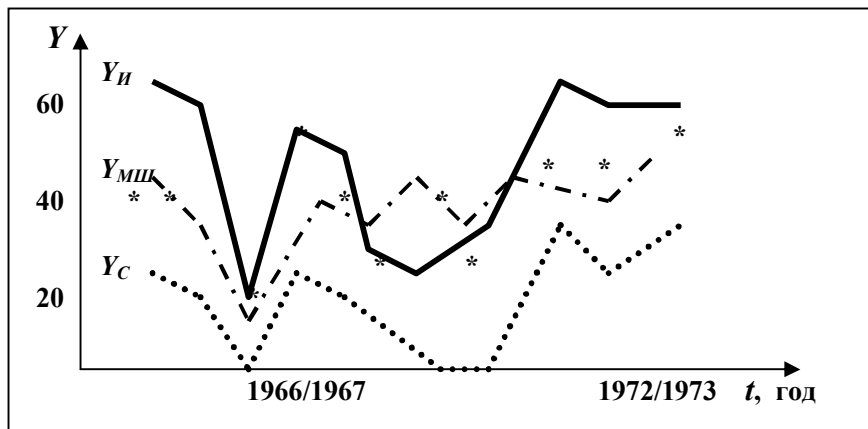
В рамках модельного штурма дополним список переменных следующими показателями:



- $x_4$  – прогноз по имитационной модели ( $Y_{И}$ );
- $x_5$  – прогноз по регрессионной модели ( $Y_{P}$ );
- $x_6$  – прогноз по самоорганизующейся модели ( $Y_{C}$ ).

Как уже говорилось, при создании имитационной модели авторы использовали достаточно большой объем априорной информации и результаты экспериментов. Все априорно высказанные предположения о структуре и динамике моделируемой экосистемы и входящих в нее элементов, по-видимому, можно разделить на три категории – верные, частично верные (например, с точностью до коэффициентов) и ошибочные гипотезы. Чем больше первых гипотез, тем адекватнее модель исходной системы и тем большей достоверностью в глазах исследователя и ЛПП обладают результаты моделирования (если эмпирические значения полностью совпадают с предсказанными по модели, то вопрос «о качестве» модели просто не возникает). Когда же наблюдается существенное (в той или иной степени) расхождение между результатами имитационного моделирования и экспериментальными данными, возможны два варианта:

- либо модель совсем неверна;
- либо она неверна частично (последний случай и следует принять для ARID CROP, так как качественное поведение предсказанной динамики фитомассы  $Y_{И}$  близко к наблюдаемому; см. **рис. 4.7**).



**Рис. 4.7.** Динамика общей фитомассы растительных сообществ северной части пустыни Негев (\* – указаны реальные значения фитомассы).

В первом случае необходимо строить новую модель, полностью отказавшись от принятых ранее гипотез; во втором – возможна «корректировка»

модели. Эту новую функцию и в состоянии выполнить самоорганизующаяся модель в рамках модельного штурма.

Используя новую информацию  $(x_4, x_5, x_6)$ , в которой (прежде всего, в  $x_4$ ) верно отражены некоторые причинно-следственные связи моделируемой экосистемы и заключена большая эмпирическая информация, по алгоритмам МГУА была синтезирована новая модель:

$$Y_{MII} = -0,512 + 1,126t_1 + 0,069t_2 + 0,018t_1t_2 - 0,014t_1^2 - 0,006t_2^2,$$

где

$$t_1 = -29,565 + 0,474z_1 + 2,750z_2 - 0,643z_1z_2 + 0,320z_1^2 + 0,282z_2^2.$$

$$t_2 = -5,784 + 1,327z_1 - 0,935z_3 - 0,145z_1z_3 + 0,063z_1^2 + 0,094z_3^2.$$

$$z_1 = -46,415 + 0,311x_1(-1) + 1,176Y_{II} - 0,002x_1(-1)Y_{II} - 0,0004x_1^2(-1) + 0,001Y_{II}^2,$$

$$z_2 = 4,590 + 0,172x_1 + 0,0236x_3 - 0,0002x_1x_3,$$

$$z_3 = 335,425 - 2,332x_2 + 0,084x_3 - 0,0006x_2x_3 + 0,005x_2^2 + 0,00004x_3^2.$$

Естественно, эта модель более сложна, чем предыдущая (она синтезирована на третьем шаге селекции), но и более точна: средняя относительная ошибка аппроксимации равна  $S = 14,9\%$  (замечу, что в модель не вошла «плохая» переменная  $x_5 = Y_p$ , а были учтены  $x_4 = Y_{II}$  и, косвенно,  $x_6 = Y_C$  — через аналогичные выражения для  $z_2$  и  $z_3$ ).

## 6. Некоторые выводы

При детерминистском подходе к моделированию, который связан с анализом причин и следствий («входов» и «выходов» системы), большое значение приобретает специфика каждого изучаемого объекта или явления (иными словами, необходимо глубокое знание о структуре, динамике и механизмах взаимодействия элементов моделируемой системы). Использование для моделирования методов самоорганизации значительно облегчает задачу построения прогнозирующей модели — единственным необходимым условием успешности построения самоорганизующейся модели является наличие эмпирической информации — среды моделирования. Таким образом, самоорганизующееся моделирование применимо только для «наблюдаемых» экосистем [Беляев, 1978], т. е. экосистем, переменные которых доступны для наблюдения. При попытках построить модели принципиально новых экосистем (проектирование еще несуществующих объектов) методы самоорганизации бесполезны.

Развитость математического обеспечения самоорганизующегося моделирования — это одно из основных достоинств данного подхода к математическому моделированию сложных систем. Еще одним положительным

свойством является тот факт, что при построении моделей по принципам самоорганизации нет незаменимых аргументов: модель может быть построена на различных наборах переменных, что не скажется (или скажется незначительно) на точности прогноза. Это связано с тем, что входные переменные модели экосистемы, чаще всего, являются *комплексными переменными* в понимании **Р. Уиттекера** [1980] и «несут» на себе информацию о целом ряде сложно взаимодействующих между собой и с моделируемым параметром факторов (фактически, в этом проявляется первый закон-афоризм **Б. Коммонера** [1974]: *все связано со всем остальным*<sup>1</sup> [англ. *everything is connected to everything else*]). Поэтому для построения удовлетворительно прогнозирующей самоорганизующейся модели нет необходимости использовать труднодоступные или не поддающиеся измерению и формализации переменные.



**Уиттекер Роберт**  
(Robert Harding Whittaker; 1920-1980) – американский эколог, ботаник, фитоценолог.

**Коммонер Барри**  
(Barry Commoner; 1917-2012) – американский эколог, общественный деятель.



Методы самоорганизации обладают высокой общностью алгоритмов и позволяют строить модели, используя сравнительно небольшой объем эмпирической информации. По минимуму критерия селекции на внешнем дополнении (для всех типов самоорганизующихся моделей) выбирается единственная модель оптимальной сложности, обеспечивающая наилучший (в смысле этого критерия) прогноз. На первый взгляд, кажется, что здесь имеет место нарушение *принципа множественности математических моделей сложных систем* (см. главу 1, раздел 5). Так, А.Г. Ивахненко [1971, 1975] прямо говорит о том, что множественность классических регрессионных мо-

<sup>1</sup> На это уточнение традиционного перевода фразы Коммонера (*все связано со всем*) моё внимание обратил **В.Н. Максимов**.



**Максимов Виктор Николаевич** (1933-2012) – отечественный эколог, математик, химик.

делей, построенных по эмпирическим данным, связана с однокритериальностью выбора модели. Самоорганизующиеся модели с введением дополнительного критерия (минимум ошибки на проверочной последовательности) приводят к построению единственной модели оптимальной сложности по исходным эмпирическим данным. Это действительно так; однако, принцип множественности моделей сохраняется и в этом случае – если на том же объекте будет получена новая последовательность эмпирических данных, то по ней, вообще говоря, методами самоорганизации (тем же самым алгоритмом!) будет синтезирована другая модель того же объекта.

Интересен и ряд новых и несколько неожиданных функций, которые могут выполнять самоорганизующиеся модели. Оказывается, что модель, построенная при минимальном вмешательстве исследователя, способна выбрать существенные для прогноза переменные и тем самым «натолкнуть» исследователя на изучение характера взаимосвязи этих переменных. Более того, самоорганизующаяся модель, являясь наиболее объективной (без «навязывания» представлений исследователя о характере моделируемого явления), может выступать и в качестве «авторитетного арбитра» при сравнении различных моделей одного и того же объекта, построенных при непосредственном участии исследователя (см. далее главу 6). Кроме того, для прогнозирования весьма эффективным следует признать процедуру «гибридизации» прогнозов и моделей (например, в рамках эвристической процедуры «модельного штурма»).

Заканчивая обсуждение использования самоорганизующегося моделирования в экологических исследованиях, приведу два высказывания:

- оптимистическое **А.Я. Лернера** [1966, с. 13]: «По трудности разрешения и последствиям для науки и практики атаку на проблемы самоорганизации можно сравнить с наступлением на тайну атомного ядра. И если первая половина XX в. войдет в историю науки как эпоха фундаментальных открытий в области ядерной физики, то вторая половина нашего века, мы надеемся, будет ознаменована разрешением центральной проблемы кибернетики – проблемы самоорганизации»,
- и более осторожное **А.Г. Ивахненко** [1971, с. 178]: «Самоорганизация есть "искусство управления стихиями". Объект имеет как бы собственную "свободную волю", как необъезженная лошадь или неисправная машина, и поэтому успех процесса, как во всех эвристических методах, не гарантируется».



**Лернер Александр Яковлевич** (1913-2004) – отечественный, израильский математик, специалист в области оптимального управления.

## Глава 5

# АНАЛИТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

*Человек устроен из трех частей,  
из трех частей,  
из трех частей...  
Борода и глаз, и пятнадцать рук,  
и пятнадцать рук,  
и пятнадцать рук.*

Даниил Хармс,  
<1931 г.>  
(Хармс, 1988, с. 117).

Построение аналитических моделей является, пожалуй, одним из наиболее красивых методов моделирования сложных систем. Действительно, аналитическая модель, построенная на основе небольшого числа достаточно правдоподобных гипотез, полностью находится в руках исследователя. Её качественный анализ, проводимый без использования ЭВМ (или, в крайнем случае, ЭВМ выступает в качестве «большого арифмометра», облегчающего только численное решение модели), претендует на выполнение объяснительной функции теории моделируемого класса систем. А так как эта функция является одной из наиболее важных, то многие исследователи считают, что аналитические модели и представляют собой собственно математическую теорию изучаемых объектов. Компактность представления имеющейся информации – это одна из наиболее сильных сторон аналитического моделирования. С другой стороны, аналитические модели и, главным образом, их анализ<sup>1</sup> оказываются весьма трудными для восприятия традиционными экологами, так как они требуют знания математики в значительно большем объеме, чем тот, который обычно получают биологи. Именно с этой точки зрения можно смело говорить о становлении специальной научной дисциплины – *математической экологии*.

<sup>1</sup> «Природе чужды понятия "вредности" и "полезности". Эволюционный процесс за многие миллионы лет выработал удивительную взаимную приспособленность всех живущих на Земле организмов друг к другу. Поэтому "борясь", например, с вредными животными, мы нарушаем экологическое равновесие в системе и возбуждаем в ней переходный процесс, будущее установившееся равновесие которого часто непредсказуемо... Все сказанное выше свидетельствует об актуальности проблемы исследования возможных стационарных состояний биологических популяций и их устойчивости» [Полуэктов, 1983, с. 5, 7].

При построении аналитических моделей, которые после эмпирико-статистических являются одними из наиболее широко используемых при исследовании биологических систем различных уровней биологической иерархии, можно выделить два основных подхода: построение феноменологических и потенциально-эффективных моделей сложных систем. В этой главе я рассмотрю некоторые аналитические модели экосистем, причем, основной упор сделаю на их концептуальной части.

Однако прежде приведу достаточно пространную серию высказываний **Р. Пёрла**<sup>2</sup> [Pearl, 1930, с. 407-408], которую с удовольствием цитировал **Г.Ф. Гаузе** (см., например, [Гаузе, 2002, с. 60-61]): «Почти в каждой области науки исследователь сталкивается с проблемой такого сорта: он имеет ряд наблюдений, обладающих определенной закономерностью и, с другой стороны, отклонения от этой закономерности. Совершенно очевидно, что он стремится выявить эту закономерность и уменьшить отклонения от нее. На основании своего опыта он уверен в том, что та закономерность, следы которой

он видит, действительно существует, и зависит от истинного закона соотношений между изучаемыми переменными, и что отклонения в значительной степени являются результатом случайных причин. Он хотел бы найти выражение по возможности точное, или, по крайней мере, приближающееся к точной закономерности, если таковая существует. Другими словами, требуется найти математическое выражение функциональной зависимости

между переменными... С самого начала надо указать, что, к сожалению, математике неизвестны методы, которые заранее могли бы сообщить, какая функция является лучшей для математического выражения данного ряда данных. Выбор правильной математической функции зависит от сочетания хорошей оценки и удачи. Правильная оценка в значительной степени зависит от большой практики. То, что мы называем удачей в этой области, имеет ту же самую основу. Человек, обладающий опытом в прикладной математике, сразу



**Пёрл Раймонд**  
(Raymond Pearl;  
1879-1940) –  
американский  
биолог, статистик.



**Гаузе Георгий  
Францевич**  
(1910-1986) –  
отечественный  
микробиолог,  
эколог (фото 1933 г.).

<sup>2</sup> В принципе, правильно транскрибировать эту фамилию как «Пёл или Пеэл [ˈpɛ:l]» (в крайнем случае, «Перл» или «Пёрл»; см. [Гиляров, 1990; Миркин, Наумова, 2003]), но в нашей научной литературе (в большей степени, усилиями математиков) закрепилась фамилия «Пирл» [Гиммельфарб и др., 1974; Базыкин, 1985, 2003 и др.]; я и сам приложил к этому некоторые «усилия» (см. [Пирл, Рид, 2006])...

видит, какой класс математических выражений будет похож на течение наблюдений. Кроме того, он знает, что внося столько констант в уравнение, сколькими наблюдениями он располагает, он получит кривую, точно проходящую через все точки, но в результате та цель, с которой это делалось, окажется недостигнутой, так как вместо того, чтобы подчеркнуть закон и уменьшить отклонения от него, он как раз подчеркнет отклонения и, наверное, потеряет все шансы нахождения закона... Математических функций с небольшим числом констант сравнительно немного... В общем, мы живем в мире организованном согласно сравнительно немногим и сравнительно простым математическим функциям. Какую из них мы выберем для описания определенной группы наблюдений, зависит, как уже говорилось, только от правильной оценки и опыта. Более высокого руководства не существует».

Все рассматриваемые далее модели роста популяции очень просты – они описывают монотонно (иногда, немонотонно) изменяющийся рост; они же являются основой для построения более сложных моделей взаимодействия популяций в биоценозе. Дальнейшее усложнение популяционных феноменологических моделей идет в различных направлениях путем учета все новых и новых особенностей моделируемых популяций. Поэтому изложению моделей динамики отдельных и взаимодействующих популяций предпослано небольшой раздел о некоторых механизмах функционирования этих популяций [Розенберг и др., 1999].

## 1. Некоторые механизмы разногодичной изменчивости популяций и сообществ

Кратковременные разногодичные колебательные изменения компонент экосистем объединены понятием «флуктуационная изменчивость» в отличие от необратимых сукцессионных изменений [Работнов, 1978]. Эти изменения сообществ давно привлекали внимание исследователей (например, *теория популяционных волн С.С. Четверикова* или *теория подвижного равновесия А.А. Еленкина* и *А.П. Ильинского*) и сейчас можно говорить о том, что описаны практически все основные механизмы колебаний отдельных популяций и сообществ в целом. Наиболее удачными из классификаций типов разногодичной изменчивости представляются классификация **Ю. Одума** [1975] и классификация флуктуаций **Т.А. Работнова** [1983]. Так, Одум различает:

- метеорологические (климатические) колебания,
- колебания в результате взаимодействия популяций,
- взаимодействия трофических уровней и
- случайные флуктуации.

Последний тип в той или иной степени присутствует во всех других типах колебаний и поэтому целесообразно рассматривать его как «вторую ось» классификации механизмов разногодичной изменчивости.



**Четвериков Сергей Сергеевич**  
(1880-1959) – отечественный генетик.



**Еленкин Александр Александрович**  
(1873-1942) – отечественный ботаник, альголог, лишенолог, бриолог, фитопатолог.



**Ильинский Алексей Порфирьевич**  
(1888-1945) – отечественный ботаник, геоботаник, ботанико-географ.



**Одум Юджин**  
(Eugene Pleasants Odum;  
1913-2002) – американский эколог.



**Работнов Тихон Александрович**  
(1904-2000) – отечественный ботаник, фитоценолог, популяционный эколог.

В соответствии с причинами возникновения флуктуаций, Работнов различает следующие пять типов для растительных сообществ:

- экотопические,
- антропогенные,
- зоогенные,
- фитопаразитарные и
- фитоциклические (последний тип флуктуаций следует расширить за счет изменений, связанных со взаимодействиями между растениями – фитоценоциклические).

Кроме того, колебательный характер носят и некоторые необратимые изменения растительности – в частности, *циклические сукцессии* [Работнов, 1983]. Поэтому классификацию флуктуаций Работнова в дальнейшем будем применять к колебательным процессам экосистем вне зависимости от величины временных интервалов между соседними колебаниями.

**Экотопические колебания.** Этот тип колебаний связан с изменениями по годам климатических, гидрологических и других условий экотопа. Такие изменения могут носить в большей или меньшей степени случайный характер. Рассматриваемые ниже примеры экотопических колебаний отдельных популяций и сообществ расположены по степени возрастания влияния «случайности» в динамике этих экосистем (см., например, [Куркин, 1976]).



**1.1. Периодические колебания.** На уровне популяции примером таких колебаний может служить возобновление ели красной (*Picea rubens*) на северных склонах Аппалачинских гор (Северная Америка [Уиттекер, 1980]). Развитие данной популяции связано с периодическими штормовыми ветровалами (почти периодические колебания с 200-летним периодом). Поддержание популяции происходит не за счет непрерывной репродукции, а «пульсирующе»: после взрывоподобного возобновления следует период роста и спелости с более или менее постоянным числом деревьев, а потом наступает одновременная гибель почти всей популяции в результате штормового ветровала.

Примером почти циклических колебаний сообществ являются изменения растительности речных пойм при меандрировании или фуракции русла, «колебания» тугайных лесов в условиях долин Средней Азии (леса из *Populus diversifolia* и других туранговых тополей разрушаются размыванием русла в возрасте 40-60 лет, за что получили название «кочующих» [Миркин, 1974]); аналогичные циклы отмечены для растительных сообществ горных рек Урала (период 70-100 лет [Попова, 1970]), по данным **Дж. Уивера** цикл изменений растительности в пойме р. Миссури составляет 800 лет (цит. по: [Миркин, 1974]).



**Уивер Джон**  
(John Ernst Weaver;  
1884-1966) –  
американский  
фитоценолог,  
ботаник,  
эколог.

**1.2. Случайные колебания.** Пример для популяций – динамика бородача венчатого (*Androgon scoparius*) в злаковых прериях штата Небраска в США [Уиттекер, 1980]. Данная популяция принадлежит к числу стойких доминантов прерии, флуктуирующих нерегулярно под воздействием климата (причем, в зависимости от засушливости года покрытие может меняться от 1 до 50%).

Динамика степных сообществ поймы р. Белой [Миркин, 1974] может рассматриваться в качестве примера климатогенных флуктуаций. Четыре изученных в течение четырех лет сообщества степного отрезка р. Белой отражали изменения метеорологической обстановки: они более или менее параллельно мезофитизировались и ксерофитизировались; причем, для степных участков мезофитизация вызывала увеличение разнотравности, а для луговых – злаковости. Многочисленные примеры климатогенных флуктуаций урожайности культурных посевов зерновых приводятся в различных монографиях агроэкологической направленности.

Так, в рассмотренных выше феноменологических моделях негласно предполагалось, что окружающая среда «ведет себя достаточно хорошо», т.е. она стационарна. Если предположить, что развитие популяции протекает в

периодической среде, то численность лимитированной популяции с течением времени будет стремиться к периодической кривой при любых начальных условиях [Гиммельфарб и др., 1974]. Это можно объяснить тем, что при помещении популяции в гомогенную, но периодически изменяющуюся среду, её реакция на изменение среды будет не линейна, т. е. на большие отклонения среды от оптимума популяция будет реагировать большим сокращением численности на единицу изменения среды. Введение стохастического фактора в детерминированную модель [Pool, 1977, 1989] также существенно изменяет качественную картину поведения популяции и может сделать это поведение неотличимым от хаотических колебаний.

**1.3. Скачкообразные (хаотические) колебания.** Примером служат колебания иван-чая (*Epilobium angustifolium*) в елово-пихтовых лесах Скалистых гор в США [Уиттекер, 1980]. Основным фактором, влияющим на динамику иван-чая, являются случайно возникающие пожары: популяция иван-чая бурно развивается на гарях, а в отсутствии пожаров сохраняется в угнетенном состоянии вдоль речек, на обвалах и пр.

Примером случайного и резкого воздействия на растительное сообщество может служить последствие поздней (в июне) снежной бури в субальпийской зоне штата Колорадо в США, в результате которой была сильно повреждена многолетняя травяная растительность и существенным образом изменилась вся экосистема (резкое уменьшение численности и полное исчезновение многих мелких млекопитающих животных и насекомых; см.: [Уиттекер, 1980]).

**Антропогенные, зоогенные и фитопаразитарные колебания.** Данные типы разногодичной изменчивости рассматриваются Т.А. Работновым в отдельности, а Ю. Одумом объединены в один тип взаимодействия трофических уровней. Для целей аналитического моделирования отдам предпочтение типу Одума, так как эти колебания достаточно сходны по своей природе: на популяцию растений или растительное сообщество оказывают влияние объекты другого трофического уровня (человек, животное или паразитарный консорт). Можно сделать еще одно (правда, более спорное) предположение: изменения растительности, вызываемые человеком (управляемые), являются более целенаправленными и потому – менее случайными, чем зоогенные и, тем более фитопаразитарные изменения. Таким образом, подобно тому, как для экотопических колебаний был задан градиент увеличения степени случайности, так и три данных типа разногодичной изменчивости растительности можно проиллюстрировать примерами увеличивающегося стохастического воздействия на фитоценозы.

**2.1. Периодические антропогенные воздействия.** Разумное хозяйствование предусматривает введение различных систем севооборота, пастбищеоборота внесения удобрений и т. д., что способствует более цикличному характеру изменений растительности. Вмешательство человека в экотопическое развитие растительности способно в ряде случаев уменьшить разрушительное влияние на фитоценозы «вредных» факторов среды (например, внесение удобрений в какой-то степени способно компенсировать влияние засухи [Куркин, 1976]).

**2.2. Случайные колебания под воздействием зоогенных компонентов.** Уже классическим стал пример зоогенной флуктуации, описанный **Е.М. Лавренко** и **А.А. Юнатовым** [1952] в степных фитоценозах Монголии: воздействие полевки Брандта (*Microtus Brandtii* Radde) на ковыль (*Stipa krylovii*). Грызуны почти полностью уничтожают дернины ковыля, что дает конкурентное преимущество злакам, в частности, – вострецу (*Elymus chinensis*). Когда пик развития полевки сменяется депрессией, происходит восстановление ковыля. Весьма значительную роль в динамике растительности лугов могут играть муравьи, подобные *Lasius flavus*, землероющая деятельность которых носит квазипериодический характер [Куркин, 1976].



**Лавренко  
Евгений  
Михайлович**  
(1900-1987) –  
отечественный  
ботаник, геоботаник,  
ботанико-географ;  
академик АН СССР.

**Юнатов  
Александр  
Афанасьевич**  
(1909-1967) –  
отечественный  
ботаник,  
эколог.



### **2.3. Скачкообразные (хаотические) фитопаразитарные колебания.**

Примером фитопаразитарных изменений растительности является массовое размножение паразитных грибов (например, ржавчины), в качестве паразитов могут рассматриваться и многочисленные насекомые. Весьма показательны в этом отношении вспышки массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolium sibiricus superans* Ts.) в темнохвойных лесах Приенисейской части Средней Сибири [А.С. Исаев и др., 2001].

Еще одним примером воздействия насекомых на популяцию растений являются хаотические колебания зверобоя (*Hypericum perforatum*), интродуцированного из Европы в западные районы США и ставшего главным засорителем пастбищ под воздействием завезенной также из Европы блошки (*Chrysolina quadrigemina*), питающейся зверобоем [Уиттекер, 1980]. За короткий срок блошки резко уменьшили численность зверобоя, доведя его до фактического уничтожения; однако этот сорняк не исчез полностью, а сохранил-

ся при незначительной численности в затененных участках лесов, где блошки не могут активно его потреблять (эффект укрытия от хищника).

Необходимо еще раз подчеркнуть, что данный градиент случайности при рассмотрении антропогенных, зоогенных и фитопаразитарных колебаний достаточно условен: можно привести множество примеров, когда «разумная» деятельность человека носит характер еще более стохастический, чем вспышки численности сибирского шелкопряда.

**Фито- и фитоценоциклические колебания.** Механизм этих колебаний связан с особенностями жизненного цикла отдельных популяций растений, ведущего к неравномерности распределения особей по возрастным группам, а также с различным характером взаимодействия между растениями в фитоценозе. Эти механизмы наиболее разнообразны и лишь часть из них рассматривается ниже. Однако общей чертой, позволяющей объединить столь различные механизмы в один тип колебаний, является реакция по *принципу отрицательной обратной связи*, которая может ограничивать наступление популяционных экстремумов путем замедления или ускорения репродукционных процессов.

**3.1. Колебания за счет неравномерности распределения особей по возрастным группам.** Особенности жизненного цикла многих видов растений таковы, что процессы обсеменения и приживания всходов или вегетационного размножения в разные годы происходят с различной интенсивностью. Хорошими примерами таких разногодичных изменений могут служить «клеверные годы» в луговых фитоценозах [Работнов, 1983] или динамика овсеца Шелля (*Helictotrichon schellianum*) в Попереченской степи Пензенской области [Чебураева, 1977]. Причем, все это приводит к «расслоению» популяции на группы особей различного возраста, а так как численность особей в каждой возрастной группе неодинакова, то при дальнейшей репродукции возникают колебания общей численности популяции, дифференцированной по возрастам.

**3.2. Эффект зависимости от плотности популяции.** Для однолетних одним из основных механизмов фитоциклических колебаний является изменение интенсивности репродукционных процессов в зависимости от плотности популяции. Причем, если «стратегия» популяции при превышении максимально возможной плотности в данном месте представляется достаточно очевидной (замедление репродукционных процессов из-за «перенаселенности» [Одум, 1975; Уиттекер, 1980]), то при падении численности популяции до нижней границы, после которой популяция почти наверняка погибнет, механизмы регуляции более разнообразны. Например, многолетние растения пустыни способны сбрасывать листья, ветви, снижать интенсивность физио-

логических процессов практически до нуля, т. е. впадать в состояние анабиоза. Еще один механизм регуляции при низкой численности популяции состоит в способности особей группироваться в особо благоприятных условиях, позволяющих пережить воздействие неблагоприятных факторов. Так, например, в условиях засухи распределение многих видов на остепненном лугу Южного Урала, как показал **С.И. Янтурин** [1978, 2004],



**Янтурин  
Сафаргали  
Искандерович**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
ботаник,  
эколог.

сменилось от нормального через пуассоновое к контагиозному, т. е. численность видов уменьшилась и они распределились в пространстве «пятнами» в соответствии, по-видимому, с почвенной мозаикой, что позволило им пережить эту засуху. Таким образом, в зависимости от плотности численность популяция будет носить колебательный характер.

**3.3. Колебания в результате конкуренции за ресурсы.** Фитоценоциклические колебания в основном определяются взаимодействием популяций растений в сообществе. Основным механизмом является внутривидовая и межвидовая конкуренция растений за свет, влагу, минеральное питание и пространство. Внутривидовая конкуренция осуществляется, чаще всего, через эффект зависимости от плотности популяции, рассмотренный выше. Примеры межвидовой конкуренции растений весьма многочисленны – хорошими обзорами экспериментальных исследований в этой области популяционной экологии растений являются работы **Д. Харпера** [Harper, 1977] и **Т.А. Работнова** [1998]. Отмечу, что межвидовая конкуренция в своей простейшей форме не является средством популяционного контроля и стабильности популяций: она зачастую ускоряет развитие одной популяции из конкурирующих в направлении к неустойчивости и гибели. Таким образом, наблюдать колебательные процессы при конкуренции в простейшей форме нельзя – в этом случае вступает в силу *принцип конкурентного исключения*



**Харпер Джон**  
(John L.  
Harper;  
1925-2009) –  
британский  
ботаник,  
эколог.

Гузе (примером такой «простой» конкуренции за свет может служить динамика сообщества с *Phragmites communis* и *Sanguisorba officinilis*, в котором крохотка в связи с её меньшей высотой в процессе роста получает настолько мало света, что её развитие почти полностью подавляется).

Наблюдаемые в природе колебания конкурирующих популяций объясняются более сложными механизмами. В частности, подобно эффекту ук-

рытия от хищника, можно говорить и об эффекте укрытия от более сильного конкурента (например, динамика некоторых видов растений, приспособленных к произрастанию на серпентинитах – почвах специфического химического состава [Уиттекер, 1980]), который приводит к возникновению устойчивой системы взаимодействующих видов. Стабилизирует систему одновременный учет внутри- и межвидовой конкуренции или учет конкуренции за несколько видов ресурсов (например, конкуренция *Lolium rigidum* и *Trifolium subterraneum* за свет и азот).

**3.4. Колебания в результате аллелопатических воздействий растений.** Взаимодействия растений не ограничиваются только конкуренцией за факторы среды («конкуренцией за пищу») – известен также широкий класс аллелохимических взаимодействий (путем выделения растениями тех или иных химических соединений). В фитоценологии особое место среди таких взаимодействий занимает *аллелопатия* – отрицательное влияние прижизненных выделений и продуктов разложения одних растений на рост других растений [Райс, 1978; Уиттекер, 1980; Матвеев, 1994]. Замечу, что аллелохимические взаимодействия нельзя рассматривать как форму непосредственного влияния одного растения на другое: метаболиты растений попадают в среду (воздух, воду, почву) и воздействуют на другие растения через её изменение. Классическим примером аллелопатического взаимодействия является «наступление» кустарников мягкого чапаралья (исп. *chaparral*, от *chaparro* – заросли кустарникового дуба; в нашем случае это заросли шалфея белolistного – *Salvia leucophylla*) на злаковниковые сообщества в Южной Калифорнии в США [Уиттекер, 1980]. Выделяемые в атмосферу этими кустарниками цинеол и камфара адсорбируются на частицах почвы в течение сухого периода и препятствуют прорастанию семян и подавляют рост видов злаковника в дождливое время. Это приводит к доминированию мягкого чапаралья; однако, в дальнейшем аллелопатические вещества становятся ингибиторами роста самого доминирующего кустарника, что приводит к «наступлению» злаковника на мягкий чапараль.

Ряд исследователей [Работнов, 1983; Миркин, Усманов, 1991] неоднократно подчеркивали, что роль аллелопатии во взаимодействии растений несравненно меньше, чем других типов взаимодействий (в частности, конкуренции за ресурсы среды); в процессе сопряженной эволюции организмов создавались «аллелопатически нейтральные» сообщества. Поэтому роль аллелопатии в колебаниях растительности следует учитывать лишь там, где в процессе деятельности человека появились и развиваются эволюционно несопряженные виды – рудеральные и местные виды на побережье Японии, эвкалипты в Южной Калифорнии и в Средиземноморье и т. д.

**3.5. Колебания при благоприятном влиянии одних видов растений на поглощение другими видами элементов минерального питания.** В силу сложившихся традиций под аллелопатией чаще всего понимают отрицательное взаимодействие растений. В природе наблюдаются и положительные аллелохимические взаимодействия. Так, обеспечение мха *Hylocomium splendens* азотом и зольными элементами происходит в основном за счет их содержания в воде, стекающей с крон хвойных растений (цит. по: [Работнов, 1983]). В результате того, что корни большинства растений окружены ризосферой, они способны концентрировать в почве некоторые минеральные вещества, которые поглощают другие растения: например, бобовые способны концентрировать азот, а люпин и гречиха, кроме того, – фосфор, и эти минеральные вещества потребляются произрастающими вместе с ними злаками. Строго циклический механизм такого взаимодействия [Turkington, Harper, 1979; Работнов, 1998] включал шесть экспериментально наблюдаемых фаз:

- сообитание клевера и райграса,
- усиление райграса и угнетение клевера (увеличение конкурентоспособности злака за счет потребления накопленного клевером азота),
- внедрение в сообщество нитрофильных видов и вытеснение ими райграса,
- снижение содержания азота в почве за счет его потребления нитрофилами и замена их олиготрофными видами,
- новое внедрение клевера в медленно растущие дернинки злаков-олиготрофов и, наконец,
- дополнение клевера райграсом и формирование их новой группировки.

Этот механизм приводит к почти циклическим колебаниям численности взаимодействующих видов – райграса и клевера.

Заканчивая рассмотрение примеров, приводящих к колебательным процессам фитоценологических систем, отмечу, что те или иные механизмы этих колебаний не действуют отдельно – колебания реальных фитоценологических объектов являются сложным продуктом взаимодействия различных механизмов. Так, экотопические колебания свойственны всем фитоценозам и остальные типы колебаний проявляются на их фоне; более того, причины экотопических колебаний также носят комплексный характер. Трансабиотические взаимоотношения (примеры 3.3-3.5) являются основой, на которую «накладываются» колебания, связанные с трофическими взаимоотношениями (примеры 2.1-2.3). Аллелопатия (3.4) всегда связана с конкуренцией (3.3) и часто трудно определить, какой же из механизмов вносит больший вклад в наблюдаемые колебания. Так, колебания популяции черного саксаула (*Haloxylon ammodendron* [Вавилин, Георгиевский, 1974, 1975]) представляют собой «наложение» колебаний конкуренции с осокой (*Carex physodes*), возрастной структуры и плотности популяции, т. е. сочетание примеров 3.1.-3.3;

колебания сосны в багульниково-сфагновых сосняках в процессе её возобновления [Комин, 1981, 1993] объясняется сочетанием экотопических и фитоденциклических механизмов, т. е. примерами 1.1.-1.3. и 3.1.-3.3.

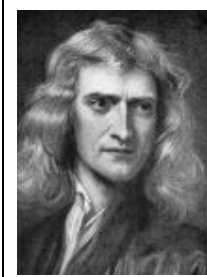
Однако, для построения аналитических моделей учет всех механизмов не обязателен: аналитические модели несут *только объяснительную функцию теории* и, следовательно, при их построении можно сознательно идти на «огрубление» моделируемой системы, выделяя лишь наиболее существенные факторы её динамики. Положенные в основу той или иной аналитической модели гипотезы могут выступать в качестве объяснения наблюдаемых в реальных популяциях или сообществах феноменов только в том случае, когда в результате анализа получены устойчивые колебания модельных характеристик, качественно соответствующие наблюдаемым в природе.

## 2. Феноменологические модели. Популяционный уровень

Феноменологические модели – это модели, построенные в результате непосредственного изучения системы и осмысления, протекающих в ней явлений; они представляют собой как бы эскиз моделируемой системы, в той или иной степени «похожий» на неё. Такими моделями являются все модели механики **И. Ньютона**, обобщившие тысячелетние усилия исследователей понять природу механических движений.

Сила феноменологических моделей, прежде всего, заключается в возможности компактного представления наших знаний об основных свойствах изучаемых объектов. Другой положительной чертой этих моделей является возможность дедуктивного вывода некоторых свойств из них, которые наблюдаются и у моделируемой системы.

Это создает иллюзию объяснения этих свойств (т. е. предполагается, что положенные в основу модели гипотезы непротиворечивы, а механизмы, которые они постулируют, действительно могут быть основой структуры или поведения изучаемой системы).



**Ньютон  
Исаак**  
(Sir Isaac  
Newton;  
1643-1727) –  
британский  
математик,  
механик,  
физик,  
астроном.

**Модели роста популяций (непрерывные).** Не будет преувеличением сказать, что математическая теория роста популяций была первой «на фронте» математизации биологии и на сегодняшний день продолжает оставаться одним из наиболее развитых разделов математической экологии.



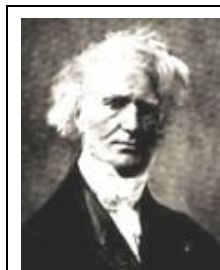
Очень трудно назвать «самого первого математического эколога»; однако, большинство специалистов сходятся в том, что таковым следует признать **Леонардо из Пизы**<sup>3</sup> – первого крупного математика средневековой Европы. В 1202 г. в своей выдающейся «Книге абака (Liber Abaci)<sup>4</sup>» он систематизировал значительную часть достижений античных и индийских математиков. Книга заметно повлияла на дальнейшее развитие математики в Западной Европе, содержала почти все арифметические и алгебраические сведения того времени, закрепила в Европе индусские (арабские) цифры и десятичную систему счисления; в этой же книге был описан знаменитый *ряд Фибоначчи*, как решение математической задачи о нахождении формулы размножения кроликов – числовая последовательность



**Леонардо из Пизы**  
(Leonardo Pisano,  
Леонардо Фибоначчи  
[Fibonacci];  
1180-1240) –  
итальянский математик.

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377....,

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377....,



**Бинэ Жак Филипп Мари**  
(Jacques Philippe Marie Binet;  
1786-1856) –  
французский математик,  
астроном.



**Мальтус Томас Роберт**  
(Thomas Robert Malthus; 1766-1834)  
– британский священник,  
демограф,  
экономист.

в которой каждое последующее число равно сумме двух предыдущих чисел ( $F_1=1, F_2=1, \dots, F_{n+1}=F_n + F_{n-1}$ ). Только в XIX в. **Ж. Бинэ** предложил формулу для явного вида задания  $F_n$  как функции от  $n$ , которая имеет такую асимптотику:  $F_n \approx \phi^n / \sqrt{5}$ , где  $\phi = (1 + \sqrt{5})/2 \approx 1,618$  известно как «золотое сечение» [Воробьев, 1984]. Таким образом, первая модель динамики численности популяции имела вид показательной функции.

<sup>3</sup> Более известен под прозвищем **Фибоначчи**, что, по одной версии, в переводе с итальянского означает «хороший сын родился» (Fibonacci – *Figlio Buono Nato Ci*), по другой – сын Боначчи (filius Bonacci). Фибоначчи иногда называли «Биголо» (Leonardo Bigollo), что означало «ни на что не годный» или путешественник, скиталец [<http://www.mcs.surrey.ac.uk/Personal/R.Knott/Fibonacci/fibBio.html>].

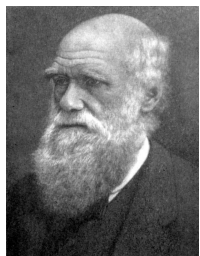
<sup>4</sup> Абак – счетная доска у древних греков и римлян, применявшаяся в Западной Европе вплоть до XVIII в. для арифметических вычислений.

Одна из первых непрерывных моделей динамики роста популяции принадлежит **Т. Мальтусу** [2007] и была опубликована в 1798 г.

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x, \quad x(t) = x_0 e^{\varepsilon t},$$

где  $dx/dt$  – скорость роста популяции,  $x(t)$  – некоторая характеристика популяции (например, численность или биомасса) в момент времени  $t$ ,  $\varepsilon$  – разница между коэффициентами рождаемости и смертности (коэффициент естественного прироста),  $x_0$  – характеристика популяции в начальный момент времени  $t = 0$ . Если  $\varepsilon < 0$ , то характеристика популяции стремится к нулю при  $t \rightarrow \infty$  (т.е. популяция вымирает); если  $\varepsilon = 0$ , то численность популяции остается неизменной с течением времени  $x(t) = x_0$ ; наконец, при  $\varepsilon > 0$  и  $x_0 \neq 0$  численность популяции неограниченно возрастает при  $t \rightarrow \infty$  (экспоненциальный рост). Многочисленные эксперименты с различными популяциями свидетельствуют о существовании достоверной отрицательной связи между  $\varepsilon$  и  $x$  (интересно, что единственная популяция, для которой установлена достоверная положительная корреляция этих величин, – популяция человека!).

*Модель Мальтуса* послужила одним из отправных пунктов для **Ч. Дарвина** и **А. Уоллеса** при создании теории эволюции видов [J. Murray, 2002, p. 2]; именно врожденная способность любой группы организмов неограниченно увеличивать свою численность (или биомассу) по экспоненциаль-



**Дарвин Чарльз**  
(Charles Robert Darwin;  
1809-1882) –  
британский врач,  
натуралист,  
чл.-корр. Императорской  
Санкт-Петербургской АН.

**Уоллес**  
**Альфред**  
(Alfred Russel  
Wallece;  
1823-1913)  
– британский  
натуралист,  
географ,  
антрополог.

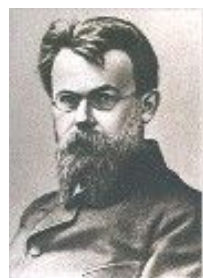


ному закону служит одной из основных предпосылок теории естественного отбора. Так, сам Дарвин [1939, с. 317] рассчитывал потенциальные возможности роста популяций разных организмов (по его оценкам, например, число потомков пары слонов – животных, размножающихся очень медленно, – через 750 лет должно было бы достигнуть 19 миллионов; цит. по: [Гиляров, 1990, с. 76]). Бактерия *Vacillus coli* делится каждые 20 минут; при такой скорости размножения по экспоненциальной модели роста достаточно 36 часов, чтобы этот одноклеточный организм покрыл весь земной шар сплошным слоем. А одна инфузория (*Paramecium caudatum*) могла бы за несколько дней произвести такое количество протоплазмы, которая по объему в 10 тысяч раз превысила бы объем земного шара [Дажо, 1975, с. 223]. Наконец, наибольшей

интенсивностью размножения на Земле отличается, видимо, гриб дождевик гигантский – каждый его экземпляр способен давать по 7,5 миллиардов (!) спор; если все споры «пойдут в дело», то уже во втором поколении объем дождевиков в 800 раз превысит объем нашей планеты... [Лапо, 1987, с. 49].

**В.И. Вернадский** называл этот процесс «давлением жизни» и образно сказал об этом **Николай Заболоцкий**:

*А ты подумал ли о том,  
Что в вашем веке золотом  
Любой комар, откладывая сто  
яичек в сутки,  
Пожрет и самого тебя,  
и сад, и незабудки?*



**Вернадский  
Владимир  
Иванович**  
(1863–1945) –  
отечественный  
естествоиспытатель,  
мыслитель; академик  
Императорской  
Санкт-Петербургской,  
Российской и АН СССР.

**Заболоцкий  
Николай  
Алексеевич**  
(1903-1958) –  
отечественный  
поэт,  
переводчик.



В экологии эта модель также продолжает использоваться – например, для оценки скорости кругооборота числа видов в сообществе в ходе сукцессии [Shugart, Hett, 1973; Исаев и др., 1984, 2001] или для процесса накопления фитомассы древостоя [Лиена, 1970] (правда, в последнем случае для большего соответствия модели реальной ситуации – нельзя увеличивать фитомассу до бесконечности, – задана эмпирическая зависимость  $\varepsilon$  от времени, причем,  $\varepsilon(t)$  уменьшается с ростом  $t$  от положительных до отрицательных значений). Число деревьев дуба белого (*Quercus alba*) в спелом дубово-гикориевом лесу, распределенных по возрастным классам с 50-летним интервалом [Уиттекер, 1980], демонстрирует неплохое соответствие модели Мальтуса со значением  $\varepsilon = -0,344$  и  $x_0 = 100\%$ . Еще один хорошо известный пример (см.: [Гиляров, 1990, с. 83-84]) экспоненциального роста популяции фазана (*Phasianus colchicus torquatus*), завезенного в 1937 г. на небольшой остров Протекшн (Protection Island; у северо-западного побережья США близ штата Вашингтон – 2 самца и 6 самок); уже через 6 лет популяция, начало которой дали 8 птиц, насчитывала 1898 особей.

Однако сфера «прямого» применения модели Мальтуса в экологии ограничена, так как она соответствует только определенным (чаще всего, начальным) фазам роста некоторых популяций (лабораторных или островных). «Данный принцип (*экспоненциального роста*. – Г.Р.) используется в экологии,

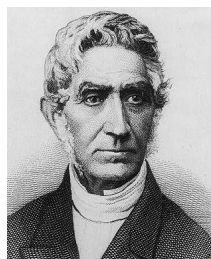
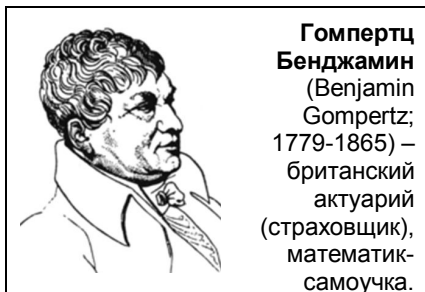
прежде всего, для того, чтобы охарактеризовать (причем количественно!) потенциальные возможности популяции к росту. Оценивая разность между той численностью, которая могла бы быть достигнута популяцией при сохранении в течение некоторого времени экспоненциального роста, и той, которая реально наблюдалась через это время, можно практически измерить интенсивность смертности (или эмиграции), а проанализировав информацию о динамике смертности, выявить и факторы, ограничивающие рост изучаемой популяции» [Гиляров, 1990, с. 77].

В 1825 г. **Б. Гомпертц** предложил новую модель уже ограниченного роста популяции [S. Chapman, 1976; Исаев и др., 1984, 2001; Петросян, Захаров, 1986, 1997; Суханов, Петропавловский, 1988; Недорезов, 1997; Kot, 2001] – модель Гомпертца:

$$\frac{dx}{dt} = -\varepsilon x \frac{\ln(x/K)}{\ln K},$$

$$x(t) = K \exp \left\{ \ln \frac{x_0}{K} \cdot \exp[-\varepsilon t / \ln K] \right\},$$

где  $K$  – предельное значение характеристики популяции, которое может быть достигнуто при её росте (емкость среды), т. е. при  $\varepsilon > 0$ . Эмпирические исследования роста различных популяций показали, что «насыщение» (достижение порога  $K$ ) для многих популяций наступает гораздо раньше, чем это следует из модели Гомпертца.



**Кетлэ Ламберт** (Lambert-Adolphe-Jacques Quetelet; 1796-1874) – бельгийский астроном, статистик; иностранный чл.-корр. Императорской Санкт-Петербургской АН

**Ферхюльст Пьер** (Pierre-Francois Verhulst; 1804-1849) – бельгийский математик, статистик, демограф.



После знакомства с работой Мальтуса, **Л. Кетлэ** и **П. Ферхюльст** также пришли к выводу о том, что на экспоненциальный рост следует «наложить» некоторые ограничения [Verhulst, 1838, 1845; Quetelet, Verhulst, 1850], что способствовало более реальному описанию роста численности населения в тот период. В 1920 г. эту модель вновь построили Р. Пёрл и **Л. Рид** [Pearl, Reed, 1920; Pearl, 1925; Пирл, Рид, 2006], а чуть позже она еще раз была «переоткрыта» [Lotka, 1925]. Сегодня эта модель известна как *модель Фер-*

хюльста–Пёрла (логистическая кривая<sup>5</sup>, иногда называемая *S*-образной кривой [Розенберг, 20066]):

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\epsilon x}{K} (K - x) = \epsilon x \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad x(t) = K \left[1 + (K/x_0 - 1)e^{-\epsilon t}\right]^{-1}.$$

Эта модель с момента её появления вызывала повышенный интерес<sup>6</sup> и критику (от феноменологических основ до возможности описания реальных экологических ситуаций [Гаузе, Алпатов, 1930; M. Olson et al., 1992; Алексеев и др., 1992; Getz, 1996; J. Murray, 2002; Vandermeer, Goldberg, 2003; А. Александров и др., 2006; Недорезов, Утюпин, 2011; Шитиков и др., 2011 и др.]). Далее рассмотрю лишь два парадокса данной модели [Gabriel et al., 2005].



**Рид Ловелл** (Lowell J. Reed; 1886-1966) – американский биостатистик (термин Рида).

Первый из них – это **парадокс Левинса** (см. [Levins, 1966, 1968; Hutchinson, 1978]): так как  $dx/dt$  должно расти с ростом  $x$ , то для  $x > K$  значение  $\epsilon$  должно быть отрицательным. Этот парадокс разрешается путем использования следующего условия:  $K$  и  $\epsilon$  должны иметь одинаковый знак [Gabriel et al., 2005, p. 148], что вытекает из рассмотрения оригинальной фор-

<sup>5</sup> П. Ферхюльст не объяснил предложенного им термина «логистическая кривая», но, поскольку во французском языке того времени слово «logistique» воспринималось как «искусство вычисления», считается [Гиляров, 1990, с. 86], что он хотел этим подчеркнуть возможность вычисления предельной численности популяции и времени её достижения. Это логистическое уравнение занимает «уникальное и очаровательное [fascinating] место в развитии экологических взглядов.., оно было и остается краеугольным камнем эмпирической и теоретической экологии» [Gabriel et al., 2005, с. 147]. Здесь же замечу, что, по-видимому, одним из первых на универсальность этого уравнения обратил внимание Л.Д. Ландау [1942; Хлебопров, 1982, с. 34].

**Ландау [Дай] Лев Давидович** (1908-1968) – отечественный физик-теоретик, лауреат Нобелевской премии (1962 г.); академик АН СССР.



<sup>6</sup> Моделей с логистической кривой в основе – огромное множество; здесь лишь укажу на интересную трактовку этой кривой в одной из моделей динамики развития численности человечества [Еськов, 2008].

мулировки модели Ферхюльста:  $\frac{dx}{dt} = ax - bx^2$ , где  $a > 0$  и  $b > 0$ ;  $\varepsilon = a$  и

$K = a/b$ ; тогда  $b = a/K = \varepsilon/K$ , отсюда следует «одинаковость» знаков  $K$  и  $\varepsilon$ .



**Левинс Ричард**  
(Richard [Dick]  
Levins;  
г.р. 1930) –  
американский  
математик,  
эколог.



**Гинзбург Лев Рувимович**  
(Lev R. Ginzburg;  
г.р. 1945) –  
отечественный,  
американский  
математик, эколог.

Второй – **парадокс Гинзбурга** [Ginzburg, 1992a; Ginzburg, Colyvan, 2004], который ввел дополнительный член  $\mu x$  ( $\mu > 0$ ) в уравнение логистического роста и интерпретировал его как влияние смертности популяции:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \mu x.$$

При этом,  $\mu < \varepsilon$ , что «не согласуется с нашим интуитивным представлением об устойчивом равновесии» [Ginzburg, 1992a, p. 133]. Если, как это сделал Л.Р. Гинзбург, учесть

эту «дополнительную» смертность в коэффициенте  $\varepsilon^* = (\varepsilon - \mu)$ ,

$$\frac{dx}{dt} = (\varepsilon - \mu) \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

то и тогда для  $x > K > 0$  получаем  $\mu < \varepsilon$ . Как и в случае разрешения парадокса Левинса, рассматривается оригинальная формулировка модели Ферхюльста [Gabriel et al., 2005]:

$$\frac{dx}{dt} = (a - \mu)x - (b - \delta)x^2;$$

единственный способ поддерживать положительное значение  $K$  и соотношения  $\varepsilon = a$  и  $K = a/b$  – это заменить  $b^* = (b - \delta)$ , где  $0 < \delta < b$  и  $\delta = \mu b/a$ . Тогда  $dx/dt = ax - bx^2 - \mu x + \mu b x^2/a$ .

Теперь легко видеть, что учет дополнительной смертности во втором уравнении Гинзбурга «складывается» из двух членов:  $-\mu x$  (всегда отрицательно) и  $+\mu b x^2/a$  (всегда положительно); также очевидно, что  $\mu b x^2/a = (x/K)\mu x > \mu x$ , когда  $x > K$  (дополнительная смертность положительна). Эта ситуация иллюстрируется вербальным примером [Gabriel et al., 2005, p. 150], когда дополнительная смертность в растущей по экспоненте популяции ( $ax$ ) «складывается» из, например, каннибализма ( $bx^2$ ) и воздействия какого-нибудь хищника ( $\mu x$ ); эффект каннибализма «ослабляется» за счет члена ( $\mu b x^2/a$ ). Для больших  $x$  ( $x > K$ ) и  $K = a/b$  имеем, что  $\mu b x^2/a = \mu x (bx/a) = \mu x (x/K) > \mu x$ . Таким образом, парадокс Гинзбурга разрешается через приведенные выше ограничения на параметры  $K$  и  $\varepsilon$ .

В начале 90-х годов Гинзбург выступил инициатором интересной дискуссии об уравнении логистического роста и его возможностях при разно-

го рода эволюционных интерпретациях [Ginzburg, 1992a,b, 1993; Olson et al., 1992; Turchin et al., 1993], заявив, что, по его мнению, «логистическое уравнение, особенно в его общей параметризированной форме, оказало одну из самых плохих услуг (disservices) теоретической экологии» [Ginzburg, 1992a, p. 133]. Причина – в отмеченном выше *парадоксе Гинзбурга*, связанном с особенностями интерпретации параметров этого уравнения (фактически, невозможность характеризовать «ε-независимость равновесия»). Иными словами, может ли логистическое уравнение роста популяции использоваться для того, чтобы показать, что популяция с более высокой смертностью достигает того же самого равновесия, как и популяция с более низкой смертностью, только более медленно. Анализ этой дискуссии оставляет впечатление «общения глухонемых»: в конце концов, начинает обсуждаться не сама классическая модель логистического роста, а модели её «совершенствующие», т. е. совсем другие модели, с другими гипотезами в своем основании и, соответственно, с другими областями их использования (прямое проявление *принципа множественности моделей* сложных систем; см. главу 1, раздел 5).

Модель Ферхюльста–Пёрла может быть записана и в общем виде:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x [1 - \varphi(x)],$$

где  $\varphi(x)$  – зависимость интенсивности лимитирования от численности (т. е. от самой моделируемой характеристики). В частности, при  $\varphi(x) = x/K$  получаем модель Ферхюльста–Пёрла. При моделировании роста конкретных популяций, возможно, другое задание вида функции  $\varphi(x)$ , которое лучше (с точки зрения исследователя) описывает реальную кривую роста популяции. Все эти выражения должны обладать двумя основными свойствами [Гимельфарб и др., 1974]:

- $\varphi(0) = 0$  (лимитирование отсутствует при малой численности популяции) и
- $d\varphi/dx > 0$  (лимитирующее воздействие нарастает с ростом численности популяции).

Подробный анализ таких выражений (часто достаточно сложных, описывающих весьма тонкие механизмы воздействия на рост популяции) содержится в монографии **К. Уатта** [1971]. Однако, как отмечается в ряде работ (см., например, [Гиммельфарб и др., 1974, с. 48-49]) «усложнение модели введением нелинейной функции  $\varphi(x)$  не приводит к принципиально новым результатам. Однако такое усложнение может быть полезно при анализе конкретного биологического эксперимента». Например, при анализе связи между ростом листьев моркови и погодными условиями [Austin et al., 1964] использовалось следующее степенное представление функции  $\varphi(x)$ :

$$\varphi(x) = (x/\gamma)^\alpha,$$



где  $\alpha$  и  $\gamma$  – некоторые положительные константы, отражающие лимитирующее влияние на рост погодных условий. Логистическое уравнение с такой функцией  $\varphi(x)$  часто называют *уравнением роста Чепмена–Ричардса*<sup>7</sup> [Richards, 1959; D. Chapman, 1961] и используют как для описания роста отдельных особей, так и популяции в целом (см., например, [Карманова, Иванов, 1971; Kot, 2001; C. Williams, 2002; Karkach, 2006]).



**Уатт Кеннет**  
(Kenneth Edmund Ferguson Watt; г.р. 1929) – канадский, американский зоолог, эколог.

**Чепмен Дуглас**  
(Douglas George Chapman; 1920–1996) – американский математик, статистик.



**Модели роста популяций (дискретные).** Дискретным аналогом экспоненциального роста по Мальтусу является *матричная модель Лесли* [Leslie, 1945, 1948; Pielou, 1969, 1974; Hansen, 1989; Crowcroft, 1991]<sup>8</sup>, анализу которой посвящена обширная литература (назову лишь несколько монографических работ, появившихся в последнее время [Quinn, Deriso, 1999; Исаев и др., 2001; Caswell, 2001; Vandermeer; Goldberg, 2003; Banks et al., 2006; Mosimanegape, 2007] и др.).

Пусть  $x_i(k)$ ,  $i = \overline{1, n}$  – численность особей популяции в  $i$ -ой возрастной группе в дискретные моменты времени  $k$ . Процессы размножения, гибели и перехода особей из одной возрастной группы в другую могут быть формализованы следующим образом. Первоначально установим, каким образом состояние популяции в момент времени  $k + 1$  зависит от состояния в момент времени  $k$ . Численность первой группы ( $k = 1$ ) представляет собой число новорожденных потомков всех остальных



**Лесли Патрик**  
(Patrick H. Leslie; 1890–1974) – британский эколог.

<sup>7</sup> **Ричардс Френсис** (Francis John Richards; 1901–1965) – британский ботаник, физиолог растений.

<sup>8</sup> Сходные модели были предложены даже несколько ранее [Bernardelli, 1941; Lewis, 1942], на что указывается в целом ряде работ [Kot, 2001; Banks et al., 2006; Mosimanegape, 2007].



ных групп за единичный интервал времени; считается, что особи некоторой возрастной группы производят потомков прямо пропорционально численности особей в этой группе:

$$x_1(k+1) = \sum_{i=1}^n f_i x_i(k),$$

где  $f_i$  – коэффициент рождаемости  $i$ -ой возрастной группы. Если обозначить через  $d_j < 1$  коэффициент выживаемости при переходе от возрастной группы  $j$  к группе  $j+1$ , то можно записать  $n-1$  соотношение вида

$$x_{j+1}(k+1) = d_j x_j(k), \quad j = \overline{1, n-1}.$$

Тогда, объединяя эти выражения, можно записать систему  $n$  разностных уравнений, представляющих собой дискретную модель возрастного состава популяции; в векторно-матричной форме имеем

$$\mathbf{x}(k+1) = L \cdot \mathbf{x}(k), \quad (1)$$

где  $\mathbf{x}(k) = \{x_i(k)\}$  – вектор численностей отдельных возрастных групп,

$$L = \begin{vmatrix} f_1 & f_2 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ d_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & d_{n-1} & 0 \end{vmatrix}$$

– матрица коэффициентов рождаемости и выживаемости.

Прежде всего, матрица Лесли  $L$  является неотрицательной (все её элементы неотрицательны). Для того, чтобы матрица Лесли была неразложима (т.е. никакой перестановкой строк и соответствующих столбцов она не могла быть приведена к виду

$$L = \begin{vmatrix} A & 0 \\ C & B \end{vmatrix},$$

где  $A$  и  $B$  – квадратные подматрицы), необходимо и достаточно, чтобы  $f_n \neq 0$ . Биологически это условие означает, что в качестве  $n$  выступает не максимально возможный, а наибольший репродуктивный возраст особей. Характеристическое уравнение системы (1) имеет следующий вид:

$$P(\lambda) = \|L - \lambda E\| = \lambda^n - f_1 \lambda^{n-1} - f_2 d_1 \lambda^{n-2} - f_3 d_1 d_2 \lambda^{n-3} - \dots - f_n \prod_{i=1}^{n-1} d_i = 0, \quad (2)$$

где  $E$  – матрица с единицами на главной диагонали, а все остальные её члены равны нулю.

Так как матрица  $L$  неотрицательна и неразложима, то в соответствии с теоремой **Перрона–Фробениуса** (*Perron's–Frobenius theorem* [Гантмахер, 1988; Хорн, Джонсон, 1989]) характеристическое уравнение имеет действительное положительное характеристическое число (максимальное среди всех остальных характеристических чисел; *перронов корень* или *доминантное собственное число*), являющееся простым корнем этого уравнения. Кроме того, так как  $f_n \neq 0$ , то характеристическое уравнение не имеет нулевых корней. Из этого следует, что асимптотическое решение системы (1) для достаточно больших  $k$  будет определяться собственным числом  $\lambda_1$  (максимальным из всех) и соответствующим ему собственным вектором  $b_1$  матрицы Лесли:

$$x(k) \approx c_1 b_1 \lambda_1^k,$$

где  $c_1$  – некоторая постоянная, зависящая от координат начального распределения вектора  $x(0)$ .

Если  $\lambda_1 > 1$ , то популяция растёт ( $x(k)$  увеличивается с ростом  $k$ ); если  $\lambda_1 < 1$ , то популяция гибнет; наконец, если  $\lambda_1 = 1$ , то общая численность популяции асимптотически стремится к постоянной величине. Нетрудно показать, что  $P(1) < 0$  из выражения (2) эквивалентно выражению  $\lambda_1 > 1$ , т.е. условию роста популяции; аналогично  $P(1) > 0$  соответствует гибели, а  $P(1) = 0$  – стационарной численности популяции. Таким образом, по виду матрицы  $L$  без определения максимального собственного значения  $\lambda_1$ , можно делать качественные выводы о характере моделируемой популяции во времени. Еще раз отмечу, что недостаток модели Лесли (1) аналогичен недостатку модели Мальтуса – это неограниченный рост популяции при  $\lambda_1 > 1$ , что соответствует начальным фазам роста лишь некоторых популяций.

В монографиях **Ю.М. Свирежева** и **Д.О. Логофета** [1978], **Х. Касвелла** [Caswell, 1989; Логофет, 2002б] и **Д.О. Логофета** [Logofet, 1993] приводятся доказательства ряда теорем об условиях существования асимптотической периодичности решения системы (1). В частности, простым достаточным условием для существования периода общей численности служат выражения  $\lambda_1 > \max \{ d_1, d_2, \dots, d_{n-1} \}$  или  $\lambda_1 < \min \{ d_1, d_2, \dots, d_{n-1} \}$ . Таким обра-

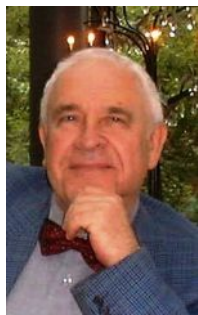


**Перрон Оскар**  
(Oskar Perron;  
1880-1975) –  
немецкий  
математик.

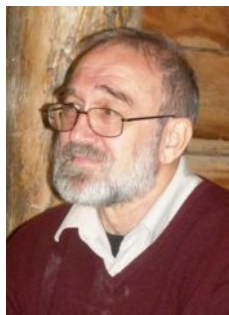


**Фробениус Фердинанд**  
(Ferdinand Georg  
Frobenius;  
1849-1917) –  
немецкий  
математик.

зом, существование периодичности модельных траекторий существенно зависит от выбора временного шага модели – укрупнив временные интервалы так, чтобы возрастные группы с ненулевой рождаемостью оказались соседними, можно избежать цикличности. С другой стороны, для популяций жизненный цикл организмов которых заканчивается единственным репродуктивным актом ( $f_1 = f_2 = \dots = f_{n-1} = 0$ ,  $f_n \neq 0$ ), модель Лесли может дать только асимптотически циклические траектории.



**Сви́режев  
Юрий Михайлович**  
(1938-2007) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Логофет  
Дмитрий Олегович**  
(г.р. 1947) –  
отечественный  
математик, эколог.



**Касвелл Хал**  
(Hal Caswell;  
г.р. 1948) –  
американский зоолог,  
эколог, математик.

Несмотря на то, что модель Лесли построена на достаточно жестких постулатах (разбиение популяции на возрастные классы одинаковой длительности, равной шагу модели по времени, – не всегда это удобно и выполнимо), нельзя сказать, чтобы очень широко, но она использовалась в экологических исследованиях, что позволило получить достаточно интересные качественные результаты. Так, например, с использованием этой модели (и некоторых её модификаций; см. далее) была исследована возрастная структура сосны *Pinus sylvestris* в Шотландии [Usher, 1966, 1969, 1972], пикши (*Melanogrammus aeglefinus* L.) в Северной Атлантике [Hayes, 2000], популяции тура (*Capra caucasica*) в Кавказском заповеднике [Ромашин, 2001]; с помощью модели Лесли были решены и некоторые задачи управления численностью и возрастным составом популяций [Зубер и др., 1972; Mendelsohn, 1976; Гурман, 1978а,б; Абакумов, 1981].

Модель Лесли лежит в основе формализации *закона стабильности возрастной структуры Лотки* [Lotka, 1925] – любая природная популяция стремится к установлению стационарного состояния возрастной структуры (т.е. для популяции существует некоторый стабильный тип распределения организмов по возрастам и реальное состояние колеблется вблизи этого распределения, возвращаясь к нему в тех случаях, когда происходят незначительные его нарушения вследствие посторонних воздействий).

Исходя из того, что гораздо чаще особей можно классифицировать не по возрасту, а по каким-либо иным наблюдаемым или измеримым признакам (например, по линейному размеру или стадии развития), через 20 лет после модели Лесли, появилась её первая значимая модификация, названная *моделью Лефковича* [Lefkovitch, 1965]. **Л. Лефкович** предложил использовать последовательные стадии развития организма (различной, вообще говоря, длительности) как основание для классификации особей. Если допустить, что за один шаг по времени некоторая фиксированная доля  $r_s \geq 0$  ( $s = \overline{1, n}$ ) особей в стадии  $s$  не переходит в следующую стадию, а остается в прежней, то матрица Лефковича принимает (в прежних обозначениях) следующий вид [Логофет, Клочкова, 2002; Vandermeer, Goldberg, 2003; Логофет, Белова, 2007; Logofet, Belova, 2008]:

$$L_L = \begin{pmatrix} f_1 + r_1 & f_2 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ d_1 & r_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & d_{n-1} & r_n \end{pmatrix},$$

где  $0 < d_i + r_i \leq 1$  – по смыслу, коэффициенты дожития и задержки в стадиях ( $i = \overline{1, n}$ ,  $d_n = 0$ ). Это означает, в частности, что некоторая ненулевая (хотя и малая) часть популяции «продолжает жить», согласно уравнению (1), бесконечно долго (качественная неадекватность).

Несмотря на это, модель Лефковича вызвала широкое использование матричных моделей динамики популяций с дискретной стадийной (в обобщенном смысле) структурой (см., например, [Usher, 1972; Caswell, 1989; Getz, Naight, 1989; Silva et al., 1991]).

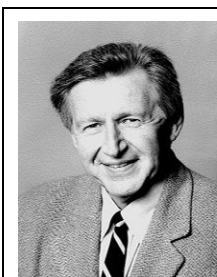
Дальнейшее развитие «матричного подхода» в моделировании роста популяций пошло в двух направлениях. *Первое*, в уравнении (1) стали «превращать» вектор  $x(k)$  в матрицу  $X(k)$ , учитывая в ней не только дискретное время  $k$ , но и численности групп особей, размеры, другие демографические параметры и пр. Тогда, уравнение (1) принимает такой вид:

	
<p><b>Лотка Альфред</b> (Alfred James Lotka; 1880-1949) – американский биофизик, эколог.</p>	<p><b>Лефкович Леонард</b> (Leonard P. Lefkovitch; 1929-2010) – канадский математик, эколог</p>

$$X(k+1) = LG \cdot X(k),$$

$$LG = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_{n-1} & F_n \\ D_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & D_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & D_{n-1} & 0 \end{pmatrix},$$

где  $LG$  – *матрица Гудмена* [L. Goodman, 1969], в которой на месте прежних скалярных возрастно-специфичных элементов матрицы  $L$  оказываются  $(m \cdot m)$ -блоки-матрицы, отражающие учет в модели размеров, численности и



**Гудмен Лео**  
(Leo A. Goodman;  
г.р. 1928) –  
американский  
математик,  
статистик,  
социолог.

других  $m$  параметров возрастных групп особой популяции. Теорема Перрона–Фробениуса, в этом случае, также применима и гарантирует (при соблюдении соответствующих условий) существование доминантного собственного числа  $\lambda_1$  и соответствующего перронава вектора, к которому сходятся все траектории этой модели.

Пример использования матрицы Гудмена дает анализ возрастной структуры монокарпного вида ворсянки *Dipsacus fullonum* (вид цветет один раз и лишь по достижению определенного размера), причем подчеркивается, что «если все элементы матрицы Гудмена зависят от возраста, но не от размера, то численности, предсказанные в каждом возрастном классе, идентичны численностям соответствующей матрицы Лесли» [R. Law, 1983, с. 228]. Еще один пример относится к популяции северных оленей, в практике эксплуатации которых соблюдалось следующее правило: слабейшие животные изымаются в первую очередь. В матричной модели оптимальной эксплуатации такой популяции (см. [Csetenyi, Logofet, 1989]) дополнительная структура была основана на физиологическом статусе особей: в каждом из  $n = 17$  годичных возрастных классов олени могли иметь один из  $m = 3$  статусов: «слабый», «средний» или «сильный», которые менялись в зависимости от условий зимовки.

Второе направление модификации модели Лесли – модификация собственно матрицы  $L$ . Например, матрицу Лефковича обобщает *матрица Логофета* [Логофет, 2002а; Клочкова, 2004; Логофет, Белова, 2007, с. 160]:

$$Lo = \begin{pmatrix} f_1 + r_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ a_{21} & r_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ a_{31} & a_{32} & r_3 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 \\ a_{n-1,1} & a_{n-1,2} & a_{n-1,3} & \dots & r_{n-1} & 0 \\ a_{n,1} & a_{n,2} & a_{n,3} & \dots & a_{n,n-1} & r_n \end{pmatrix},$$

где  $f_i \geq 0$  ( $i = \overline{2, n}$ ) и  $0 \leq f_1 + r_1$ ,  $r_i$  ( $i = \overline{2, n}$ ),  $a_{pq}$  (индексы  $p$  и  $q$  таковы, что все  $a_{pq}$  находятся под главной диагональю матрицы  $Lo$ )  $\leq 1$  – демографические показатели; биологический смысл показателей  $a_{pq}$  – стадии развития особей популяции (например, от виргинильной через генеративную к сенильной [Работнов, 1983]). Иными словами, матрица Логофета учитывает и хронологический возраст, и стадии развития: за один шаг по времени возраст изменяется у всех живых особей, и потому ни одна из них не может сохранить своё текущее состояние (этим преодолевается артефакт матрицы Лефковича – бесконечно долго живущая часть популяции). Для матрицы Логофета построено выражение, сходное с уравнением (2) [Клочкова, 2004; Логофет, Белова, 2007; Logofet, Belova, 2008], что позволяет легко оценивать скорость воспроизводства популяции, не прибегая к вычислениям собственных значений соответствующих матриц.

Наконец, подобно тому, как была модифицирована модель Мальтуса с учетом ограничений роста П. Ферхюльстом и Р. Пёрлом с коллегами, можно «откорректировать» и модель Лесли. Учет в динамике популяции факторов, зависящих от численностей возрастных групп, приводит от модели (1) к модели общего типа:

$$x(k+1) = L_{x(k)} \cdot x(k), \quad (3)$$

где элементы матрицы  $L_{x(k)}$  являются функциями вектора численности  $x(k)$ .

Исследование динамической системы (3), естественно, сходно с анализом системы (1). Так, равновесие ищется как решение уравнения [Свирижев, Логофет, 1978, с. 81]  $x^* = L_{x^*} \cdot x^*$ ,  $x^* > 0$ , которое означает, что существует такой вектор  $x^*$ , что матрица  $L_{x^*}$  обладает единичным собственным значением; тогда  $x^*$  – собственный вектор, соответствующий этому значению. Для некоторых классов таких задач доказаны теоремы, обобщающие результаты теоремы Перрона–Фробениуса [Гантмахер, 1988], но совершенно очевидно, что нахождение собственных векторов системы (3) будет полностью зависеть от выбора вида функций в  $L_{x(k)}$ .

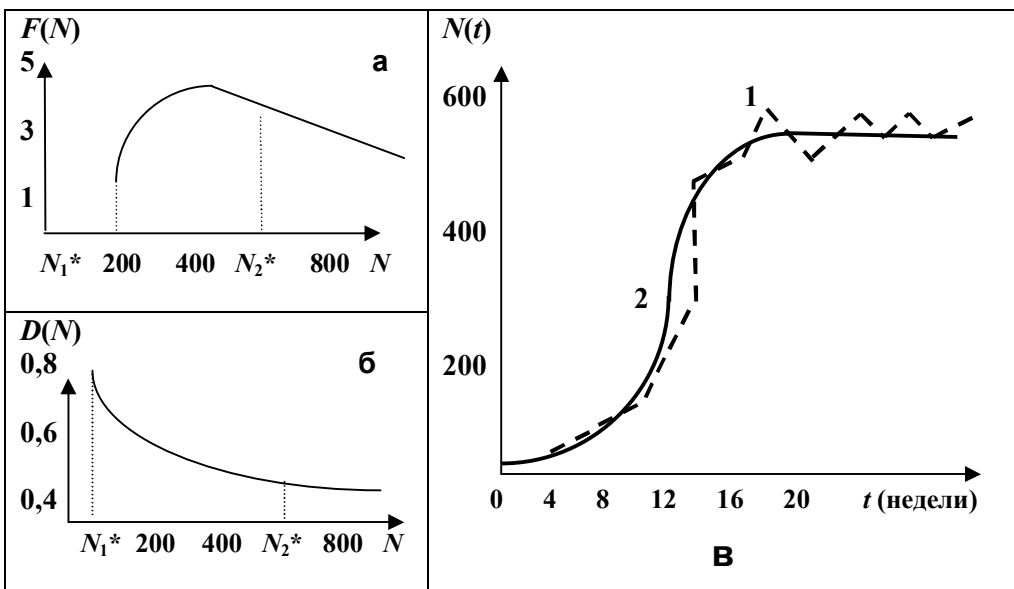
В качестве примера работоспособности модели (3) приведу модель динамики лабораторной популяции тропической ногохвостки (коллембола

*Flosomia candida* [Beddington, 1974; Свирежев, Логофет, 1978]), которая была разделена на 4 недельных возрастных класса; модель имеет вид:

$$\begin{bmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ x_4(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & F(N) & F(N) \\ D(N) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & D(N) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & D(N) & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ x_4(t) \end{bmatrix}, \quad (4)$$

где рождаемость [  $F(N)$  ] и выживаемость [  $D(N)$  ] являются функциями общей численности  $N$  и имеют характер, наблюдавшийся в экспериментах, который представлен на **рис. 5.1а,б** и описывается следующими регрессионными зависимостями:

$$F(N) = a \ln(N) + b (\ln(N))^2 + c, \\ D(N) = d - e \ln(N),$$

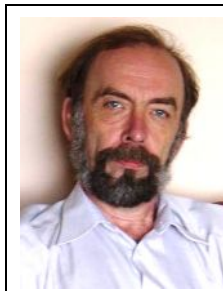


**Рис. 5.1.** Зависимость рождаемости (а) и выживаемости (б) от общей численности и динамика (в) реальной (1) и прогнозируемой (2) общей численности лабораторной культуры коллемболы *Folsomia candida*

где  $a = 18,53$ ,  $b = 1,74$ ,  $c = 44,04$ ,  $d = 1,35$ ,  $e = 0,14$  – константы этих уравнений. При этих значениях констант, модель (4) имеет две положительные точки равновесия:  $N_1^* \approx 41,13$  и  $N_2^* \approx 596,45$ , которым соответствуют равно-

весные распределения  $x_1^*$  и  $x_2^*$ . Дальнейший анализ показал [Beddington, 1974], что в первом случае равновесие неустойчиво, а во втором – колебательно асимптотически устойчиво. Эти теоретические выводы подтверждены и экспериментально (см. **рис. 5.1в**). Таким образом, даже простейшие допущения модели (4) позволяют получить качественно адекватную картину динамики популяции.

На сегодняшний день имеется большое число модификаций модели Лесли, которые учитывают те или иные механизмы динамики популяций (кроме уже рассмотренных, это дискретные матричные модели с непрерывным временем и непрерывным возрастным распределением, с учетом половой структуры и пр.). Достаточно подробный обзор этих моделей можно найти в монографии **Л.В. Недорезова** [1997]. Проиллюстрирую возможность использования классической модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля (*Helictotrichon schellianum*) [Чебураева, 1977; Розенберг, 1982, 1984].



**Недорезов  
Лев  
Владимирович**  
(г.р. 1951) –  
отечественный  
математик,  
энтомолог,  
эколог.

**Пример 5.2.1. Модель динамики популяции овсеца Шелля.** Овсец Шелля – рыхлокустовый, мелкодерновинный злак северных луговых степей. Распределение численности особей по возрастным группам было достаточно подробно исследовано в Попереченской степи Пензенской области **А.Н. Чебураевой**, [1977] на общей площади 50 м<sup>2</sup> в различные годы (1970-1974 гг.). Ежегодно учеты особей овсеца проводились на 200 площадках 0,5x0,5 м; столь большая повторность наблюдений позволяет считать полученные оценки численности особей в каждой из 9 возрастных групп достаточно устойчивыми.



**Чебураева  
Анна  
Николаевна**  
(г.р. 1943) –  
отечественный  
ботаник,  
эколог.

Прежде всего, отмечу, что практическая реализация определения столь дробного возрастного спектра ценопопуляции осложнена «размытостью границ» между большей частью возрастных групп. Так, считается [Работнов, 1974], что реально можно различать не более четырех возрастных состояний. Более того, при рассмотрении шкалы возрастных состояний как некоторой особой формы учета онтогенетического времени, подчеркивается, что «мы принимаем интервалы между соседними возрастными состояниями,



равными друг другу» [Уранов, 1975, с. 22]. Однако использованные для моделирования первичные данные не отвечают этому требованию [Чебураева, 1977, с. 22-23]: «у овсеца Шелля обнаружена поливариантность развития особей в онтогенезе, а именно при неблагоприятных погодных условиях особи минуют отдельные возрастные состояния, что приводит к значительному сокращению длительности онтогенеза в целом... Темпы развития особей овсеца неодинаковы в разные периоды онтогенеза. Во второй половине большого жизненного цикла наблюдается некоторое замедление темпов развития, что приводит к накоплению в популяции старых растений». Исходя из этого, а также учитывая, что данный пример носит в известной степени иллюстративный характер, я взял на себя смелость «подкорректировать» исходные данные (см. табл. 5.1), объединив некоторые возрастные группы.

Таблица 5.1.

**Абсолютная и относительная численности ценопопуляции овсеца Шелля для различных возрастных групп**

Год	Проростки, прегенеративные и генеративные особи		Постгенеративные особи				Общая численность
			субсенильные		сенильные		
	абсолютные	%	абсолютные	%	абсолютные	%	
1970	386	67	149	26	38	7	573
1971	145	47	99	32	62	21	306
1972	43	70	12	20	6	10	61
1973	139	46	127	42	38	12	302
1974	84	37	56	39	4	2	144
Среднее		53		32		15	

Чтобы элиминировать влияние погодных условий на динамику ценопопуляции овсеца Шелля (1972 г. – год засухи), я перешел от абсолютных значений к относительным. Так как при равных интервалах для каждой возрастной группы должно выполняться соотношение  $x_{j+1}(k+1) \leq x_j(k)$  (иными словами, в последующий момент времени в более старшей возрастной группе не должно быть больше особей, чем их было в настоящий момент в более молодой группе), то первые семь возрастных классов [Чебураева, 1977] я объединил в один, что в какой-то мере соответствует представлениям о способности овсеца сокращать онтогенез за счет выпадения отдельных возрастных

состояний (особенно ранних из них). Нетрудно видеть (**табл. 5.1**), что даже в такой форме данные за 1972 г. все же отличаются от других; поэтому от модели Лесли не следует ожидать точного прогноза относительной численности (как и большинство аналитических моделей, она предназначена для объяснения поведения систем, а не для прогнозирования). Чтобы получить более точный прогноз при помощи данной модели, коэффициенты матрицы Лесли должны быть поставлены в зависимость, в первую очередь, от погодных условий, а это требует новых дополнительных исследований.

При построении матрицы  $L$  были сделаны следующие предположения. Так, коэффициенты рождаемости  $f_i$  при переходе от первой группы (включающей все генеративные состояния) к более «пожилым» и старым растениям должны уменьшаться (они выбраны приблизительно близкими к средним относительным величинам; **табл. 5.1**). Коэффициенты выживаемости  $d_i$  взяты примерно равными (из первой группы во вторую переходит половина особей, из второй в последующую – несколько меньше). Тогда модель (1) приобретает следующий вид:

$$\begin{bmatrix} x_1(k+1) \\ x_2(k+1) \\ x_3(k+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,6 & 0,3 & 0,1 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0 \end{bmatrix} \bullet \begin{bmatrix} x_1(k) \\ x_2(k) \\ x_3(k) \end{bmatrix}.$$

Характеристическое уравнение (2) для этой модели представляет собой полином третьей степени:

$$P(\lambda) = \lambda^3 - 0,6\lambda^2 - 0,15\lambda - 0,02 = 0.$$

Легко убедиться, что  $P(1) = 0,23 > 0$ , что указывает на «старение» и «увядание» данной популяции (на наблюдаемом интервале времени). Собственные значения характеристического уравнения равны:

- $\lambda_1 = 0,814$ ,
- $\lambda_2 = -0,017 + 0,112i$ ,
- $\lambda_3 = -0,107 - 0,112i$ ,

где  $i = \sqrt{-1}$  – мнимое число. Таким образом, характеристическое уравнение имеет один действительный и два комплексных корня;  $\lambda_1$  является максимальным корнем этого уравнения, а т. к.  $\lambda_1 < 1$ , то вывод об «увядании» данной ценопопуляции остается без изменения. Кроме того, т. к.  $\lambda_1 > \max(0,5; 0,4)$ , следует ожидать существования периодических колебаний численности ценопопуляции овсеца Шелля. Следовательно, в рамках предложенной модели с очень простыми и достаточно реальными допущениями, получают объяснение наблюдавшиеся в природе явления – старение ценопопуляции овсеца и наличие колебаний в распределении особей по возрастному спектру в течение ряда лет.

На рис. 5.2 показана динамика численности особей для каждой из выделенных групп. Как уже я указывал, для того, чтобы модель Лесли давала более удовлетворительный прогноз, необходимо, по крайней мере, сделать коэффициенты матрицы  $L$  не постоянными, а зависящими от других факторов (например, от погодных условий). В этом случае аналитическая модель постепенно может перейти в квазиимитационную, теряя объяснительную, но приобретая прогностическую функцию. Так, если дополнить модель условиями нормировки получаемого вектора  $x(k+1)$  так, чтобы сумма численности всей популяции равнялась наблюдаемой общей численности в момент времени  $(k+1)$ , то тем самым можно косвенно учесть влияние погодных условий. Модель в этом случае примет следующий вид:

$$x(k+1) = L \cdot x(k), \quad \sum_{i=1}^n x_i(k+1) = X(k+1),$$

где  $X(k+1)$  – общая численность популяции в момент времени  $(k+1)$ ; остальные обозначения аналогичны модели (1).

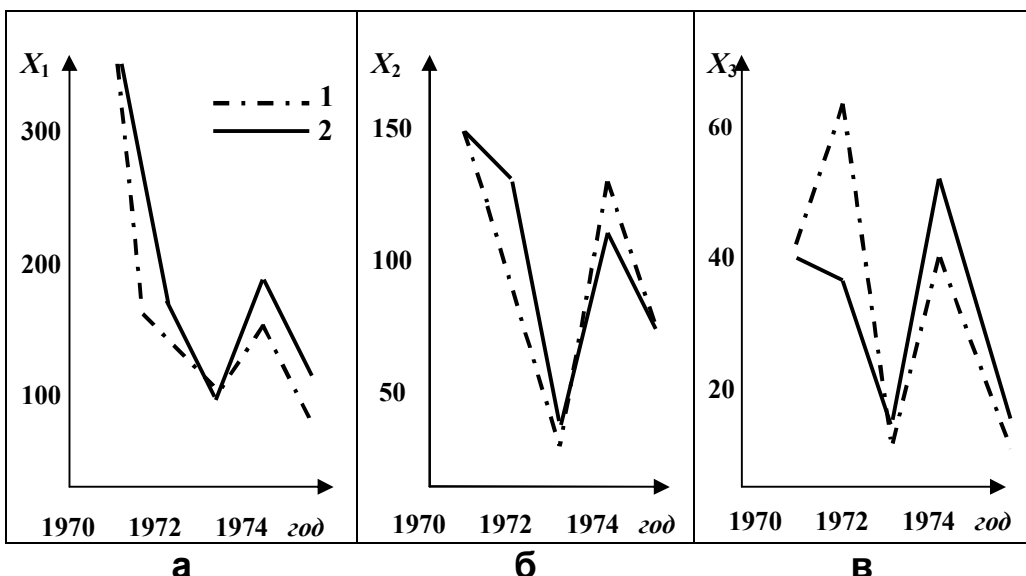


Рис. 5.2. Динамика абсолютной численности ценопопуляции *Helictotrichon schellianum* для различных возрастных групп:

а – проростки, прегенеративные и генеративные особи, б – субсенильные особи, в – сенильные особи; 1 – эмпирические данные [Чебураева, 1977], 2 – прогноз по модели Лесли.

Таким образом, зная общую численность особей данной ценопопуляции в разные годы, построив матрицу Лесли из некоторых интуитивных представлений и взяв в качестве  $x(1)$  распределение особей овсеца по возрастным группам в 1970 г., можно достаточно правдоподобно восстановить распределение особей по возрастным группам в другие годы.

**Модель локальной популяции северного морского котика.** Аналитических моделей динамики популяций – великое множество; большинство из них очень красивы и позволяют получать те или иные экологически содержательные выводы. Естественно, рассмотреть в этой работе даже малую толику этих моделей, невозможно. И все-таки, чтобы меня не заподозрили в большей привязанности к ботаническим объектам (хотя, это действительно так), я приведу еще один пример математического моделирования динамики численности популяции, заимствованный мной из работы **Е.Я. Фрисмана** с коллегами [1980; Frisman, Skaletskaya, 1982].



**Фрисман  
Ефим  
Яковлевич**  
(г.р. 1948) –  
отечественный  
математик,  
эколог;  
чл.-корр. РАН

Северные морские котики (*Callorhinus ursinus* Linnaeus, 1758) – животные средних размеров с четко выраженным половым диморфизмом. Длина взрослых (7 лет и старше) самцов-секачей 1,8-2,1 м, вес 190-320 кг, самки значительно уступают по размерам (1,2-1,4 м) и весу тела (35-60 кг). Половой зрелости самки достигают в возрасте трех лет, самцы – в 3-4 года, однако в этом возрасте самцы-холостяки не принимают участие в размножении из-за сильной конкуренции со стороны секачей [Северный морской котик., 1998; Кузин, 1999]. Это необходимо учитывать при построении модели, включая в группы только однополых ровесников, родившихся в один сезон; переменными модели являются численности четырех основных групп особей:

- $N_1(k)$  – численность щенков (приплод, рождающийся на берегу; предполагается, что количества щенков разного пола равны), родившихся в  $k$ -м году;
- $N_2(k)$  – численность самок (все самки котикового стада от 1 года и старше);
- $N_3(k)$  – численность неполовозрелых самцов;
- $N_4(k)$  – численность секачей.

При самых простых балансовых допущениях, модель имеет следующий вид:

$$\begin{aligned}
 N_1(k+1) &= \lambda(k) \cdot v_2(k) \cdot N_2(k), \\
 N_2(k+1) &= w_2(k) \cdot N_1(k) + v_2(k) \cdot N_2(k), \\
 N_3(k+1) &= w_3(k) \cdot N_1(k) + v_3(k) \cdot [N_3(k) - R_3(k)], \\
 N_4(k+1) &= w_4(k) \cdot [N_3(k) - R_3(k)] + v_4(k) \cdot [N_4(k) - R_4(k)],
 \end{aligned}$$

где  $\lambda(k)$  – коэффициент пропорциональности, характеризующий возможность самки забеременеть на  $k$ -м году (зависит от соотношения численности самок и секачей);  $v_2(k)$  – выживаемость самок между  $k$ -м и  $(k+1)$ -м сезонами размножения;  $w_2(k)$  – доля щенков  $k$ -го поколения, пополнивших группу самок в  $(k+1)$ -м году;  $w_3(k)$  – доля щенков  $k$ -го поколения, пополнивших группу самцов-холостяков в  $(k+1)$ -м году;  $w_4(k)$  – доля холостяков, оставшихся после промысла  $k$ -го года и вошедшая в  $(k+1)$ -м году в группу секачей;  $v_3(k)$  – доля холостяков, избежавших промысла в  $k$ -м году и оставшихся холостяками в  $(k+1)$ -м году;  $v_4(k)$  – выживаемость секачей;  $R_3(k)$  и  $R_4(k)$  – промысел холостяков и секачей, соответственно. Относительно всех этих функций можно сделать ряд достаточно правдоподобных предположений об их зависимости, как от плотности популяции, так и от параметров среды. Так как многие исследователи считают, что наиболее чувствительным параметром является выживаемость щенков от рождения до одного года жизни, имеет смысл использовать модель Ферхюльста–Пёрла для формализации следующих зависимостей:

$$\begin{aligned}
 w_2(k) &= \alpha_1 - \beta_1 N_1(k), \\
 w_3(k) &= \alpha_2 - \beta_2 N_1(k).
 \end{aligned}$$

Величина  $\lambda(k)$  зависит, фактически, от соотношения  $x(k) = N_4(k)/N_2(k)$ ; причем,  $\lambda(k) = 0$  при  $x = 0$  и  $\lambda(x) \rightarrow g < 1$  при  $x \rightarrow \infty$ , где  $g$  – физиологическая способность самок забеременеть, доля всех забеременевших самок из числа оплодотворенных. Простейшая функциональная зависимость, удовлетворяющая этим требованиям – гиперболическая зависимость следующего вида:

$$\lambda(n) = \frac{gN_4(k)}{N_4(k) + \rho N_2(k)},$$

где  $\rho$  – безразмерный коэффициент «полуоплодотворения» (такое соотношение самцов и самок в популяции, при котором оплодотворенными оказываются только половина самок). Все остальные параметры  $\{v_2(k), v_3(k), v_4(k) \text{ и } w_4(k)\}$  авторы модели считают константами, не зависящими от номера поколения;  $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha$  и  $\beta_1 = \beta_2 = \beta$ . В этом случае модель динамики численности северного морского котика имеет вид:

$$\begin{aligned}
 N_1(k+1) &= g \cdot v_2 \cdot N_2(k) \cdot N_4(k) / [N_4(k) + \rho N_2(k)], \\
 N_2(k+1) &= \alpha \cdot N_1(k) - \beta \cdot N_1^2(k) + v_2 \cdot N_2(k), \\
 N_3(k+1) &= \alpha \cdot N_1(k) - \beta \cdot N_1^2(k) + v_3 \cdot [N_3(k) - R_3(k)], \\
 N_4(k+1) &= w_4 \cdot [N_3(k) - R_3(k)] + v_4 \cdot [N_4(k) - R_4(k)],
 \end{aligned} \tag{5}$$

Модель (5) будет полностью готова к работе, если будут заданы (определены для конкретных экологических условий) 8 коэффициентов ( $g, \rho, v_2, v_3, v_4, w_4, \alpha, \beta$ ). Эти коэффициенты были определены по результатам многолетних наблюдений за стадом морских котиков на о. Тюлений (Охотское море):  $g = 0,9$ ,  $\rho = 0,011$ ,  $v_2 = 0,92$ ,  $v_3 = 0,87$ ,  $v_4 = 0,86$ ,  $w_4 = 0,04$ ,  $\alpha = 0,5$ ,  $\beta = 6 \cdot 10^{-6}$  [Фрисман и др., 1980].

Результаты просчетов динамики модели (5) с данными коэффициентами показали хорошую совпадаемость наблюдаемой и прогнозируемой численностей по разным возрастным группам. Кроме того, в условиях отсутствия промысла  $\{ R_3(k) = 0 \text{ и } R_4(k) = 0 \}$  анализ модели дал одно нетривиальное равновесное решение (в тыс.):  $N_1 = 60$ ,  $N_2 = 66$ ,  $N_3 = 50$  и  $N_4 = 12$  (величина гарема  $[N_2/N_4]$  мала – 5-7 самок, что совпадает с данными по заповедным лежбищам). Иными словами, «потенциальная емкость» о. Тюлений в отсутствии промысла – около 200 тыс. морских котиков. Численные эксперименты с моделью (5) – фактически, вариант квазиимитации, – позволили оценить разные варианты промысла.

**Константы Фейгенбаума для логистического разностного уравнения.** В последние десятилетия<sup>9</sup> было обнаружено, что движение даже очень простых динамических систем бывает невозможно предсказать на большой интервал времени, несмотря на отсутствие в уравнениях случайных параметров. Такие движения были названы *хаотическими*. Существует ряд физических критериев хаоса (см., например, [Пригожин, Стенгерс, 1986; Шустер, 1988; Медведева, 2000]): чувствительность к изменению начальных условий, наличие бесконечной серии бифуркаций (англ. *bifurcation* – раздвоение, развилка) удвоения периода, дробность какой-либо



**Фейгенбаум  
Митчелл**  
(Mitchell Jay  
Feigenbaum;  
г.р. 1944) –  
американский  
математик,  
физик.

<sup>9</sup> Создание *теории универсальности* приходится на начало 70-х годов прошлого столетия и связано с работами по исследованию методов итераций [Metropolis et al., 1973; Feigenbaum, 1980] и разделом теории динамических систем, связанным со странными аттракторами [Ruelle, Takens, 1971] (см. следующий раздел).

размерности, наличие положительного ляпуновского показателя и т. д. Одной из простейших моделей, демонстрирующих хаотичность поведения, является нелинейная разностная модель роста популяции (логистическое уравнение):

$$x_{n+1} = \lambda x_n (1 - x_n),$$

где  $\lambda$  – коэффициент естественного прироста (мальтузианский параметр). При  $\lambda$  меньше определенной величины, поведение популяции характеризуется её стремлением к устойчивому стационарному состоянию; этот вид популяционной динамики (типа ферхюльстовой кривой) наиболее знаком биологам и экологам. Менее известным является циклический тип поведения популяции, к которому она переходит, когда параметр  $\lambda$  превысит определенную величину; при этом с ростом  $\lambda$  период колебаний последовательно удваивается [Metropolis et al., 1973]. Важным здесь является то, что периодические колебания численности популяции возникают сами по себе, без какого-либо влияния извне (хищничества, сезонных колебаний и т. п.), как следствие модельного описания нелинейности динамических свойств данной популяции. Наконец, дальнейшее увеличение мальтузианского параметра приводит к существенному качественному изменению динамики численности популяции: удвоение периода продолжается до бесконечности и она начинает хаотически колебаться; для хаотического режима характерна очень большая амплитуда изменений численности популяции, при этом в нижних точках её численность может как угодно близко приближаться к нулю. Важно отметить, что переходы из одного динамического режима в другой могут происходить при очень малых изменениях  $\lambda$ , что отражает бифуркационный характер динамики системы (см. также [Базыкин и др., 1989]).

М. Фейгенбаумом [Feigenbaum, 1980; Фейгенбаум, 1983] была решена следующая задача: при каких значениях  $\lambda$  происходит такое удвоение. Прежде всего, он показал, что  $\lambda_n$  сходятся к  $\lambda$  геометрически {«Я никогда не пользовался большим компьютером, все, что у меня было,— это карманный программируемый калькулятор. Но такие машинки считают очень медленно... Однако я сразу же понял, что  $\lambda_n$  сходятся, геометрически. Это позволило мне предсказывать каждое следующее решение с возрастающей при увеличении  $n$  точностью... Насколько мне известно, это наблюдение о геометрической сходимости не было никем сделано по той простой причине, что решения всегда получались автоматически на больших и быстрых компьютерах!»} [Фейгенбаум, 1983, с. 344]}. Второй, и самый важный результат, состоял в том, что *скорость сходимости*  $\delta_n = (\lambda_{n+1} - \lambda_n) / (\lambda_{n+2} - \lambda_{n+1})$  к  $\delta$  была постоянной. «Совершенно замечательным (помимо того, что всегда наблюдается геометрическая сходимость) представляется то, что у всех систем, испытывающих удвоение периода, значение  $\delta$  одинаково и равно универсальному числу

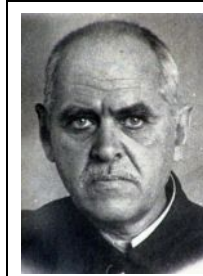
$$\delta = 4,6692016\dots$$

Именно такой является скорость перехода к беспорядку осцилляторов, популяций, жидкостей и вообще всех систем, испытывающих удвоение периода!» [Фейгенбаум, 1983, с. 346]<sup>10</sup>. Кроме того, Фейгенбаум вывел еще одну константу: оказалось, что *коэффициент сжатия масштаба*  $\alpha$  при удвоении периода (от  $\lambda_n$  к  $\lambda_{n+1}$ ) также постоянен:

$$\alpha = 2,5029079\dots$$

«Зная  $\alpha$ , можно предсказать закон скейлинга любой итерационной схемы, испытывающей удвоение периода. Этот закон был самым широким образом проверен экспериментально» [Фейгенбаум, 1983, с. 358].

**Модели роста популяций логистического типа.** В начале XX в. **Ф.И. Баранов** [1918, 1925, 1971] сформулировал представления о том, что популяция рыб приходит к неизменному состоянию при постоянстве условий жизни; именно условия равновесности («логистической насыщенности») стали основой разработки им формальной теории жизни рыб. «Постоянные условия жизни предполагают постоянство темпов отмирания рыб с возрастом, темпов их роста, а следовательно – постоянство возрастного и размерного распределения рыб в популяции. Какова бы ни была величина убыли, запас рано или поздно достигает определенного уровня и удерживается на нем» [Криксунов, 1991, с. 5].



**Баранов  
Федор  
Ильич**  
(1886-1965) –  
отечественный  
инженер,  
ихтиолог.

В современной экологической литературе логистическое уравнение (отображение) упоминается в основном в историческом аспекте, хотя ряд более сложных моделей «опираются» на него. Предложенная в 1957 г. *модель Бивертон–Холта* [Beverton, 2002; Beverton, Holt, 2005; Advances in Fisheries., 2008] – классическая и простейшая дискретная модель популяци-

<sup>10</sup> В книге "Гении науки" [Пайс, 2002] М. Фейгенбаум так описывает свое состояние в момент этого открытия: «Я решил проверить, действительно ли для  $\sin(\pi x)$  имеет место удвоение периода. Это действительно было так, но при скорости вычислений в 1 секунду на одно значение тригонометрической функции ожидание было мучительным. Я вспомнил о существовании лёгкого способа догадаться о следующем значении и к  $n = 4$  вновь понял, что и здесь присутствует геометрическая сходимость. Я попытался найти отношение  $\lambda_n / \lambda_{n+1}$ , и новый полученный результат, 4,662, уже выглядел знакомым. Быстро перерыв содержимое ящика своего стола, я нашёл листок с результатом 4,669 для логистического разностного уравнения и почувствовал сильнейшее волнение, ни на секунду не сомневаясь в том, что натолкнулся на частичку божественного».



онного роста логистического типа (фактически, это дискретный аналог уравнения Ферхюльста–Пёрла), имеющая следующий вид:

$$X_{n+1} = aX_n / (1 + cX_n),$$



**Бивертон Раймонд**  
(Raymond [Ray] John Heaphy Beverton; 1922-1995),

**Холт Сидней**  
(Sidney J. Holt; г.р. 1926) – британские ихтиологи (фото 1949 г.).

где  $a$  – репродуктивный потенциал популяции,  $c$  – параметр, характеризующий интенсивность внутривидовых конкурентных взаимоотношений; величина  $M = a/c$  – максимально возможное значение численности популяции. Если обозначить  $K = (a - 1)/c$ , то  $K$  можно принять за равновесное значение численности популяции, а решение модели примет вид:

$$X_n = KX_0 / \{X_0 + [K - X_0]a^{-n}\},$$

что с точностью до коэффициентов совпадает с решением логистического уравнения (см. выше в этой же главе).

Среди других отображений (Гомпертца, Чепмена–Ричардса, Гинзбурга и др.; см. выше) наиболее часто используется уравнение **Рикера** [Ricker, 1954; Рикер, 1957, 1979]:

$$X_{n+1} = X_n \cdot \exp\{\lambda \cdot (1 - X_n / K)\}$$

и отображение **Хэссела** [Hassell et al., 1991]:

$$X_{n+1} = X_n \cdot \lambda / (1 - X_n / K)^b,$$



**Рикер Уильям**  
(William Edwin [Bill] Ricker; 1908-2001) – канадский ихтиолог, эколог.



**Хэссел Михаэль**  
(Michael P. Hassell; г.р. 1943) – британский популяционный эколог, энтомолог.

а также их варианты. Такого типа отображениями описывается динамика популяций многих насекомых, рыб, однолетних растений и т. д. Главной особенностью таких систем является зависимость характера их поведения от величины мальтузианского параметра  $\lambda$ . Так, для популяций, описываемых моделью Рикера, при  $\lambda < 2$  наблюдается устойчивое стационарное состояние, в интервале  $2,0 < \lambda < 2,69$  реализуются различные предельные циклы, начиная с периода 2 (две, четыре и более); при дальнейшем увеличении  $\lambda$

возникают хаотические режимы (значения  $X_n$  хаотически заполняют некоторый интервал), перемежаемые так называемыми  $\lambda$ -окнами, в которых наблюдаются предельные циклы. Каждое  $\lambda$ -окно характеризуется своим основным предельным циклом, имеющим наименьший период.

**Пример 5.2.2. Модель численности наземных животных.** Модель Бивертон–Холта и модель Рикера использовались и для оценки ресурсного потенциала наземных животных (в частности, млекопитающих российского Среднего Приамурья [Ревуцкая, Неверова, 2007]). Правда, авторы, проведя идентификацию параметров различных моделей оценки численности животных, не обсуждают их, а фокусируют внимание на тенденциях изменения этой численности за последние годы. Попытаемся сделать это за них (см. **табл. 5.2**) для некоторых видов промысловых животных, которые живут в разных по охотничьей нагрузке территориях.

Таблица 5.2

**Оценка численностей и параметры моделей динамики  
некоторых охотничьих видов животных**

Вид животного	$(M_{yч})$	Модель Бивертон–Холта			Модель Рикера		
		$a$	$M$	$\frac{ M_{yч} - M 100\%}{M_{yч}}$	$a$	$M$	$\frac{ M_{yч} - M 100\%}{M_{yч}}$
Территория Еврейской автономной области (1981-2006 гг.)							
Соболь	4977	2,02	3333	<b>33</b>	1,42	2627	47
Косуля	8518	1,66	12500	47	1,56	6430	<b>25</b>
Изюбр	4773	1,08	20000	319	1,25	5159	<b>8</b>
Кабан	3711	1,50	5000	35	1,69	3131	<b>16</b>
Территория областного общества охотников и рыболовов (1985-2006 гг.)							
Соболь	137	1,41	189	38	1,33	109	<b>20</b>
Косуля	5523	3,75	3333	<b>40</b>	1,69	3135	43
Изюбр	487	1,08	1429	193	1,08	664	<b>36</b>
Кабан	1489	0,96	3333	124	1,03	958	<b>36</b>
Территория госпромхоза «Облученский» (1993-2006 гг.)							
Соболь	4914	2,56	2500	49	1,55	2870	<b>42</b>
Косуля	3153	2,24	3333	<b>6</b>	1,57	2906	8
Изюбр	3883	-**	-**		1,05	7810	<b>101</b>
Кабан	3760	2,61	1250	67	2,51	1860	<b>51</b>
Территория заповедника «Бастак» (1997-2006 гг.)							
Соболь	266	1,25	769	189	1,40	287	<b>8</b>
Косуля	330	1,26	526	59	1,66	323	<b>2</b>
Изюбр	290	2,50	179	<b>38</b>	2,83	164	43
Кабан	159	0,86	46	71	2,67	69	<b>57</b>

\* Максимальная учетная численность; \*\* коэффициент  $c$  в модели Бивертон–Холта отрицательный (репродуктивный потенциал при некоторой малой численности из-за отсутствия конкуренции очень велик, но скорость роста гиперболически падает при увеличении численности); жирным выделено превалирование относительной ошибки одной из моделей.

Относительная ошибка учета максимальной численности животных позволяет сделать вывод о том, что модель Рикера описывает динамику лучше, чем модель Бивертон–Холта (средняя ошибка по всем вариантам 34% против 84%); более точны результаты по области в целом и для охраняемых территорий, что подтверждает вывод авторов о том, что «впечатление некоторой стабильности фауны ЕАО в целом связано с положением животных на охраняемых территориях. Наличие заповедных территорий способствует поддержанию и даже некоторому росту их численности, но это оказывается недостаточным. Необходимо расширение территорий свободных от промысла и переход к стратегиям жестких периодических ограничений промысла животных из популяций, испытывающих депрессивный режим динамики численности» [Ревуцкая, Неверова, 2007, с. 11].

Исследования в области динамики популяций и экосистем выявили широкое распространение феномена «детерминированного хаоса». Для моделей с дискретным временем хаотические режимы обнаружены, как показано выше, уже на уровне одновидовых систем с минимальной (квадратичной) нелинейностью. Вероятно, дискретизация времени вносит существенное усложнение в динамику таких систем, достаточную для хаотизации поведения. В непрерывных моделях хаос как обязательный динамический режим появляется на уровне трехвидовых систем типа «хищник – две жертвы» при введении нелинейности в функции внутривидовых и межвидовых взаимодействий [Ризниченко, 2003]. В более сложных моделях сообществ стохастизация динамики – обычное явление (см. следующий раздел).

Малая величина изменения мальтузианского параметра  $\lambda$ , которое необходимо для перехода из одного динамического режима поведения популяции в другой, определяет ряд важных экологических следствий. Одними из



**Шапиро Александр Павлович** (1932-1987) – отечественный математик, эколог.



**Мэй Роберт** (Sir Robert McCredie, Lord May of Oxford; г.р. 1936) – британский математик, биофизик, эколог.

первых для демэкологических целей такого рода бифуркационный анализ провели **А.П. Шапиро** [1972] и **Р. Мэй** [May, 1974, 1976]. Последний, в частности, подчеркнул тот факт, «что простое и детерминированное уравнение может обладать динамическими траекториями, которые похожи на своего рода случайный шум, и это тревожит. Это означает, например, что выходящие беспорядочными колебания численности популяции животных не обязательно должны объясняться капризами не-

предсказуемой окружающей среды или ошибки измерений: они могут просто быть результатом [нелинейного описания] детерминированных внутрипопуляционных отношений» [May, 1976, p. 466]. Мэй высказывает (более 30 лет тому назад) предположение об эволюционной роли такого рода псевдостochasticких колебаний (они могут способствовать процессу видообразования но не за счет естественного отбора, а в результате случайного «дрейфа генов» и последующей «генной фильтрации»). Обзор заканчивается «евангелистской мольбой о введении этих уравнений в элементарные курсы математики для повышения интуиции студентов, которые могут видеть дикие вещи, творимые простыми нелинейными уравнениями... Не только в исследовании, но также и в повседневном мире политики и экономики, мы все стали бы богаче, если бы больше людей осознано, что простые нелинейные системы не обязательно обладают простыми динамическими свойствами» [May, 1976, p. 459, 467].

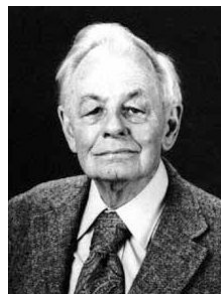
**Модели роста популяций (запаздывание аргументов).** Еще один класс аналитических феноменологических моделей, опирающийся на модель Ферхюльста–Пёрла, но описывающий колебания численности популяции, основан на учете фактора запаздывания (фактически, моделируется эффект отрицательной обратной связи [Александрова, 1961; А.С. Исаев, Хлебопрос, 1977; Уиттекер, 1980; Ильичев, 1982; Ризниченко, 2002, 2003; Недорезов, Утюпин, 2003, 2011]). На важность учета запаздывания в популяционных моделях и на новые динамические эффекты, возникающие в этом случае, указывали еще в 20-50-х годах прошлого века **В. Вольтерра** [1976], **В.А. Костицын** [Kostitzin, 1934] и **Дж. Хатчинсон** [Hutchinson, 1948]; замет-



**Вольтерра Вито**  
(Vito Volterra;  
1860-1940) –  
итальянский математик;  
почетный академик  
АН СССР.

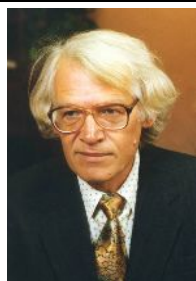


**Костицын**  
**Владимир Александрович**  
(1883-1963) –  
отечественный, французский  
математик, эколог-теоретик.



**Хатчинсон Джордж**  
(George Evelyn Hutchinson;  
1903-1991) – британский,  
американский  
гидробиолог,  
лимнолог, эколог.

ный вклад в математический анализ экосистем с запаздыванием внес **Ю.С. Колесов**, **А.Ю. Колесов** и их коллеги [Ю.С. Колесов, 1979; 1982; Ю.С. Колесов, Швирта, 1979; А. Колесов, Ю.С. Колесов, 1993; Мищенко и др., 2005 и др.]. Замечу, что вопросам анализа моделей экосистем с запаздыванием (правда, в большей степени для взаимодействующих популяций и, называя это явление «последствием») посвящена последняя глава классической книги Вольтерра [1976, с. 162-227].



**Колесов Юрий Серафимович** (1939-2009) – отечественный математик.

**Колесов Андрей Юрьевич** (г.р. 1961) – отечественный математик.



Модели роста популяций с учетом факторов запаздывания можно рассматривать как один из способов формализации *концепции саморегуляции* популяций (рост популяции определяется не только и не сколько качеством среды, в которой существует эта популяция, а зависит от «внутрипопуляционных» механизмов; таким образом, любая популяция способна регулировать свою численность так, чтобы не подрывать возобновляемые ресурсы местобитания, и так, чтобы не потребовалось вмешательства каких-либо внешних факторов, например хищников или неблагоприятной погоды [Гиляров, 1990]). Идеи саморегуляции были предложены и активно развивались **Д. Читти** [Chitty, 1960], **С.С. Шварцем** [1960, 1963, 1980; Шварц и др., 1964], **В.Н. Большаковым** [Большаков, Шварц, 1962; Большаков, 1972; Большаков, Кубанцев, 1984; Bolshakov, Kryazhimskii, 2001] и др. В рамках представлений о саморегуляции возможны три гипотетических механизма торможения роста численности (см.: [Гиляров, 1990, с. 111]).



**Читти Денис** (Dennis Hubert Chitty; 1912-2010) – британский эколог.



**Шварц Станислав Семенович** (1919-1976) – отечественный зоолог, эколог, эволюционист; академик АН СССР.



**Большаков Владимир Николаевич** (г.р. 1934) – отечественный эколог; академик АН СССР и РАН.

- Во-первых, от развивающегося при высокой плотности популяции стрессе, что ведет к резкому сокращению рождаемости и возрастанию смертности (так, у грызунов под влиянием нервного перевозбуждения, происходят гормональные сдвиги, которые в свою очередь влекут торможение деятельности половых желез, что ведет к более позднему половому созреванию, снижению плодовитости, а иногда даже к полному прекращению размножения и резорбции зародышей [Christian, 1971]).
- Во-вторых, при возрастании плотности популяции усиливается миграция особей из основного местообитания в менее благоприятные, что ведет к возрастанию смертности в силу целого «букета» причин (на миграционные механизмы саморегуляции указывал еще **Ч. Элтон**<sup>3</sup> [Elton, 1924, 1942]; пример такой регуляции приводит **Ч. Кребс** [Krebs, 1985, 1988, 2008]: при исключении миграции пенсильванской полевки, нормальный трехгодичный цикл колебаний плотности нарушался, колебания становились ежегодными и с большей амплитудой; классические вспышки численности и миграции леммингов даже делают правомочным вопрос: лемминги – хищники или жертвы? [Turchin et al., 2000; Turchin, 2003]).
- В-третьих, при возрастании плотности популяции могут происходить изменения её генетического состава (например, замена быстро размножающихся генотипов медленно размножающимися).

Практически, первый и третий механизмы саморегуляции популяции могут моделироваться с использованием фактора запаздывания. Логистическая модель популяции, учитывающая влияние запаздывания (фактически, довольно грубо учитывается возрастная структура популяции), может быть записана в следующем виде [Hutchinson, 1948]:



**Элтон Чарльз**  
(Charles Sutherland Elton; 1900-1991) – британский зоолог, эколог.



**Кребс Чарльз**  
(Charles [Charley] J. Krebs; г.р. 1936) – американский, канадский зоолог, эколог.

<sup>3</sup> Кстати, именно Ч. Элтон, работая в Bureau of Animal Population в Оксфорде, сохранил для экологии данные о системе «зайцы – рыси», которые стали хрестоматийными (см. выше главу 3, раздел 4). Интересно и такое наблюдение. «Однажды в 1970-х годах я встретил Элтона на приеме Corpus Christi College (Oxford), который проходил на открытом воздухе. Когда я проявил свой интерес к экологии животных и упомянул его оригинальную работу по данным Компании Гудзонова залива (Hudson Bay Company), он с энтузиазмом стал говорить о колебательном поведении популяций. Но когда я сказал, что являюсь математиком, работающим в биологии, стало заметным охлаждение его энтузиазма, и он сказал: "О, Вы – один из них", и добавил: "Я думал, что Вы были кем-то еще..."» [J. Murray, 2002, v. 1, p. 36].

$$\frac{dx}{dt} = x(t) \cdot [\varepsilon - \gamma x(t - T)],$$

$$x(0) = x_0, \quad \gamma = \varepsilon / K,$$

где  $T$  – среднее время жизни одного поколения; начальные условия таковы:  $x(t) = x_0(t)$ ,  $0 \leq t \leq T$ , где  $x_0(t)$  – непрерывная функция и  $x_0(T) > 0$ .

Это уравнение (иногда называемое *уравнением Хатчинсона*) «моделирует самую простую ситуацию, когда среда обитания однородна, миграционные факторы не учитываются..., количество доступной пищи регулярно восстанавливается до некоторого уровня. Нетрудно сообразить, что при описанных условиях и при увеличении произведения (в наших обозначениях. – Г.Р.)  $T\varepsilon/\gamma$  в уравнении [Хатчинсона] возрастают незатухающие колебания» [А. Колесов, Ю.С. Колесов, 1993, с. 6].

Как и уравнение Ферхюльста–Пёрла, это уравнение имеет одно нетривиальное равновесие  $x^* = \varepsilon/\gamma = K$ . Анализ устойчивости этого решения был осуществлен **С. Какутани** [Kakutani, Marcus, 1958; Kakutani, 1986] (см. также [Wright, 1955; Jones, 1961; Hale, 1977; Свиричев, Логофет, 1978]). Было показано, что если выполняется условие  $0 < \varepsilon < \pi/(2T)$ , то нетривиальное равновесие в популяции с учетом запаздывания устойчиво (это «подходит» для популяций с малым коэффициентом естественного прироста и коротким жизненным циклом).



**Какутани Шизуо**  
(Shizuo Kakutani; 1911–2004) – японский математик.

Ряд теорем, доказанных Какутани, позволяют сделать вывод о том, что при  $\varepsilon T \leq e^{-1}$ , поведение системы с запаздыванием мало чем отличается от поведения системы без запаздывания (хотя колебания численности популяции в этом случае и могут возникнуть, их период не будет превосходить длительности одного-двух поколений); если  $\varepsilon T > e^{-1}$ , то при  $t \rightarrow \infty$  ни одно решение не будет стремиться к точке равновесия монотонно. При  $e^{-1} < \varepsilon T \leq 37/24 \approx 1,5208$  в популяции всегда существуют затухающие колебания (подобно колебаниям *Picea rubens* [Уиттекер, 1980]; см. пример 1.1 в первом разделе этой главы); если  $37/24 < \varepsilon T \leq \pi/2$ , то при случайных отклонениях система может либо вернуться к устойчивому состоянию, либо нет; наконец, при  $\varepsilon T > \pi/2$  в популяции не существует устойчивого равновесия и динамика  $x(t)$  напоминает картину случайных колебаний (например, динамика *Androgon scoparius* [Уиттекер, 1980]; см. пример 1.2 в первом разделе этой главы), однако численность популяции не обращается в нуль ни при каких значениях  $t$  (имеет место экологическая стабильность популяции, так как популяция может существовать, не вымирая неограниченно долго).



Таким образом, «факторы, приводящие к возникновению запаздывания в системе, уменьшают "запас прочности" нетривиального равновесия, ограничивая область устойчивости в пространстве параметров» [Свирижев, Логофет, 1978, с. 24].

Забегаю вперед (см. следующий раздел), укажу, что и в моделях взаимодействия популяций (системы «хищник–жертва» или конкуренции) еще с работ В. Вольтерра [Volterra, 1927; Вольтерра, 1976] используется механизм запаздывания (см., например, [Wangersky, Cunningham, 1957; Горяченко, Иванов, 1975; Горяченко, 1982; Недорезов, Утюпин, 2003, 2011]).

**Простейшая модель водной экосистемы.** Для получения качественных оценок динамики той или иной реальной экосистемы весьма полезным оказывается разумное упрощение модели до, так называемой, *минимальной*. Для построения такой модели потока биогенных веществ в пресноводной (в частности, озерной) экосистеме, **А.А. Войнов** и Ю.М. Свирижев [1981] предложили заменить процесс прохождения биогенов по всей трофической и детритной цепи некоторым запаздыванием по времени. Тогда реализуется следующая схема: биогенные элементы (концентрация  $R$ ), доступные для фитопланктона (концентрация  $x$ ),  $\rightarrow$  фитопланктон  $\rightarrow$  задержка (прохождение по трофической цепи, чисто механический транспорт биогенов к фитопланктону и пр.)  $\rightarrow$  вновь биогенные элементы, доступные для фитопланктона. Эта схема описывается всего двумя балансовыми уравнениями:

$$\frac{dx}{dt} = V(R, x)x - mx ,$$

$$\frac{dR}{dt} = Q - V(R, x)x + kmx(t - \tau) ,$$

где  $V(R, x)$  – удельная скорость потребления биогенов фитопланктоном,  $m$  – обобщенный коэффициент смертности (естественная смертность и потребление другими звеньями трофической цепи),  $k$  – коэффициент неизбежных потерь биогенных элементов в цикле ( $k < 1$ ),  $Q$  – скорость поступления биогенов извне («эффект обогащения»;  $Q > 0$ , т. к. любая экосистема незамкнута по веществу),  $\tau$  – характерное время запаздывания в замыкании цикла биогенных элементов.



**Войнов  
Алексей  
Аркадьевич**  
(Alexey Voinov;  
г.р. 1956) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
эколог.



Данная система уравнений имеет нетривиальную точку равновесия, которая находится из соотношений:

$$V(R^*, x^*) = m, \quad x^* = \frac{Q}{(1-k)m}.$$

В предположении, что уравнение  $V(R^*, x^*) = m$  имеет единственное решение  $R^* > 0$ , при  $Q > 0$  система имеет единственную нетривиальную точку равновесия  $\{x^*, R^*\}$ . Авторы доказали устойчивость этого равновесия, показали ограниченность фазовых траекторий и с помощью машинных экспериментов получили ряд качественных содержательных выводов (например, было показано, что увеличение запаздывания  $\tau$  в модели влечет за собой более медленное движение к точке равновесия, увеличение коэффициента  $k$  мало влияет на скорость движения, увеличение поступления биогенных элементов  $Q$  сдвигает точку равновесия, но практически не меняет фазовых траекторий).

Все это позволило А.А. Войнову и Ю.М. Свирежеву [1981, с. 940] сделать вывод о том, что «проведенный анализ лишний раз свидетельствует о возможности достаточно адекватного качественного описания сложных экологических систем при помощи простых минимальных моделей».

**Модель периодичности процесса прироста леса.** Данная модель [Джансеитов и др., 1976, с. 111] предназначена для исправления причин неудач моделирования развития лесного биоценоза классическими уравнениями роста; авторы видят главную причину «в неверном выборе основной переменной, характеризующей состояние древостоя, и в недооценке роли запаздывания (инерционностей) при анализе его динамики». Модель задается квазилинейным дифференциальным уравнением запаздывающего типа:

$$\frac{dx}{dt} = a(t)x(t-\tau) - b(t)x^2(t-\tau) - \lambda(t)x(t)$$

где  $a(t)$  характеризует интенсивность размножения (прироста) в условиях отсутствия лимитирования,  $b(t)$  – степень конкуренции,  $\lambda(t)$  – интенсивность гибели. Эксперименты с моделью (на нелинейной аналоговой машине) позволили определить соотношение некоторых параметров, при которых решение этого уравнения представляет собой периодическую функцию (с периодом  $t = 4$  [годам]), что качественно близко «к действительным изменениям  $x(t)$  при достаточно реальных значениях коэффициентов» [Джансеитов и др., 1976, с. 113].

**Динамика промысловых популяций лососевых видов рыб с возрастной структурой.** В качестве примера учета возрастной структуры в моделях с запаздыванием аргументов, приведу исследования Е.Я. Фрисмана с

соавторами [Фрисман, Ласт, 2004, 2005; Frisman et al., 2006]. Работа посвящена изучению динамики численности промысловых популяций с возрастной структурой (на примере лососевых видов рыб); дискретная модель имеет следующий вид:

$$X_{n+1} = amX_n e^{-bX_n} / (m + f_n),$$

где  $X_n$  – численность популяции в  $n$ -м году,  $f$  – число промысловых усилий,  $m$  – величина промысловых усилий, обеспечивающая долю изъятия, равную половине от максимально возможной при заданном уровне численности,  $a$  и  $b$  – коэффициенты функции воспроизводства, выбранной в соответствии с моделью У. Рикера [Ricker, 1954; Рикер, 1957, 1979]. Дальнейшая детализация модели идет в направлении уточнения вида функции  $f$ , которая аппроксимируется степенными функциями:  $f = \gamma x^\alpha$  или  $f = \gamma [F(x)]^\alpha$ . Анализ устойчивости точек равновесия свидетельствует о том, что «при  $\alpha > 0$  монотонное вымирание популяции оказывается невозможным, однако при  $\alpha < 0$  оно произойдет, если численность окажется ниже некоторого критического уровня (равного значению меньшего ненулевого положения равновесия)» [Фрисман, Ласт, 2005, с. 520-521].

Для варианта  $f = \gamma x^\alpha$  все нетривиальные стационарные точки модели удовлетворяют уравнению

$$m_0 + \bar{x}^{-\alpha} = am_0 e^{-\bar{x}},$$

максимальный уровень изъятия при рикеровской функции воспроизводства в этом случае имеет вид:

$$m_0 = \bar{x}_M^{-\alpha} = m_0 / (1 - \bar{x}_M),$$

а условие устойчивости стационарного состояния задается неравенством

$$-1 = \alpha_1 < \alpha < \alpha_2 = (2 - \bar{x}_M) / \bar{x}_M.$$

Если численность популяции оказывается больше  $\bar{x}_M$ , то промысел ведет популяцию на ненулевое стационарное состояние  $\bar{x} > \bar{x}_M$ . Если же численность популяции оказывается меньше  $\bar{x}_M$ , то популяция под действием промысла вырождается. Таким образом, разность между устойчивым состоянием  $\bar{x}$  и неустойчивым  $\bar{x}_M$  может служить своеобразной мерой устойчивости популяции по отношению к промыслу.

**Модель аутостабилизации факторов, контролирующих рост популяции.** Сущность явления аутостабилизации факторов среды (обнаружено и изучено **Н.С. Печуркиным** с коллегами [Печуркин, Шкидченко, 1976; Печуркин, Дегерменджи, 1977; Шкидченко, 1977; Дегерменджи и др., 1979; Печуркин, 1988 и др.]) – в независимости стационарного уровня фактора в системе от его величины на входе. В экологической литературе принято [Одум, 1975, 1986], что все факторы делятся на две группы: зависящие и не зависящие от плотности популяции, на которую они воздействуют.



**Печуркин  
Николай  
Савельевич**  
(г.р. 1939) –  
отечественный  
биофизик,  
эколог.

Относительная роль таких факторов на разных стадиях развития экосистемы, различна. Первоначально преобладают «плотностно-независимые» факторы (температура, давление, влажность и пр.); по мере приближения к верхнему пределу плотности, усиливается влияние «плотностно-зависимых» факторов (конкуренция, паразиты, авторегуляция и пр.), что приводит к стабилизации плотности на некотором уровне (фактически, вербальное обоснование S-образной кривой роста). Уровень фактора в системе, фактически, «складывается» в результате двух потоков (внешнего и внутреннего, зависящего от плотности), что и ведет к его стабилизации. Именно это явление стабилизации фактора и представляет собой *эффект аутостабилизации*.

Пусть на вход проточной системы типа хемостата поступает питательная среда со скоростью  $D$  (один из компонентов этой питательной среды выступает в качестве фактора, лимитирующего рост некоторой популяции [ $x$  – это концентрация её биомассы, например, в г/л]); часть выросшей биомассы и среда, измененная в результате метаболической активности изучаемой популяции, с такой же скоростью  $D$  удаляется из рабочего объема. Тогда динамика изменения компонентов системы (в случае идеального перемешивания), будет моделироваться следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu(S_1)x - Dx, \\ \frac{dS_1}{dt} &= D(S_1^0 - S_1) - \mu(S_1)x / y_1, \\ \frac{dS_2}{dt} &= D(S_2^0 - S_2) - \mu(S_1)x / y_2, \end{aligned}$$

где  $S_1^0$ ,  $S_1$  – концентрация лимитирующего фактора во входном потоке и в культуральной жидкости, соответственно;  $S_2^0$ ,  $S_2$  – то же самое, но для кон-

центрации не лимитирующего фактора;  $y_1^{-1}$  – количество субстрата ( $S_1$ ), затраченного на прирост единицы биомассы;  $y_2$  – коэффициент урожайности. Характер замедления роста задается уравнением *Михаэлиса–Ментен*:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{S_1}{K_{S_1} + S_1},$$

где  $K_{S_1}$  – константа, при которой скорость роста достигает половины максимальной;  $\mu_{\max}$  – удельная скорость роста в экспоненциальной фазе.

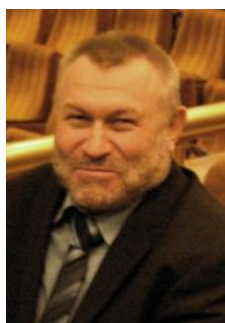
Существенный вклад в исследование приведенной выше системы внесен **А.Г. Дегерменджи** [Дегерменджи и др., 1979; Дегерменджи, 1981, 1986; Degermendzhi, 2007]. В частности, на большом числе конкретных экспериментальных примеров было доказано, что эффект аутостабилизации присущ процессам периодического и непрерывного культивирования микроорганизмов, взаимодействующим популяциям одного трофического уровня, взаимодействиям «хищник–жертва» и некоторым природным системам (например, отношения бактерий и фитопланктона с питательными веществами в водной экосистеме Карибского моря и степень загрязнения азотом в зависимости от внесения удобрений в «кукурузном поясе» штата Иллинойс [Дегерменджи и др., 1979, с. 91-94]). Во всех случаях с использованием математических моделей были определены общие условия существования явления аутостабилизации и рассмотрены возможности использования этого явления как эффективного методического и диагностического приема при определении конкретных контролирующих рост факторов для отдельных популяций и смешанных культур.



**Михаэлис Леонор**  
(Leonor Michaelis;  
1875-1949) –  
немецкий,  
американский  
биохимик,  
биофизик.



**Ментен Май**  
(Maud Leonora  
Menten;  
1879-1960) –  
канадский врач.



**Дегерменджи  
Андрей  
Георгиевич**  
(г.р. 1947) –  
отечественный  
биофизик,  
математик;  
академик РАН.

**Модель самоочищения водных экосистем.** Описание динамики бактериопланктона и качества воды водохранилища основано на знании зависимости удельной скорости роста от лимитирующих субстратов и реализуется в рамках «классических» имитационных моделей (в частности, для Красноярского водохранилища [Гительзон и др., 1985]). А вот некоторые

«частные» вопросы решаются путем построения достаточно простых аналитических моделей. Так, **Н.Н. Дегерменджи** [Kopylov et al., 2002; N. Degermendzhi, 2007; Н. Дегерменджи, А. Дегерменджи, 2009] для описания кинетических характеристик процессов самоочищения и экономической оценки ущерба, наносимого сбросами предприятий в совокупности с перепадами температуры на Енисее (после строительства Красноярской ГЭС) использовала уравнение движения для нестационарного потока жидкости [Алёкин, 1970; Антонцев, Мейрманов, 1979]:



**Дегерменджи  
Надежда  
Николаевна**  
(г.р. 1948) –  
отечественный  
биофизик.

$$i_0 - \frac{\partial h}{\partial r} = \frac{v^2}{c^2 R} + \frac{1}{g} \frac{\partial v}{\partial t} + \frac{v}{g} \frac{\partial v}{\partial r}, \quad \frac{\partial w}{\partial t} + \frac{\partial Q}{\partial r} = q,$$

$$\frac{\partial s}{\partial t} + v \frac{\partial s}{\partial r} = -G(s)X, \quad \frac{\partial X}{\partial t} + v \frac{\partial X}{\partial r} = -G(s) \frac{1}{y} X,$$

где  $t$  – время;  $r$  – координата вдоль потока;  $Q$  – расход воды;  $i_0$  – уклон дна;  $h$  – уровень воды;  $I \equiv i_0 - \frac{\partial h}{\partial r}$  – уклон водной поверхности в виде разности

между уклоном дна и глубиной, изменяющийся по потоку;  $v(r, t)$  – средняя скорость на участке  $r$ ;  $g$  – ускорения тяжести;  $R$  – гидравлический радиус;  $c = c(R)$  – коэффициент гидравлической шероховатости (*Shezy factor*);  $q$  – приток на единицу водного потока;  $w(h, t)$  – «живое» сечение;  $X(r, t)$  – биомасса бактериопланктона;  $G(s)$  – удельная скорость роста бактериопланктона как функция  $s$ ;  $s(r, t)$  – концентрация загрязняющего вещества (растворенного органического вещества – РОВ);  $1/y$  – коэффициент урожайности. Эта система решается относительно  $s(r)$  в двух вариантах: при линейной зависимости удельной скорости роста бактериопланктона  $G$  от концентрации загрязняющего вещества  $s$  и с учетом нелинейного замедления роста в соответствии с уравнением Михаэлиса–Ментен. Полученные зависимости позволяют оригинальным образом оценить стоимость ( $m$ ) самоочищения речных экосистем:

$$m = \frac{\alpha[\beta(P - ПДК) + s_{up}(r') - ПДК]}{\beta \cdot ПДК - [s_{up}(r') - ПДК]},$$

$s = \alpha P / (\alpha + m)$ ,  $P$  – концентрация загрязняющего вещества на входе очистного сооружения ( $m$  резко повышается с повышением степени очистки);  $\beta$  – коэффициент перемешивания;  $r'$  – расстояние, на котором был произведен сброс того же загрязняющего вещества с очистных сооружений (концентра-

ция  $s_{up}(r')$ ); в зависимости от требуемой точности оценки  $m$ ,  $s_{up}(r')$  может быть задана в линейной форме или в соответствии с уравнением Михаэлиса–Ментен; ПДК – предельно допустимая концентрация для данного вещества.

В общем случае,  $m = m(F_1, \dots, F_n)$ , т. е. является функцией  $n$  внешних факторов  $F_i$ ; Н.Н. Дегерменджи [N. Degermendzhi, 2007; Н. Дегерменджи, А. Дегерменджи, 2009] оценивает общий ущерб  $\Delta m$  при изменении  $F_i$  (например, температуры воды) Преимуществом предлагаемого подхода является «синтез» теоретических (модельных) и экспериментальных исследовательских этапов (для Красноярского водохранилища экспериментально определены параметры удельной скорости роста бактериопланктона и уравнения Михаэлиса–Ментен под влиянием перманганатной окисляемости почвенного экстракта материала береговых обрушений). В главе 3, раздел 5 уже подчеркивалась эта особенность моделирования красноярской школы математической экологии, что вполне оправдывает оптимизм в возможностях дальнейшего использования этого подхода – «данный экспериментальный метод получения кинетической информации в сочетании с моделированием может найти применение в различных сферах управления водными ресурсами» [N. Degermendzhi, 2007, p. 140].

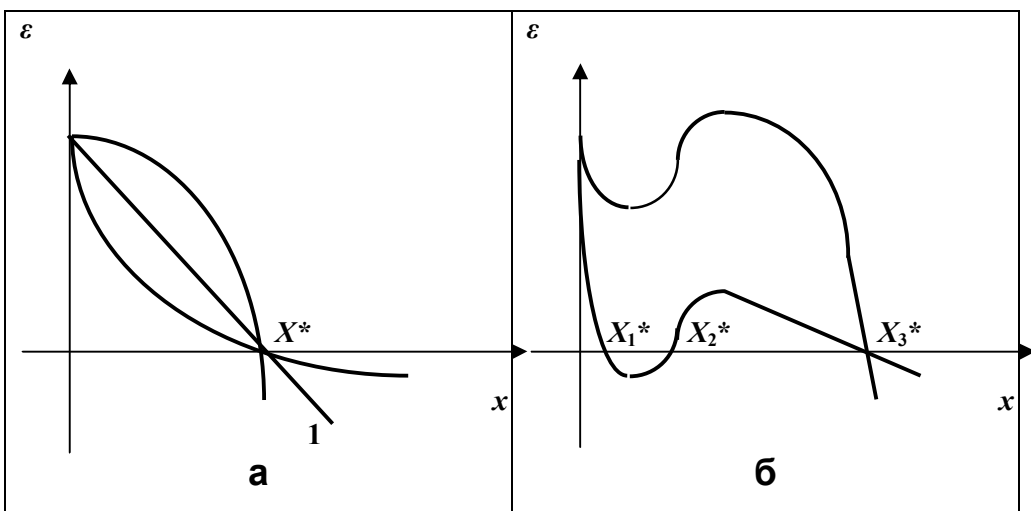
**Модели роста популяций (нелинейная динамика).** Как уже отмечалось, становление математической теории динамики популяций началось с допущения о равномерности распределения особей популяции по пространству (плотность популяции одинакова во всех точках ареала). Очевидно, что это – «слишком сильное» утверждение, и природным популяциям свойственна мозаичность структуры в пространстве. Кроме того, пространственная гетерогенность дополняется и временной неоднородностью – распределение первоначально возникшей флуктуации популяционной плотности по ареалу (этот процесс называют *распространением популяционных волн* [Свирижев, 1987]). Примером такого совместного «действия» временной и пространственной динамики могут служить вспышки численности и опустошительные налеты саранчи (*Schistocerca gregaria*, *Locusta migratoria*, *Nomodacris septemfasciata* и др.) на посевы сельскохозяйственных культур в Африке и Азии. Так, например, область, в пределах которой встречаются стаи *Nomodacris septemfasciata*, в 1500 (!) раз превышает по площади область постоянного обитания одиночной фазы этого вида (см.: [Гиляров, 1990, с. 110]).

Для описания такого рода ситуаций, в «еще более общем» виде (точнее, немного в других обозначениях) можно предложить следующее уравнение роста популяции:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon(x) \cdot x,$$

где  $\varepsilon(x)$  – это некоторый обобщенный коэффициент прироста популяции. Все многообразие зависимостей этого коэффициента от  $x$  можно разделить на два класса (см. **рис. 5.3**):

- монотонное уменьшение  $\varepsilon$  с ростом  $x$ ;
- немонотонная зависимость  $\varepsilon$  от  $x$  (этот тип зависимости наблюдается в популяциях с ярко выраженным групповым поведением и взаимопомощью и известен как *принцип* или *кривая Олли* [Алее, 1931, 1938; Базыкин, Березовская, 1978; Свирежев, Логофет, 1978; Горбань и др., 1982; Горбань, Садовский, 1989; Жижин, 2004]).



**Рис. 5.3.** Два типа зависимости коэффициента  $\varepsilon$  от численности  $x$   
 а – монотонная зависимость; б – немонотонная зависимость типа Олли,  
 прямая 1 дает логистическое уравнение.



**Олли Уард**  
 (Warder Clyde Allee;  
 1885-1955) –  
 американский  
 зоолог,  
 эколог.

Принцип агрегации особей, сформулированный **У. Олли**, сводится к тому, что скопление особей популяции, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой – приводит к повышению способности группы в целом к выживанию. Таким образом, как «перенаселенность», так и

«недонаселенность» может выступать в качестве лимитирующего фактора (определять немонотонность зависимости  $\varepsilon$  от  $x$ ). Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, а с другой стороны, в группе усиливается конкуренция за свет и элементы минерального питания [Одум, 1986]. *Spartina alternifolia* – прибрежный злак рода *Spartina*, распространенный на Атлантическом побережье Северной Америки, будучи более 100 лет тому назад завезенным на Тихоокеанское побережье (залив Уиллапа – Willapa Bay, Washington, USA), демонстрирует эффект Олли [Davis et al., 2004]: количество семян, воспроизводимых им, возрастает, а затем падает с увеличением плотности растений. Лучше всего положительное влияние объединения в группу на выживание сказывается на животных – стаи рыб (выдерживание более высоких токсических нагрузок, бóльшая эффективность в поисках агрегированной пищи), колониальные птицы (неспособность размножаться при уменьшении колонии птиц ниже некоторой границы), общественные насекомые (рой пчел способен в группе выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы в изоляции) и т. д. Принцип Олли постулирует [Одум, 1975, с. 270] «начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)».

Стационарные точки приведенного выше уравнения определяются из условия:

$$dx/dt = \varepsilon(x) \cdot x = 0 ;$$

ясно, что одна из этих точек всегда соответствует нулевому значению характеристики популяции (численности, биомассе и пр.), другие – являются корнями уравнения  $\varepsilon(x) = 0$ . Если  $\varepsilon(x)$  принадлежит к первому классу, то существует еще одна нетривиальная стационарная точка, если ко второму – возможно существование еще нескольких стационарных состояний. При этом в любом случае, состояние с нулевой численностью неустойчиво; другие стационарные точки будут асимптотически устойчивыми, если в этих точках  $d\varepsilon/dx < 0$ , и неустойчивы, если  $d\varepsilon/dx > 0$ . Наличие различных устойчивых стационарных состояний в популяциях, для которых характерна немонотонная зависимость Олли коэффициента прироста от численности, свидетельствует о том, что имеет место некоторая специфическая форма адаптации к окружающей среде, которая позволяет популяции увеличивать свой размер (расширять «емкость» среды [Свиричев, Логофет, 1978; Жижин, 2004]).



**Пространственно-временная неоднородность в популяционных моделях.** Совершенно очевидно, что динамика популяционных систем может определяться как пространственно-неоднородным распределением факторов среды, так и аналогичной неоднородностью взаимодействующих друг с другом популяций. При этом динамические свойства пространственно-неоднородной экосистемы, естественно, будут отличаться от свойств однородной по пространству (например, путем интенсивного перемешивания) экосистемы. **Ю.В. Тютюновым** [2010, с. 10] было предложено следующее различие между пространственно-временными моделями популяционной динамики:



**Тютюнов  
Юрий  
Викторович**  
(г.р. 1962) –  
отечественный  
математик,  
эколог.

- модели явно (т. е. топографически) описывающие пространство (*spatially explicit models*); к этой группе относятся непрерывные модели типа клеточных автоматов, систем «реакция–диффузия–адвекция», модели, описывающие динамику популяций в системе относительно независимых, связанных между собой миграционными потоками местообитаний (*patch abundance models*) и индивидуум-ориентированные модели (*individual-based models*; см. также главу 3, раздел 4), описывающие пространственные перемещения отдельных особей;
- пространственно-неявные модели (*spatially implicit models*); к этой группе относятся непрерывные и дискретные модели метапопуляций (*metapopulations* и *metacommunities models*) и точечные модели, описывающие агрегированную динамику популяционных систем; значительное внимание уделяется уравнениям типа «реакция–диффузия–адвекция», которые позволяют сочетать развитые методы аналитического исследования с мощной современной техникой вычислительных экспериментов.

Для объяснения наблюдаемых феноменов пространственно-временной неоднородности в динамике популяций, Ю.В. Тютюнов использует широкий спектр моделей:

- построение «минимальной» модели пищевых миграций в системе хищник–жертва на примере моделирования пространственно-временной динамики веслоногих рачков – гарпактицид (Harpacticoida: Copepoda; популяционная модель типа «таксис–диффузия–реакция», индивидуум-ориентированная модель, система хищник–жертва [гарпактициды – диатомовые водоросли] с диффузией и таксисом [Тютюнов и др., 2009]),
- модель системы хищник–жертва, в которой пространственно-неоднородные режимы индуцируются исключительно пространственным пове-

дением животных (т. н. *волны убегания–преследования* или *медленный таксис* [Говорухин и др., 2000; Тютюнов, 2010]),

- модель стаеобразования [Tyutyunov et al., 2004],
- модель трофотаксиса хищника [Говорухин и др., 1999, 2000; Тютюнов и др., 2001, 2002; Arditi et al., 2001; Tyutyunov et al., 2008],
- модель возникновения интерференции хищников (проявляется на популяционном уровне как зависимость среднего рациона хищника от его численности [Тютюнов и др., 2010]; наиболее адекватной оказалась трофическая функция, заданная уравнением *Ардити–Гинзбурга* [Arditi, Ginzburg, 1989]; см. следующий раздел 3) и пр.



**Ардити  
Роже**  
(Roger Arditi;  
г.р. ?) –  
французский  
математик,  
эколог.

Далее я проиллюстрирую учет пространственно-временной неоднородности на примере модели стаеобразования.

**Модель стаеобразования с учетом популяционного таксиса.** Таксис (от греч. *taxis* – порядок, расположение) – способность организмов производить передвижения под влиянием какого-либо раздражения; эти движения могут быть как по направлению к раздражителю – *положительный таксис*, так и от него – *отрицательный*. Те раздражители, которые привлекают к себе, называются *аттрактантами* (от лат. *attraхо* – притягиваю), а раздражители, от которых отдаляются, – *репеллентами* (от лат. *repello* – отталкиваю, отгоняю); различают и движения, не ориентированные по отношению к источнику раздражения. Необходимость учета таксиса возникает в экосистемах при моделировании динамики планктонных сообществ, стаеобразовании, вспышек численности насекомых–фитофагов, распространении эпидемий и пр. Проблемы, связанные с такого рода моделированием, привлекли внимание исследователей, начиная, примерно, с 70-х годов прошлого столетия [Keller, 1974; Okubo, 1980; Свирежев, 1987; Kareiva, Odell, 1987; Иваницкий и др., 1991; Murray, 1993; Березовская и др., 1999, 2000; Березовская, Карев, 1999, 2000; Berezovskaya et al., 2001 и др.]. Как мне представляется, самых заметных успехов в этом направлении добились представители ростовской школы математической экологии со своими европейскими коллегами [Тютюнов, Сенина, 1998; Говорухин и др., 1999, 2000; Тютюнов и др., 2001, 2002, 2005, 2009; Arditi et al., 2001; Сенина, Тютюнов, 2002; Tyutyunov et al., 2008].

Подход к описанию пространственно-временной динамики популяций основан на использовании уравнений типа «реакция–диффузия–адвекция» (к такой системе при надлежащем масштабировании сводится модель системы «хищник–жертва»); краевые условия определяют отсутствие

потоков через границы местообитания (замкнутость ареала обитания сообщества). Пространственное поведение животных описывается в предположении, что ускорение движения мигрантов в каждой точке пространства (а не скорость, как в общепринятых моделях таксиса – «быстрый таксис») пропорционально градиенту плотности распределения некоторого стимула – «медленный таксис» [Тютюнов, Сенина, 1998; Говорухин и др., 1999; 2000; Тютюнов и др., 2001; Arditi et al., 2001; Tyutyunov et al., 2008; Тютюнов, 2010], что подтверждается наблюдениями за некоторыми природными популяциями (например, стайными рыбами или растительноядными насекомыми).

Простейшим соотношением, связывающим ускорение таксиса ( $v$  – скорость таксиса) и градиент плотности, является линейная зависимость  $dv/dt = k\nabla x$ . А для того, чтобы учесть силы отталкивания, сменяющие силы притяжения, когда плотность организмов превышает некоторое предпочитаемое ими значение  $x_C$ , используем не постоянный, а зависящий (в простейшем случае линейно) от плотности коэффициент  $k \rightarrow k(1 - x/x_C)\nabla x$ . Получаем уравнение

$$\frac{dv}{dt} = k(1 - x/x_C)\nabla x,$$

имеющее лишь два параметра. Модель пространственно-временной динамики популяции в замкнутой области  $\Omega$  (различной геометрии) приобретает следующий вид [Тютюнов, 2010, с. 18]:

$$\begin{cases} \partial x/\partial t + \operatorname{div}(xv) = \delta_x \Delta x \\ \partial v/\partial t = k(1 - x/x_C)\nabla x - v + \delta_x \Delta v \end{cases}$$

$$n \cdot \nabla x \Big|_{x \in \partial\Omega} = n \cdot v \Big|_{x \in \partial\Omega} = 0.$$

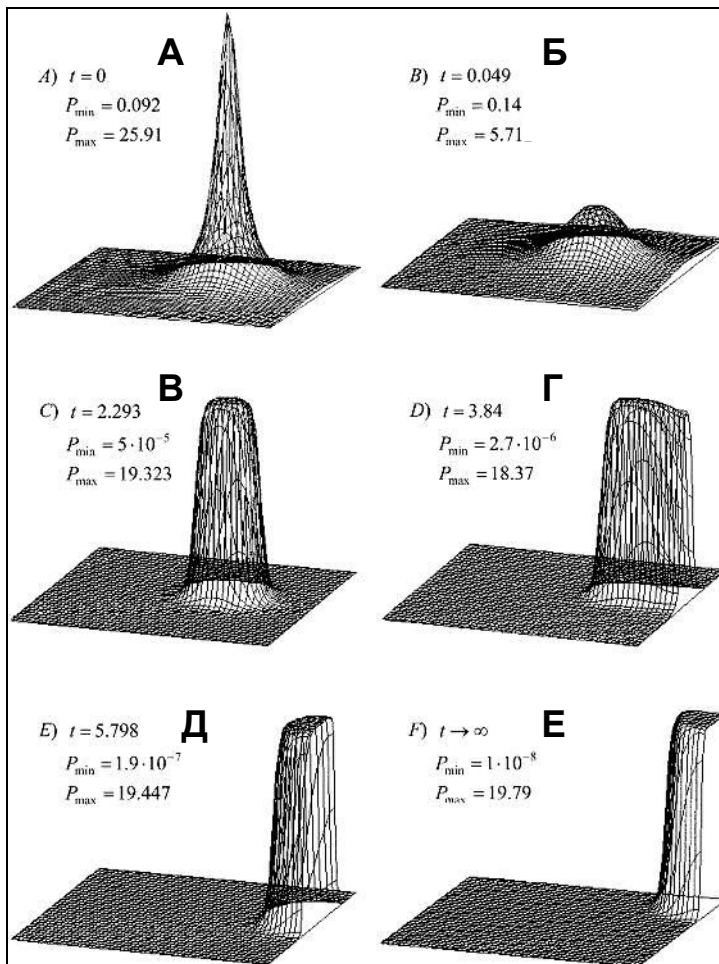
Тютюновым было показано, что если коэффициент аутотаксиса превышает критическое значение

$$k_{C, mn} = \delta_x (\delta_v k_{mn}^2 + v) \frac{x_C}{x(x_C - x)},$$

то происходит монотонная потеря устойчивости однородного режима относительно моды малого неоднородного возмущения ( $k_{mn}$  – волновое число такого возмущения). Во всех случаях (для различной геометрии области  $\Omega$ ) первой «возбуждается» мода, имеющая максимальный пространственный масштаб.

На **рис. 5.4** [Tyutyunov et al., 2004, p. 732] хорошо видно, как с ростом времени растет и начинает «двигаться» волна скопления для этой, достаточно простой, но реалистичной модели. Более того, в её рамках получает объяснение и такая особенность пространственного поведения многих жи-

вотных, как следование вдоль стены (*wall-following behavior*; см.: [Creed, Miller 1990; Jeanson et al. 2005]).



**Рис. 5.4.** Численный эксперимент моделирующий процесс формирования и дальнейшего перемещения скопления организмов в случае сингулярного возмущения однородного распределения; параметры:  $k = 3,7$ ,  $\delta_x = 0,5$ ,  $\delta_v = 0,05$ ,

$v = 0$ ,  $x_C = 10$ ,  $\bar{x} = 1$ , прямоугольная область  $\Omega (L_1 \times L_2)$   $L_1 = L_2 = 1,5$ .

**А** ( $t = 0$ ,  $x_{\min} = 0,092$ ,  $x_{\max} = 25,910$ ), **Б** ( $t = 0,049$ ,  $x_{\min} = 0,146$ ,  $x_{\max} = 5,712$ ),  
**В** ( $t = 2,239$ ,  $x_{\min} = 5,0 \cdot 10^{-5}$ ,  $x_{\max} = 19,323$ ), **Г** ( $t = 3,840$ ,  $x_{\min} = 2,7 \cdot 10^{-6}$ ,  $x_{\max} = 18,370$ ),  
**Д** ( $t = 5,798$ ,  $x_{\min} = 1,9 \cdot 10^{-7}$ ,  $x_{\max} = 19,447$ ), **Е** ( $t \rightarrow \infty$ ,  $x_{\min} = 1,0 \cdot 10^{-8}$ ,  $x_{\max} = 19,790$ ).

Данная модель стаеобразования позволяет описать пространственную динамику изолированной популяции, не учитывая никакие процессы жизнедеятельности популяции, кроме направленных миграций. Качественная картинка (**рис. 5.4**) хорошо согласуется и с экспериментальными наблюдениями (например, [Deneubourg et al., 1990; Camazine et al., 2003]), и с результатами моделирования с использованием сложной (квазиимитационной) модели [Grünbaum, 1994].

### 3. Феноменологические модели. Ценотический уровень

На **рис. 1.1** в первой главе представлена иерархическая организация систем, на которой пунктиром отмечена часть биологической иерархии, исследуемая экологией (особь – ценопопуляция [стадо] – популяция – экосистема [сообщество] – биосфера). Выше я рассмотрел аналитические модели роста отдельных популяций, а теперь перейду к рассмотрению аналитических моделей, позволяющих анализировать взаимоотношения между популяциями или некоторые характеристики сообществ и экосистем в целом.

**Модели системы «хищник–жертва».** Моделям взаимодействующих популяций посвящена не менее обширная литература, чем моделям динамики отдельных популяций. Первыми аналитическими моделями такого рода были модели, независимо предложенные А. Лоткой<sup>13</sup> [Lotka, 1920, 1925] и несколько позже В. Вольтерра [Volterra, 1926b], глубокие исследования которого в области экологических проблем заложили фундамент математической теории биологических сообществ (*математической экологии*). *Модель Лотки–Вольтерра* является феноменологической, непрерывной и построена с использованием аппарата дифференциальных уравнений. Также как в моде-

<sup>13</sup> Как отмечал **А.М. Жаботинский** [1974, с. 65], «математическое моделирование концентрационных колебательных систем началось с работы Лотка» ровно 100 лет тому назад [Lotka, 1910]. Первый вариант модели пренебрегал расходом «резервуара особей»  $A$  и не учитывал конечных продуктов превращения  $x_2$  и описывал гомогенную химическую реакцию (взаимодействие) с затухающими колебаниями концентраций реагентов (взаимодействующих особей):

$$\frac{dx_1}{dt} = \varepsilon_1 A - \gamma_1 x_1 x_2, \quad \frac{dx_2}{dt} = -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2$$



**Жаботинский Анатолий Маркович** (1938–2008) – отечественный, американский биофизик, физхимик.

лях Мальтуса или Ферхюльста–Пёрла, в ней учитываются процессы размножения, смертности и, кроме того, тот или иной тип взаимодействия популяций.

Пусть имеются две популяции, которые совместно обитают в изолированной среде; среда стационарна и обеспечивает в неограниченном количестве всем необходимым для жизни одну из популяций, которую будем называть *жертвой* (численность  $x_1$ ), другая популяция – *хищник* (численность  $x_2$ ) – также находится в стационарных условиях, но питается лишь особями первой популяции (модель такой системы еще называют *моделью «хищник–жертва»*<sup>14</sup>). Тогда взаимодействие популяций (модель Лотки–Вольтерра) можно описать следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \varepsilon_1 x_1 - \gamma_1 x_1 x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2, \end{aligned} \quad (3.1)$$

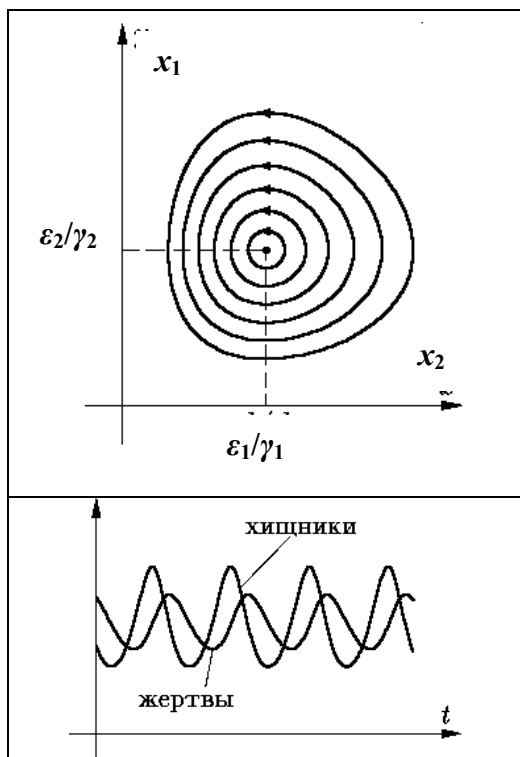
где все коэффициенты – положительны. Первое уравнение этой системы описывает динамику «жертвы»:  $\varepsilon_1$  – коэффициент естественного прироста популяции жертвы (мальтузианский параметр),  $\gamma_1$  – коэффициент «поедания» жертвы хищником (предполагается, что скорость поедания жертв пропорциональна числу встреч хищников и жертв, т. е. произведению  $x_1 x_2$ ). Второе уравнение описывает динамику «хищника»:  $\varepsilon_2$  – коэффициент естественной смертности популяции хищника,  $\gamma_2 = k \cdot \gamma_1$  ( $k < 1$ ) –  $k$ -я часть от полученной в результате поедания жертвы энергии расходуется хищником на воспроизводство, а оставшаяся часть  $(1 - k)$  тратится на поддержание основного обмена, охотничью активность и т. д. Решение системы «хищник–жертва» (3.1) записывается в следующем виде:

$$\exp(\gamma_2 x_1) \cdot \exp(\gamma_1 x_2) = C x_1^{\varepsilon_2} x_2^{\varepsilon_1}, \quad (3.2)$$

где  $C$  – постоянная интегрирования, зависящая от начальных условий. Графический анализ этого решения общеизвестен (см. **рис. 5.5**): в плоскости  $\{x_1, x_2\}$  семейство интегральных кривых (3.2) представляет собой замкнутые, вложенные друг в друга, стремящиеся к эллипсу кривые (*замкнутый цикл*), т. е. численность популяций периодически колеблется около нетривиальной нейтрально-устойчивой точки равновесия  $\tilde{x}_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$  и  $\tilde{x}_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$ , в которой

<sup>14</sup> Можно говорить и более широко о взаимодействии в системе «ресурс–потребитель», поскольку не только хищники и жертвы, но и патогенны и их хозяева, паразиты и их хозяева, травоядные и их пища – это все примеры взаимодействия типа «хищник–жертва».

$dx_1/dt = dx_2/dt = 0$ ; имеется еще одно положение равновесия системы (3.1) – это начало координат (*седло*).



**Рис. 5.5. Фазовый портрет классической вольтеровской модели системы хищник–жертва.**

В. Вольтерра [Volterra, 1926a,b, 1931; Вольтерра, 1976], подводя итог результатам качественного анализа системы (3.1), сформулировал три закона.

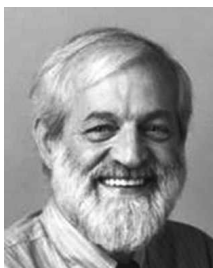
- *Закон периодического цикла.* Флуктуации двух взаимодействующих в соответствии с (3.1) видов периодичны. Период колебаний зависит только от  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  и начальных условий, определяющих  $C$ .
- *Закон сохранения средних.* Средние численности популяций  $\bar{x}_1$  и  $\bar{x}_2$  в течение периода не зависят от начальных условий и постоянны, если постоянны коэффициенты модели  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$ ,  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$ .
- *Закон изменения средних.* Если два вида истребляются равномерно и пропорционально числу их особей, то среднее число жертв возрастает, а хищников – убывает (при этом необходимо выполнение условия: истребляемое количество особей двух видов должно быть достаточно мало, чтобы система «хищник–жертва» сохраняла свои флуктуации). Если истреб-

ляются только хищники, то их среднее число не изменяется, а у жертв оно увеличивается; когда истребляются только жертвы, их среднее число не изменяется, а у хищников оно уменьшается.

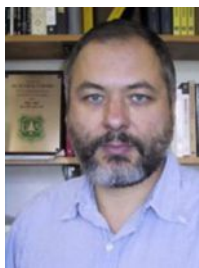
«Совершенно очевиден практический интерес к этим законам. В дальнейшем при рассмотрении сообществ, состоящих из более чем из двух неограниченно долго сосуществующих видов, мы будем стремиться к тому, чтобы обобщить эти законы применительно ко все более сложным ситуациям» [Вольтерра, 1976, с. 228]. Думаю, что именно такое видение развития математической экологии заложило начало процесса «усовершенствования» исходной модели взаимодействия видов. Сегодня известно очень большое число модификаций уравнений системы «хищник–жертва», которые призваны сделать модели «более соответствующими» реальным системам. Фактически, если продолжать двигаться в этом направлении, исследователь будет все дальше и дальше уходить от аналитической объясняющей модели к квазиимитационной или имитационной прогнозирующей модели. Большое число таких «поправок» (различные функции выедания жертвы и насыщения хищника, размножения и смертности хищника, нелинейность размножения, конкуренции и смертности жертв и др.) подробно рассмотрены в монографиях **А.Д. Базыкина** [1985, 2003], **Д. Мюррея** [J. Murray, 2002], **П.В. Турчина** [Turchin, 2003], а также в еще целом ряде монографических работ [Гимельфарб и др., 1974; Свирежев, Логофет, 1978; Свирежев, 1987; Hastings, 1997; Исаев и др., 2001; Morin, 2006 и др.]. Наиболее полное качественное исследование обобщенной системы Лотки–Вольтерра дано, по-видимому, **Ю.А. Пыхом** [1983, с. 39-55]. Обсудить их все – не представляется возможным; ниже я остановлюсь лишь на нескольких модификациях модели (3.1), которые описывают наиболее принципиальные влияния на меж- и внутривидовые отношения в системе «хищник–жертва» и нашли более широкое применение в экологии.



**Базыкин Александр Дмитриевич** (1940-1994) – отечественный математик, биофизик, эколог.



**Мюррей Джеймс** (James Dickson Murray; г.р. 1931) – британский математик.



**Турчин Петр Валентинович** (Peter V. Turchin; г.р. 1958) – отечественный, американский математик, эколог, историк.



**Пых Юрий Александрович** (г.р. 1944) – отечественный математик, биофизик, эколог.



**Учет вида трофической функции.** Прежде всего, в модели системы «хищник–жертва» исследователи пытались учесть различный вид трофической функции хищника. В системе (3.1) количество (или биомасса) жертв, «поедаемых» хищником,  $V(x) = \gamma_1 x$ , т. е. имеет место линейная зависимость  $V(x)$ , называемой трофической функцией или функциональным откликом (англ. *functional response*), от численности (биомассы)  $x$ . Вопрос о виде трофической функции достаточно подробно (экспериментально и теоретически) исследовал **В.С. Ивлев** [1939, 1955; Ivlev, 1939]. На **рис. 5.6** представлены три типа трофической функции, которые были выделены **К. Холлингом** [Holling, 1965]; подробный анализ трофических функций можно найти и в монографии [Петросян, Захаров, 1986, с. 17-19; 1997].

А.Д. Базыкин [1985, с. 30; 2003, с. 47] приводит **табл. 5.3**, в которой представлены различные виды зависимостей, встречающиеся в экологических исследованиях (обобщая результаты В.С. Ивлева, **Н. Рашевского**, **Ж. Моно**, К. Холлинга и др.). Здесь учтены два механизма: вид трофической функции хищника (учет нелинейного характера зависимости скорости выедания хищником жертвы от малой плотности популяции жертвы и насыщения хищника при высокой плотности популяции жертвы) и конкуренция хищников за жертву (отсутствие конкуренции можно интерпретировать лишь для микробиологических сообществ, где в роли «хищника» выступает популяция микроорганизмов, а в роли «жертвы» – находящиеся в растворе питательные вещества; во всех остальных случаях необходимо учитывать конкуренцию между хищниками).



**Ивлев Виктор Сергеевич**  
(1907-1964) –  
отечественный  
зоолог,  
ихтиолог.



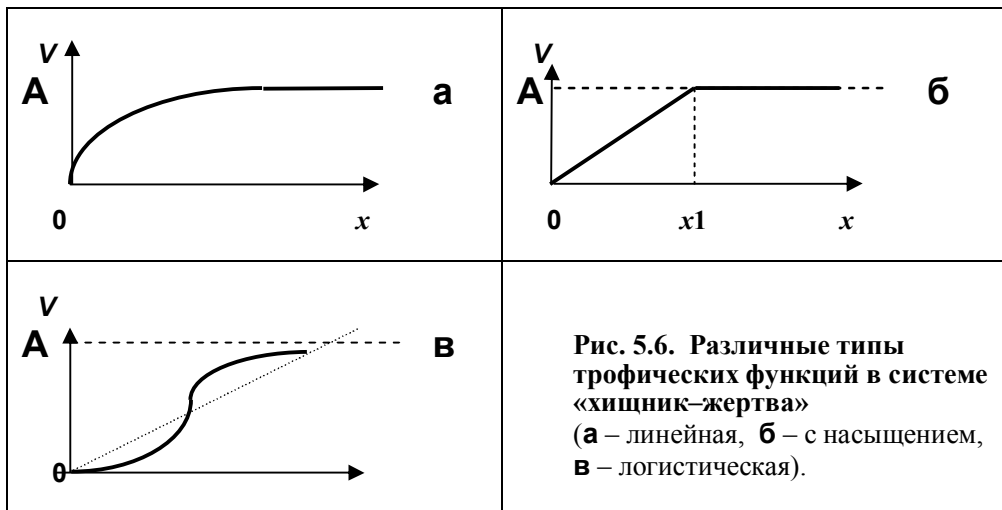
**Холлинг Крауфорд**  
(Crawford Stanley  
[Buzz] Holling;  
г.р. 1930) –  
канадский  
эколог, системолог.



**Рашевски Николас**  
(Nicolas Rashevsky;  
1899-1972) –  
отечественный,  
американский  
биофизик,  
математик.



**Моно Жак**  
(Jacques Lucien  
Monod; 1910-1976)  
– французский  
биохимик; лауреат  
Нобелевской  
премии (1965 г.).



**Рис. 5.6. Различные типы трофических функций в системе «хищник–жертва»**  
**(а** – линейная, **б** – с насыщением, **в** – логистическая).

Анализ устойчивости моделей с разным типом трофической функции [Свирижев, Логофет, 1978] позволяет прийти к некоторым содержательным выводам. Например, если трофическая функция имеет тип II по Холлингу (**б**), то хищник не может выступать в качестве регулятора, обеспечивающего стабильность популяции жертвы и, тем самым, всей системы в целом. Если же в систему «хищник–жертва» входят виды, которые способны к достаточно сложному поведению («рысь гонится за обедом, заяц – за жизнью»; тип III по Холлингу [**в**]), то в такой системе возможно существование устойчивого не-тривиального равновесия.

Таблица 5.3

**Возможные виды трофической функции для первого уравнения системы (3.1)**

Наличие конкуренции	Тип трофической функции $V(x)$ по Холлингу		
	I	II	III
Отсутствует	$\gamma_1 x_1 x_2$	$\frac{\gamma_1 x_1 x_2}{1 + \alpha x_1}$	$\frac{\gamma_1 x_1^2 x_2}{1 + \alpha x}$
Присутствует	$\frac{\gamma_1 x_1 x_2}{1 + \beta x_2}$	$\frac{\gamma_1 x_1 x_2}{(1 + \alpha x_1)(1 + \beta x_2)}$	$\frac{\gamma_1 x_1^2 x_2}{(1 + \alpha x_1^2)(1 + \beta x_2)}$

*Примечание.*  $\alpha$  – константа, имеющая размерность величины, обратной плотности популяции, и по смыслу близкая *индексу Ивлева* [1955];  $1/\beta$  – плотность популяции хищника, при которой его рацион вдвое меньше, чем в отсутствие конкуренции за жертву. Более подробно см.: [Тютюнов и др., 2010].

Экспериментальные оценки индивидуального рациона двух видов коловраток-фитофагов (*Brachionus calyciflorus* и *Philodina acuticornis*) в лабораторных монокультурах микроводорослей (*Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda* и *Synechocistis* sp.) были использованы для идентификации моделей трофической функции, учитывающих эффект плотностной зависимости рациона (интерференции хищников) [Тютюнов и др., 2010]. Идентифицировались три функции –  $V(x_1, x_2)_{BDA}$  [Beddington, 1975; DeAngelis et al., 1975],  $V(x_1, x_2)_{RD}$  [Ratio-Dependent; Arditi, Ginzburg, 1989; Abrams, Ginzburg, 2000] и  $V(x_1, x_2)_{GRD}$  [Generalizes Ratio-Dependent; Tyutyunov et al., 2008]:

$$V(x_1, x_2)_{BDA} = \gamma_1 x_1 / (1 + ax_1 + \beta x_2)$$

$$V(x_1, x_2)_{RD} = (\gamma_1 x_1 / x_2) / (1 + ax_1 / x_2)$$

$$V(x_1, x_2)_{GRD} = \gamma_1 x_1 / (x_2 / x_{2-0} + \exp[-x_2 / x_{2-0}] + ax_1)$$

где  $x_{2-0}$  – плотность «популяции», состоящей из одного-единственного хищника.

Результаты экспериментов и оценка адекватности моделей позволили сделать авторам вывод о том, что зависимости RD и GRD обеспечивают практически одинаковое приближение, функция BDA оказывается менее эффективной.

**Модель Мэя–Холлинга–Тэннера (учет «логистической поправки»).** Рассмотрим модификацию модели (3.1), в которой скорость роста популяции жертв складывается (с учетом знака воздействия) из трех величин:

- скорости размножения в отсутствие хищников,
- влияния межвидовой конкуренции за пищу при ограниченных ресурсах (для случая конкурирующих производителей это влияние ограниченных сырьевых ресурсов),
- влиянию хищников, в предположении, что хищник перестает убивать, когда насыщается.



**Тэннер Джеймс**  
(James T. Tanner;  
1914-1991) –  
американский  
орнитолог,  
эколог  
(фото 1935 г.).

Скорость роста популяции хищников строится так же, как в модели Лотки–Вольтерра, в предположении, что жертвы встречаются редко. Если для поддержания жизни одного хищника нужно  $J$  жертв, то популяция из  $x_1$  жертв сможет обеспечить пищей  $x_1/J$  хищников (число не может превысить эту критическую величину). Объединяя эти предположения, получаем модель, которую независимо предложили и анализировали К. Холлинг [Holling, 1959], Р. Мэй [May, 1973] и Дж. Тэннер [Tanner, 1975]:

$$\frac{dx_1}{dt} = \varepsilon_1 x_1 - \theta_1 x_1^2 - \gamma_1 x_1 x_2 \frac{1}{D - x_1},$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \varepsilon_2 x_2 - \theta_2 x_2^2 / x_1,$$

где  $\theta_1 = \varepsilon_1/K$  и  $\theta_2 = \varepsilon_2 J$  – коэффициенты внутривидовой конкуренции,  $K$  – предельное значение популяции жертвы, которое может быть достигнуто при её росте без воздействия хищника,  $D$  – доля популяции, которая может «спрятаться» от хищника. В этой модели возникают незатухающие колебания (на фазовом портрете имеется предельный цикл) при следующем соотношении коэффициентов:

$$\varepsilon_2 < \frac{\varepsilon_1}{K} \cdot \frac{K - D - 2}{1 + D}.$$

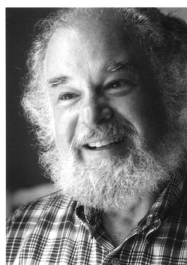
Модели Мэя–Холлинга–Тэннера близка *модель Розенцвейга–Мак-Артура* [Rosenzweig, Mac-Arthur, 1963; Исаев и др., 2001]:

$$\frac{dx_1}{dt} = \varepsilon_1 x_1 - \theta_1 x_1^2 - \gamma_1 x_1 x_2 \frac{1}{D - x_1},$$

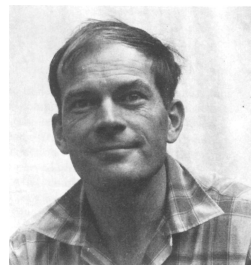
$$\frac{dx_2}{dt} = \varepsilon_2 x_2 - \theta_2 x_1 x_2 / (D - x_1),$$

Эта модель, в зависимости от параметров, имеет либо нетривиальную стабильную точку, либо стабильный цикл. Замечу, что и модель Мэя–Холлинга–Тэннера, и модель Розенцвейга–Мак-Артура, достаточно активно используются в математической экологии (примером тому могут служить многочисленные доклады и на конференции "Математическая теория биологических процессов" в Калининграде [Гончаров, Елизаров, 1976; Каганова, 1976; Киселёв, Хлебопрос, 1976 и др.], и через 30 лет на конференции BIOMAT-2007 в Бразилии [Berio et al., 2007; Carrasco-Espinoza et al., 2007; González-Olivares et al., 2007 и др.]). Достаточно подробный анализ модели Мэя–Холлинга–Тэннера с различными типами трофических функций по Холлингу выполнен китайскими математиками [Qian Wang et al., 2003].

Очень интересную интерпретацию модели Розенцвейга–Мак-Артура предложил П. Турчин [Turchin et al., 2000; Turchin, 2003]. На **рис. 5.7** пред-

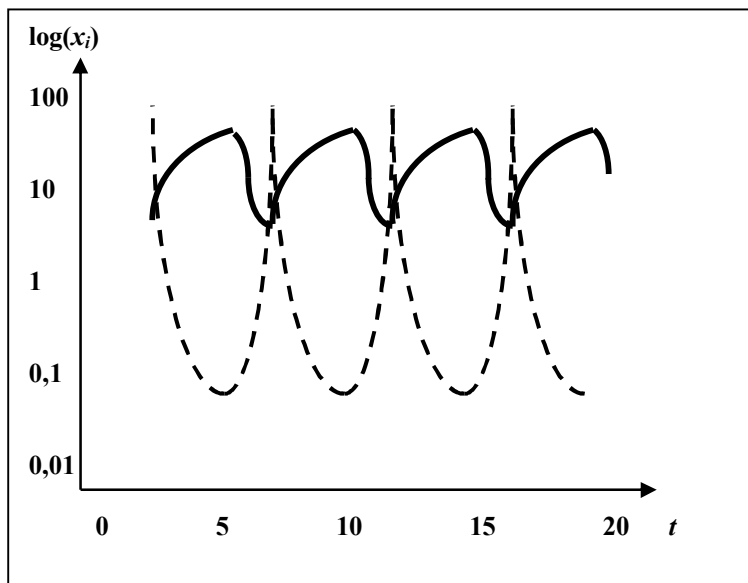


**Розенцвейг Майкл**  
(Michael L. Rosenzweig;  
г.р. 1938) –  
американский  
зоолог, эколог.



**Мак-Артур Роберт**  
(Robert MacArthur;  
1930-1972) –  
американский  
математик, эколог.

ставлена динамика жертвы (сплошная линия) и хищника (пунктирная линия) для некоторой гипотетической ситуации (стабильный цикл).



**Рис. 5.7.** Модель Розенцвейга–Мак-Артура в интерпретации П. Турчина [Turchin, 2003] (пояснения в тексте).

Именно на этой особенности реализации модели Розенцвейга–Мак-Артура и построено объяснение Турчина [Turchin et al., 2000; Turchin, Hanski, 2001] реальных данных (наблюдения за полевками и леммингами [*Lemmus lemmus* L.] в северной Финляндии). Он статистически доказывает, что у полевок пики «тупые», а у леммингов – «острые», и делает вывод, что полевки, скорее, жертвы, а лемминги – хищники. Известно, что лемминги едят мох, и, на самом деле, они – травоядные, поэтому из остроты пиков следует, что лемминги потребители, а не ресурсы. Причины колебания у полевок и леммингов разные, хотя образ жизни у них похожий. Для полевок было доказано с помощью экспериментов, что их главный хищник – ласка (*Mustela nivalis* L.); подобные данные есть и по ласкам, и показано, что колебания их численности согласуются с колебаниями численности полевок согласно модели «хищник-жертва».

**Обобщенная модель А.Н. Колмогорова.**

В наиболее общем виде взаимоотношения в системе «хищник–жертва» описал и исследовал А.Н. Колмогоров [Kolmogoroff, 1936<sup>15</sup>; Колмогоров, 1937, 1972], который вообще отказался от задания явных выражений для характеристики популяций и их взаимоотношений (переход от «жестких» к «мягким» моделям), ограничившись лишь самыми общими качественными предположениями об их виде («к сожалению, наиболее интересный качественный вывод теории Вольтерра о том, что за исключением стационарного случая..., любые начальные условия... приводят к периодическим колебаниям численностей... с амплитудой, зависящей от начальных условий, является следствием именно выбранной Вольтерра специальной формы уравнений» [Колмогоров, 1972, с. 102]). Модель выглядит следующим образом:

$$\frac{dx_1}{dt} = K_1(x_1) \cdot x_1 - L(x_1) \cdot x_2, \quad \frac{dx_2}{dt} = K_2(x_1) \cdot x_2, \quad (3.3)$$

где  $K_1$  и  $K_2$  – коэффициенты размножения жертв и хищников, соответственно;  $L$  – число жертв, истребляемых в единицу времени одним хищником. При этом для биологической интерпретации этих функций сделан ряд предположений.



**Колмогоров  
Андрей  
Николаевич**  
(1903–1987) –  
отечественный  
математик;  
академик  
АН СССР.

<sup>15</sup> PDF-ый вариант этой статьи был любезно предоставлен мне профессором Д.О. Логофетом, который, в свою очередь, получил его из библиотеки университета в Тасмании. Кстати, знакомство с первоисточником позволило Логофету сделать несколько замечаний к одному из исторических обзоров [Ермолаева, 2002]. Так, в обзоре говорится (с. 65), что «Колмогоров рассматривает с других позиций тот же вопрос о динамике популяций, который изучал Вольтера». Непонятно, с каких это «других позиций», если сам А.Н. Колмогоров пишет в аннотации к статье [Kolmogoroff, 1936, p. 74]: «*analoghe a quelle gia considerate dal Volterra*» (аналогичные тем, которые уже рассмотрены Вольтерра). Фактически «позиции» авторов соотносятся как частный (Вольтерра) и общий случай (Колмогоров) по виду правой части нелинейной системы из двух обыкновенных дифференциальных уравнений в качестве модели динамики двух взаимодействующих популяций. И еще одна поправка. В обзоре читаем (с. 66): «Исходные предпосылки у Колмогорова тоже иные, чем у Вольтерра, т. к. он строил свою модель с учетом возрастного состава популяции», что не соответствует действительности... Эти примеры лишний раз свидетельствуют о том, как осторожно следует относиться к тем или иным историческим фактам, которые лучше всего изучать по первоисточникам.

- Прежде всего, считается, что в популяции хищников отсутствует внутривидовая конкуренция ( $L$  и  $K_2$  не зависит от  $x_2$ ).
- Предполагается, что прирост за малые промежутки времени числа жертв при наличии хищников описывается первым уравнением системы (3.3).
- $\frac{dK_1}{dx_1} < 0$ ,  $K_1(0) > 0 > K_1(\infty) > -\infty$ . Смысл этих неравенств состоит в том, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищников считается монотонно убывающим с возрастанием численности жертв, переходя от положительных значений к отрицательным; это отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов, необходимых для существования жертв.
- $\frac{dK_2}{dx_1} > 0$ ,  $K_2(0) < 0 < K_2(\infty)$ . Это ограничение заключается в том, что с ростом численности жертв коэффициент размножения хищников возрастает, переходя от отрицательных значений (когда нечем питаться) к положительным.
- $L(x_1) > 0$  при  $x_1 > 0$ .

Исследование поведения решений системы (3.3) позволило Колмогорову сделать следующие выводы. У системы (3.3) имеется 2 или 3 стационарные точки в положительном квадранте ( $x_1 \geq 0$  и  $x_2 \geq 0$ ):

- точка  $(0, 0)$ ;
- точка  $(A, 0)$ , где  $A$  определяется из уравнения  $K_1(A) = 0$ ;
- точка  $(B, C)$ , где эти координаты определяются из уравнений  $K_2(B) = 0$ ,  $K_1(B) \cdot B - L(B) \cdot C = 0$ ; эта точка отлична от второй только в случае  $K_1(B) > 0$ , т. е. когда  $B < A$ .

Исследование поведения траекторий в окрестностях стационарных точек позволяет определить условия [Колмогоров, 1972, с. 103-106; Свирежев, Логофет, 1978, с. 102-103; J. Murray, 2002, p. 101-103], при которых в этой системе возможно естественное (без каких-либо специальных предположений) существование предельного цикла.

В модели Колмогорова сделано одно весьма важное допущение: предполагается, что  $\frac{dK_1}{dx_1} < 0$ ,  $K_1(0) > 0 > K_1(\infty) > -\infty$ ; это означает, что в популяции жертв имеется механизм регуляции их численности даже в отсутствии хищника. Поэтому вопрос о том, возможно ли устойчивое нетривиальное равновесие в системе «хищник–жертва» (3.3) только за счет регулирования численности жертв хищником (для модели (3.1) с трофической функцией II типа по Холлингу [рис. 5.66] только хищник не может быть регулятором), остается открытым.

Изменяя  $K_1(x_1)$ ,  $K_2(x_1)$ ,  $L(x_1)$ , можно получить целый «спектр» моделей, в которых тем или иным образом учитываются многочисленные биоло-

гические ограничения и особенности взаимодействия популяций (см., например: [Петросян, Захаров, 1986, с. 12] или [Терехин, 2002]).

Еще более обобщенная непараметрическая модель проанализирована в работе [Rescigno, Richardson, 1965; Исаев и др., 2001, с. 40-41; Недорезов, Утюпин, 2011, с. 164-165]:

$$dx_1/dt = x_1 G_1(x_1, x_2), \quad dx_2/dt = x_2 G_2(x_1, x_2). \quad (3.4)$$

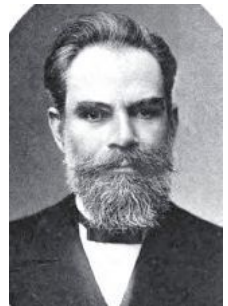
Если в (3.4) наложить некоторые ограничения на относительные скорости роста численности популяций  $G_k$ ,  $k = 1$  или  $2$  ( $G_1$  является убывающей функцией и  $x_1$  [в результате усиления действия внутривидовых регуляторных механизмов], и  $x_2$  [интенсивности хищничества];  $G_1$  растет с ростом  $x_1$  [вследствие улучшения питания] и убывает с ростом  $x_2$  [также в силу усиления действия внутривидовых регуляторных механизмов]; при малых значениях  $x_1$  и  $x_2$  скорость роста численности жертв  $G_1 > 0$ , а  $G_2 < 0$ ; наконец, численность жертв ограничена при отсутствии хищников [ $G_1(x_1, 0) = \text{const}$ ]), то в такой модели реализуется также два режима, как и в модели Лотки–Вольтерра. Это вполне соответствует представлениям Ю.А. Пыха [2009, с. 104] о том, что «все введенные до сих пор целевые функции являются для этих систем энергетическими функциями **Ляпунова**<sup>16</sup>, то есть экосистема в своем развитии эволюционирует в направлении достижения максимума таких функций, а положение равновесия, к которому приближается система, определяется структурой её матрицы взаимодействий и видом функций отклика. Это, в частности, означает, что все существующие ограничения определяются самой моделью экосистемы».

### Модели системы «хищник–жертва» (запаздывание аргументов).

Как уже отмечалось выше, В. Вольтерра [1976, с. 162-227] одним из первых проанализировал модели взаимодействующих популяций с запаздыванием. Назову и хорошо известную модель [Wangersky, Cunningham, 1957] динамики системы «хищник–жертва», в которой учитывались два основных фактора –

<sup>16</sup> Непрерывная на фазовом пространстве динамической системы функция называется энергетической функцией Ляпунова, если она имеет непрерывную производную по времени в силу системы, положительную на множестве неблуждающих точек [Meyer, 1968; Пых, 2009].

**Ляпунов Александр Михайлович** (1857-1918) –  
отечественный математик, механик;  
академик Императорской Санкт-Петербургской  
и Российской академий наук.





внутривидовая конкуренция среди жертв и запаздывание в размножении хищников:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= K_1 x_1(t) \cdot [K_5 - x_1(t)] - K_2 x_1(t) \cdot x_2(t), \\ \frac{dx_1}{dt} &= -K_3 x_2(t) + K_4 \cdot x_1(t - \tau) \cdot x_2(t - \tau),\end{aligned}$$

где  $K_1 \div K_5$  – положительные коэффициенты.

Эта система имеет три положения равновесия:

$$\begin{aligned}x_1 &= x_2 = 0; \\ x_1 &= K_5 > 0, \quad x_2 = 0; \\ x_1 &= K_3/K_4, \quad x_2 = K_1/K_2(K_5 - K_3/K_4),\end{aligned}$$

среди которых наибольший интерес представляет третье, соответствующее стационарному режиму сосуществования жертв и их хищников. Анализ устойчивости этой точки равновесия был дан в обзоре [Goel et al., 1971], а полное аналитическое исследование этой системы с выделением области устойчивости в пространстве параметров системы и области возникновения автоколебаний – в другой работе [Горяченко, 1982].

Среди неисследованных вопросов, которые представляют существенный интерес, указывают [А. Колесов, Ю.С. Колесов, 1993, с. 120], например, на анализ свойств релаксационных циклов для системы конкурирующих видов:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \frac{\lambda}{1+a} [1 + a\{1 - x_2(t)\} - x_1(t - T)] \cdot x_1(t), \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{\lambda}{1+a} [1 + a\{1 - x_1(t)\} - x_2(t - T)] \cdot x_2(t),\end{aligned}$$

где  $\lambda$  – большой параметр, характеризующий конкуренцию двух «сильно плодовитых» видов-близнецов, и системы двух хищников, конкурирующих за одной также «сильно плодовитой» жертвой:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \frac{\lambda}{1+a_1+a_2} [1 + a_1\{1 - x_2(t)\} + a_2\{1 - x_3(t)\} - x_1(t - T)] \cdot x_1(t), \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 [x_1(t) + a_{23}\{x_2(t) - x_3(t)\} - x_2(t - T_2)] \cdot x_2(t), \\ \frac{dx_3}{dt} &= r_3 [x_1(t) + a_{32}\{x_3(t) - x_2(t)\} - x_3(t - T_3)] \cdot x_3(t).\end{aligned}$$

Примечателен вывод, который делается в конце этой работы [А. Колесов, Ю.С. Колесов, 1993, с. 120-121]: «мы считаем, что не может быть построена общая теория релаксационных колебаний в системах с запаздыванием. Более того, представляется, что её построение вообще возможно

только для систем, обладающих определенной неформальной внутренней логикой... Тем самым при распространении наших результатов на другие экологические задачи... следует соблюдать осторожность, в частности, обязательно нужно широко использовать численные эксперименты».

Динамика численности изолированной популяции с запаздыванием в рождаемости и соответствующая ей система хищник–жертва была исследована в работе [Недорезов, Утюпин, 2003]. Для популяции жертв было сделано допущение, что в процессе появления новых особей принимают участие только те особи, которые жили некоторое время назад (точнее, только те из них, которые дожили до настоящего момента). Исследование общих свойств моделей, их динамических режимов, в частности, показало, что запаздывание в предложенной форме не приводит к неустойчивости нетривиальных состояний равновесия.

\* \*  
\*

Детерминированная непрерывная модель Лотки–Вольтерра имеет основополагающее значение для математической (и теоретической) экологии не только как первое аналитическое описание взаимодействующих популяций, но прежде всего как модель, позволяющая объяснить многие реально наблюдавшиеся явления. В частности, для системы «растение–насекомое» можно привести следующий пример [Уиттекер, 1980, с. 48–49].

Зверобой (*Hypericum perforatum* L.) – растение, являющееся токсичным для крупного рогатого скота, было интродуцировано из Европы в западные районы США и вскоре стало главным засорителем пастбищ. Для борьбы с этим сорняком из Европы были завезены листоеды (*Chrysolina quadrigemina* [Suffrain, 1851]), питающиеся зверобоем. За короткий срок эти жуки уменьшили количество зверобоя, доведя его почти до полного уничтожения. Однако сорняк не исчез полностью, а сохранился при низкой численности в затененных участках лесов, где жуки не могут активно его потреблять (*эффект «укрытия от хищника»*, наблюдавшийся еще в опытах с простейшими Г.Ф. Гаузе [1934а; 2002, с. 118–126]). После «победы» численность *Chrysolina quadrigemina* также резко уменьшилась. Эти наблюдения позволили сделать такие выводы:

- растение-жертва выживает, когда имеет укрытие от хищника;
- относительная стабильность растения поддерживается хищником, который предотвращает взрывообразное разрастание популяции растения на пастбище;

- животное-хищник, популяция которого в состоянии «догнать» в росте популяцию растения, осуществляет эффективную борьбу с этим растением в пределах пастбища;
- именно этот хищник, а не устойчивость к среде обитания обуславливают современное распределение растения;
- наконец, механизм контроля почти не видим, и очень трудно дать объяснение причинам, которые регулируют численность данной популяции, а также ответить на вопрос, почему её распространение в основном ограничено, к примеру, лесами.

Подобное взаимодействие может быть учтено в модели (3.1), если в уравнениях члены вида  $x_1 \cdot x_2$  заменить на  $(x_1 - B) \cdot x_2$ , где  $B$  – количество жертв, которые могут избежать встречи с хищником (в данном случае, – особи зверобоя, «укрывшиеся» в лесу). Таким образом, в новой модели учитывается только потребление «излишка» жертв; если  $x_1 < B$ , то этот член считается равным нулю. Использование подобной формализации для описания части жертв, укрывающейся от хищника, позволяет получить модельное взаимодействие с устойчивой точкой равновесия.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что модели типа Лотки–Вольтерра, прежде всего, предназначены для объяснения поведения основных характеристик сообщества. Однако многие исследователи пытались и пытаются использовать подобные модели и для прогноза. И если это удавалось, например, для сообществ популяций простейших (опыты Гаузе), то для популяций более высоко развитых организмов подобного рода попытки быстро заводили в тупик<sup>17</sup>. На этой основе формулировались критические замечания в адрес модели «хищник–жертва», их либо совсем отрицали, либо подвергали «усовершенствованиям». При этом забывалось, что целью Вольтерра было не описание какой-либо конкретной экосистемы, а исследование некоторых общих свойств; «естественно, что при этом не обойтись без сильных упрощений реальной картины [Свирижев, 1976, с. 250]. И еще одна цитата. «Основная особенность системы Лотки–Вольтерра, благодаря которой она стала классической и в какой-то мере эталонной для многих последующих моделей мате-

<sup>17</sup> Так, при попытке спрогнозировать динамику реальной системы «рыси–зайцы» по модели Лотки–Вольтерра (3.1) были получены такие результаты, которые позволили **М. Гил-пину** [Gilpin, 1973] назвать статью "Едят ли зайцы рысей?" ("Do hares eat lynx?"). Почти через 30 лет П. Турчин с коллегами [Turchin et al., 2000] называет статью "Лемминги: жертвы или хищники"...



**Гилпин Майкл** (Michael E. Gilpin, г.р. ? ) – американский биофизик, кибернетик, эколог.

матической экологии, состоит в том, что на основе очень упрощенных представлений о характере закономерностей, описывающих поведение системы, сугубо математическими средствами было выведено заключение о качественном характере поведения такой системы – о наличии в системе колебаний плотности популяций» [Базыкин, 1985, с. 25].

**Модели конкуренции популяций.** Одновременно с моделью «хищник–жертва», А. Лотка и В. Вольтерра предложили и модель конкуренции популяций:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \varepsilon_1 x_1 \frac{K_1 - x_1 - r_1 x_2}{K_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \varepsilon_2 x_2 \frac{K_2 - x_2 - r_2 x_1}{K_2}, \end{aligned} \quad (3.5)$$

где  $x_1$  и  $x_2$  – численности конкурирующих видов;  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  – скорости роста этих видов,  $r_1$  и  $r_2$  – коэффициенты конкуренции;  $K_1$  и  $K_2$  – максимально возможное число особей соответствующих видов при неограниченном росте популяций в данных условиях (предельно допустимый объем популяции; см., например: [Алексеев и др., 1992; Ризниченко, Рубин, 1993; Терехин, 2006]).

Система (3.5) основана на двух логистических уравнениях роста с взаимными ограничениями. В этом случае имеют место четыре процесса, которые одновременно с разной «силой» тормозят потенциальные возможности размножения популяций (см., например, [Гаузе, 2002, с. 50; Morin, 2006, p. 35-40]), описываемых моделью Лотки–Вольтерра (3.5):

- первый вид замедляет свой рост за счет собственного роста (увеличение  $x_1$ );
- аналогично, за счет увеличения  $x_2$  происходит замедление роста второго вида;
- рост первого вида (увеличение  $x_1$ ) уменьшает возможности роста второго вида (за счет роста  $r_2 x_1$ );
- аналогично, рост второго вида также отрицательно влияет на скорость роста первого вида (за счет роста  $r_1 x_2$ ).

Таким образом, коэффициенты конкуренции количественно выражают степень влияния или степень эквивалентности одного вида по сравнению с другим. Результат конкуренции качественно определяется по соотношению коэффициентов конкуренции и предельно допустимым объемам популяции [Pielou, 1969, 1974, 1977; Уиттекер, 1980; J. Murray, 2002; Ризниченко, 2003; Morin, 2006]:

$r_1 < K_1 / K_2$ ,	$r_2 > K_2 / K_1$	– выживает только первый вид;
$r_1 > K_1 / K_2$ ,	$r_2 < K_2 / K_1$	– выживает только второй вид;
$r_1 > K_1 / K_2$ ,	$r_2 > K_2 / K_1$	– выживает один из видов (в зависимости от $\varepsilon_1$ и $\varepsilon_2$ );
$r_1 < K_1 / K_2$ ,	$r_2 < K_2 / K_1$	– выживают оба вида.

Из этих четырех случаев наиболее интересным является последний, когда два вида могут существовать в равновесном состоянии. В этом случае каждый из видов ограничивает рост своей популяции в большей степени, чем воздействует на этот рост другой вид. Такая ситуация возможна, например, в том случае, когда экологические ниши видов дифференцированы по некоторым гиперосоям так, что каждый из видов более удачно конкурирует в своей области.

Интерес к экспериментальным работам по конкуренции взаимодействующих видов был индуцирован исследованиями Г.Ф. Гаузе [Gause, 1932, 1934a,b, 1935; Гаузе, 1934a,б, 1935, 1945, 2002; Кузнецова, 2000]<sup>18</sup>; в экологии растений такими же классическими считаются исследования Дж. Харпера [Harper, 1977]. Экологам хорошо знакомы графики роста биомассы *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* в чистых и смешанных популяциях (см. **рис. 5.8**) [Гаузе, 1934б, 2002, с. 95-110]; здесь же Гаузе дает расчет коэффициентов уравнения (3.5). Правда, этот расчет вызывает ряд вопросов, и поэтому далее я приведу достаточно обширную цитату из монографии **В.Н. Тутубалина** с соавторами [1999, с. 115-117]:

18

«Никакие математические теории не могут быть приняты биологами без самой тщательной экспериментальной проверки. Мы можем только присоединиться к тем замечаниям, которые были сделаны анонимным автором в журнал *Nature* (1931) по поводу математической теории борьбы за существование, предложенной Вольтерра: "Все эти уравнения заимствованы из математической физики и сами по себе они еще не убедительны для биологов. А между тем к экспериментальным исследованиям, которые могли бы их проверить, в сущности, еще и не приступали". Прежде всего, у многих могут появиться весьма законные сомнения: выражают ли приведенные в предыдущей главе уравнения борьбы за существование сущность процессов конкуренции, или они являются чем-то совершенно искусственным? Все хорошо помнят попытки чисто формально изучить явления наследственности, вычисляя сходство между предками и потомками, которое не позволило проникнуть в механизм этих процессов и было в дальнейшем совершенно оставлено. Чтобы рассеять эти сомнения и показать, что приведенные уравнения действительно выражают механизм конкуренции, мы обратимся сейчас к экспериментальному изучению довольно простого случая, где оказывается возможным непосредственно измерять факторы, управляющие борьбой за существование, и таким путем проверить справедливость наших теоретических уравнений» [Гаузе, 2002, с. 60].

«В еще большее недоумение приводит дальнейшее детальное рассмотрение процесса обработки данных с целью сопоставления их с уравнениями конкуренции. Первое, что следует сделать, это как-то оценить по экспериментальным данным параметры уравнений (3.4). В любом из уравнений этой системы допустимо положить равной нулю численность конкурирующего вида. Тогда получится одновидовая популяция с ее логистическим ростом. Поэтому параметры  $\varepsilon_i$ ,  $K_i$ ,  $i = 1, 2$ , можно определить на основании экспериментов с одновидовыми популяциями. Гаузе так и делает. Но, видимо, не всё было благополучно с техникой глазомерного (после выпрямления графика) определения параметров логистических кривых, которой пользовались в начале нашего века: непонятным образом Гаузе ухитрился в два-три раза понизить параметры  $\varepsilon_i$ , определяющие скорость экспоненциального роста популяции на том участке времени, когда она мала в сравнении с предельной емкостью среды. При такой ошибке в оценке параметра всякое сопоставление фактических численностей с системой уравнений сразу теряет смысл. Это означает, что, вполне владея приемами качественного анализа системы уравнений конкуренции, Гаузе, видимо, не понимал, что дифференциальные уравнения задают не только сами траектории, т.е. качественную картинку, но и скорость движения по этим траекториям...

Далее, параметры конкуренции видов  $r_1$  и  $r_2$  Гаузе пытается определить по устанавливающимся в эксперименте равновесным численностям видов. В принципе, это правильно, так как при известных параметрах логистического роста параметры конкуренции легко определяются из условия, что в точке равновесия численностей правые части уравнений системы (3.4) обращаются в нуль. Но вот беда: в экспериментах Гаузе равновесные численности вообще никогда не устанавливаются – до самого конца опыта не прекращаются значительные колебания численностей. Этот факт не совместим с системой (3.5) и, как кажется на основании обсуждений со специалистами, до сегодняшнего дня представляет некую тайну для экологии... Хочется, конечно, списать эти колебания на ошибки в определении численностей, которые у Гаузе особенно велики для больших численностей, но скорее всего это не так: происходит нечто, совершенно не предусмотримое уравнениями конкуренции. Во всяком случае, оценки, которые дает Гаузе для параметров конкуренции, мало надежны.



**Тутубалин  
Валерий  
Николаевич**  
(г.р. 1936) –  
отечественный  
математик.

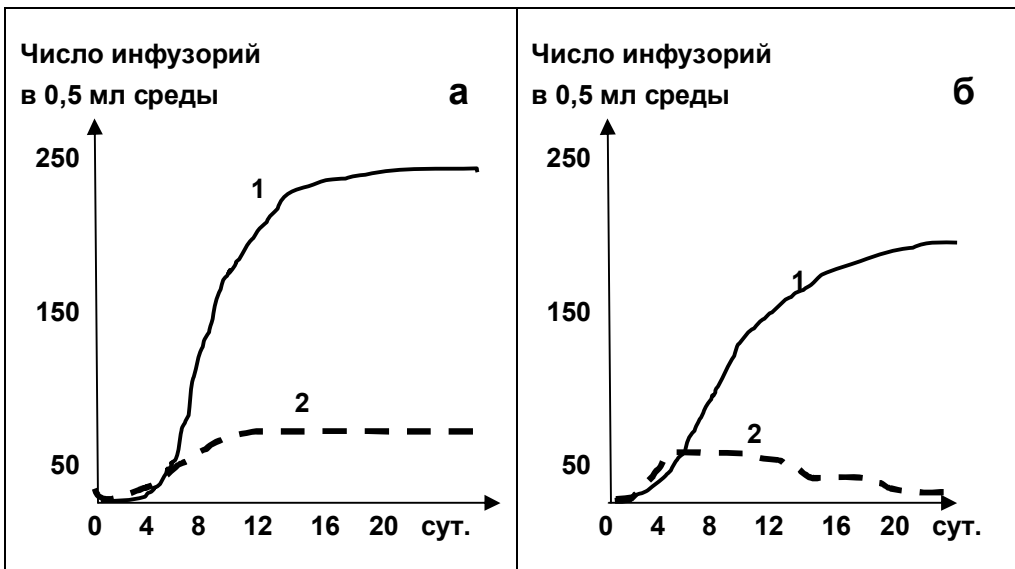


Рис. 5.8. Динамика популяций инфузорий *Paramecium aurelia* (1) и *Paramecium caudatum* (2) при условии изолированного (а) и совместного (б) культивирования популяций (по: [Gause, 1932, 1934b; Гаузе, 1934а,б, 2002]; см. также: [Алексеев и др., 1992, с. 86]).

Наконец, пытаясь увидеть в экспериментальных результатах нечто похожее на интегральные кривые системы (3.5), Гаузе прибегает к тому, что он сам называет "обобщением экспериментальных результатов", т. е. фактически к глазомерному сглаживанию полученных в эксперименте точек, чтобы получить на фазовой плоскости гладкие кривые. Но при этом он отнюдь не заботится о том, чтобы проводимые им кривые могли быть решениями системы дифференциальных уравнений, — не заботится настолько, что некоторые из этих кривых рисует пересекающимися (чего уж никак не может быть для траекторий автономной системы)».

Все это свидетельствует о том, что этап калибровки (верификации) даже такой простой аналитической модели, как система (3.5), — это далеко не такая простая процедура, как кажется на первый взгляд [Барабашева и др., 1996; Тутубалин и др., 1998]. По-видимому, здесь также остается важным вечный вопрос: что было раньше... — модель конкуренции Лотки–Вольтерра и «подгонка» под нее экспериментальных данных, или необходимость создания какой-либо модели для объяснения наблюдаемых явлений и соответствующих им рядов экспериментальных данных. Еще раз процитирую Тутуба-

лина с коллегами [1999, с. 117]: «Главным же вопросом для экспериментаторов после Гаузе был не вопрос о дифференциальных уравнениях, а о том, чтобы хоть как-нибудь воспроизвести в эксперименте циклические колебания, которые предсказываются моделью "хищник-жертва". Эти колебания должны быть обязаны лишь взаимодействию между видами двух видовой популяции, но не изменению внешних условий, которые экспериментатор пытается поддерживать постоянными». Одним из наиболее «знаковых» экспериментов такого рода является эксперимент С. Утайда<sup>19</sup> [Utida, 1957], в котором в течение длительного времени поддерживались колебания численности зерновки и её паразита, что позволило автору сделать вывод о том, что ситуация не может быть описана никакой системой дифференциальных уравнений вида (3.5). По-видимому, что-то еще меняется в изучаемой системе, кроме численностей  $x_1$  и  $x_2$ .

И все-таки, попробую продемонстрировать возможность верификации модели (3.5) на примере роста популяций двух видов клевера в чистом и смешанных посевах [Harper, Clatworthy, 1963; Харпер, 1964; Harper, 1977].

**Пример 5.3.1. Конкуренция двух видов клевера.** Дж. Харпер [1964] сформулировал четыре основных механизма, посредством которых растения могут сосуществовать в условиях конкуренции в одном сообществе:

- различия потребностей в питательных веществах (например, злаковые и бобовые растения),
- различия причин гибели (например, различная чувствительность к поеданию скотом),
- разная чувствительность к токсичным веществам (как естественного [аллелопатия], так и антропогенного происхождения [гербициды]),
- разная чувствительность к одному и тому же регулируемому фактору на протяжении онтогенеза (например, отношение к свету двух видов клевера: *Trifolium repens* растет быстрее и достигает максимума листового индекса уже на 12-й неделе с момента посева; однако *Trifolium fragiferum* имеет более длинные черешки и выше посаженные листья, что позволяет ему раньше перейти в верхний ярус и избежать затенения [Harper, Clatworthy, 1963; Одум, 1975]).

С точки зрения современной концепции экологической ниши (см., например, [Уиттекер, 1980]) два вида могут сосуществовать в одном сообществе, если в нем имеются условия, позволяющие этим видам провести дифференциацию своих экологических ниш вдоль некоторых гиперосей пространства этих ниш.

<sup>19</sup> **Утайда Сюнро** (Syunro Utida; 1913-2005) – японский зоолог, энтомолог, эколог [http://www.esapubs.org/bulletin/backissues/087-4/oct\_web\_pdfs/Utida\_resolution.pdf].



Используя информацию о сезонной динамике двух видов клевера [Harper, Clatworthy, 1963], продемонстрирую возможность идентификации коэффициентов модели конкуренции Лотки–Вольтерра (3.5). Заменяя  $dx/dt$  на соответствующие разности  $(x_{i+1} - x_i)/(t_{i+1} - t_i)$  и «снимая» информацию с соответствующих рисунков в работе [Harper, Clatworthy, 1963], для оценки коэффициентов модели можно использовать метод наименьших квадратов. Тогда динамика роста популяций клевера земляничного (*Trifolium fragiferum*) и клевера ползучего (*Trifolium repens*) в чистых посевах описывается следующими логистическими уравнениями:

$$x_1(t) = 6/[1 + 150\exp(-0,4t)],$$

$$x_2(t) = 5/[1 + 400\exp(-0,6t)],$$

т. е.  $K_1 = 6$ ,  $K_2 = 5$ ,  $\varepsilon_1 = 0,4$ ,  $\varepsilon_2 = 0,6$ ,  $x_1(0)$  и  $x_2(0)$  близки к нулю. Так как  $K_i$  и  $\varepsilon_i$  по своему содержанию одинаковы для моделей логистического роста одной популяции и модели (3.5), то методом наименьших квадратов находим коэффициенты конкуренции  $r_1 = 1,79$  и  $r_2 = 1,85$ . Тогда система (3.5) принимает следующий вид:

$$\frac{dx_1}{dt} = 0,4x_1 - 0,07x_1^2 - 0,12x_1x_2,$$

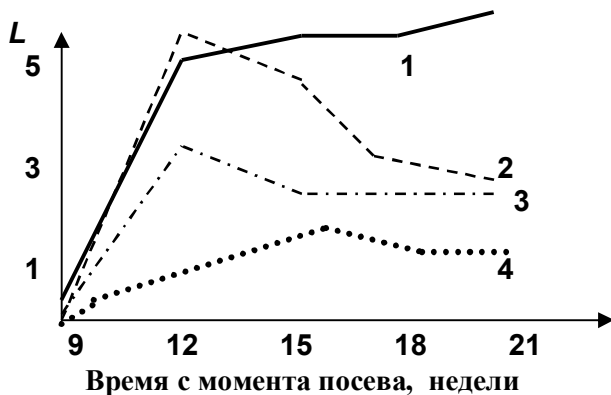
$$\frac{dx_2}{dt} = 0,6x_2 - 0,12x_2^2 - 0,22x_1x_2.$$

Полученные оценки параметров модели конкуренции для двух данных видов клевера позволяют дать качественный прогноз динамики конкурирующих популяций на достаточно длительном промежутке времени. Нетрудно убедиться, что  $r_1 > K_1 / K_2$  и  $r_2 > K_2 / K_1$ , т. е. в конкурентной борьбе «победителем» выйдет то вид, у которого больше естественная скорость роста популяции. Так как  $\varepsilon_1 < \varepsilon_2$ , то лучшие шансы в конкурентной борьбе имеет *Trifolium repens*. По данным из работы [Harper, Clatworthy, 1963], в случае смешанного посева популяция *Trifolium repens* имеет большее значение листового индекса ( $L$ ; отношение площади листовой поверхности к площади поверхности почвы, в  $\text{см}^2/\text{см}^2$ ), свидетельствующее о лучшем развитии этой популяции по сравнению с *Trifolium fragiferum* (см. кривые 3 и 4 на рис. 5.9).

Тот факт, что в реальном смешанном травостое обе популяции успевают пройти до конца свой жизненный цикл, свидетельствует

- либо о том, что рассматриваемый на практике временной интервал развития популяций меньше характерного времени, когда может проявиться конкурентное преобладание одного вида над другим,
- либо об относительной слабости конкурентных взаимоотношений (одноименные параметры модели близки по своим значениям друг к другу, т. е. данные виды клевера более или менее одинаково конкурентоспособны),

- либо о существовании иных механизмов конкуренции, не описываемых в рамках данной модели (3.5); ситуация во многом похожая на критику В.Н. Тугубалиным статистических оценок Г.Ф. Гаузе.



**Рис. 5.9.** Сезонная динамика листового индекса для двух видов клевера:

- 1 – *Trifolium fragiferum* в чистом посеве,
- 2 – *Trifolium repens* в чистом посеве,
- 3 – *Trifolium repens* в смешанном посеве,
- 4 – *Trifolium fragiferum* в смешанном посеве.

Модель (3.5) описывает конкуренцию за один ресурс между двумя видами. В.В. Алексеев [1975] проанализировал феноменологическую модель фитоценоза, состоящего из двух видов растений, конкурирующих за два вида ресурсов (например, конкуренция за азот и калий, за свет и воду и пр.). Исследуя устойчивость такой системы, Алексеев показал, что всегда можно подобрать такие значения общего количества (в частности, двух питательных веществ) и начальные значения биомассы конкурирующих видов, что в этой системе устойчиво будет выживать либо один, либо другой вид. В частности, экспериментальные данные по конкуренции двух однолетних пастбищных видов растений (*Lolium rigidum* и *Trifolium subterraneum*) за свет и азот [Дональд, 1964] свидетельствуют о том, что внесение азота дает преимущество в конкуренции за свет *Lolium rigidum*, тогда как в условиях азотного голодания «по-



**Алексеев Вячеслав Викторович** (1940-2007) – отечественный математик, биофизик.

бедителем» выходит клевер. Сходные результаты получены и при анализе ценогической роли и особенностей конкуренции двух видов бобовых (люцерны синегибридной [*Medicago sativa*] и клевера лугового [*Trifolium pratense*]) с тремя злаками (овсяницей луговой [*Festuca pratensis*], ежой сборной [*Dactylis glomerata*] и костром безостым [*Bromus inermis*]) за свет и воду [Горская и др., 1981, 1987; Миркин и др., 1987]: полив дает конкурентное преимущество злакам, а при его отсутствии – клеверу луговому.

**Пример 5.3.2. Зоогенная динамика (полевка Брандта – ковыль – вострец).** Классическим стал пример зоогенной флуктуации, описанный более 50 лет тому назад в степях Монголии [Лавренко, Юнатов, 1952]. Грызуны (полевка Брандта [*Microtus Brandtii*]) в годы пика численности сильно перебивают почву, что обуславливает отмирание характерных для степи дерновинных злаков (ковыль, типчак и пр.), а это, в свою очередь, дает конкурентное преимущество, в частности, вострецу (*Elymus chinensis*). Создаются условия, напоминающие ранние стадии восстановительной сукцессии распаханной степи, после ее забрасывания под залежь.

Рассмотрим следующую «смешанную» аналитическую модель (конкуренция ковыля [*Stipa krylovii*] с вострецом [*Elymus chinensis*] и взаимодействие «хищник–жертва» [ковыль – полевка Брандта]):

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 x_1 - \theta_1 x_2 - \alpha_1 Y),$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 x_2 - \theta_2 x_1),$$

$$\frac{dY}{dt} = Y(\alpha_2 x_1 - \beta),$$

где  $Y$  – численность полевки Брандта;  $x_1$  и  $x_2$  – численности конкурирующих видов популяций ковыля и востреца,  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  – скорости роста ковыля и востреца,  $\gamma_1 = \varepsilon_1/K_1$  и  $\gamma_2 = \varepsilon_2/K_2$  – коэффициенты внутривидовой конкуренции,  $\theta_1 = \varepsilon_1 r_1/K_1$  и  $\theta_2 = \varepsilon_2 r_2/K_2$  – коэффициенты межвидовой конкуренции,  $r_1$  и  $r_2$  – коэффициенты конкуренции этих видов,  $K_1$  и  $K_2$  – предельно допустимый объем популяций конкурирующих видов из модели (3.5);  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  – коэффициенты «взаимодействия» ковыля и полевки;  $\beta$  – удельная скорость естественной смертности полевки. Эта модель имеет две точки равновесия:

- $x_1 = x_2 = Y = 0$  (неустойчивая точка равновесия);

- $x_1 = \frac{\beta}{\alpha_2}, \quad x_2 = \frac{\varepsilon_2 \alpha_2 - \beta \theta_2}{\alpha_2 \gamma_2},$

$$Y = \frac{\alpha_2(\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \theta_1) + \beta(\theta_1 \theta_2 - \gamma_1 \gamma_2)}{\alpha_1 \alpha_2 \gamma_1}.$$

Положительность координат второй точки равновесия достигается при выполнении следующего неравенства:  $\alpha_2/\beta > \max\{\gamma_1/\varepsilon_1, \theta_2/\varepsilon_2\}$ , а устойчивость этой точки равновесия достигается при

$$\frac{\varepsilon_1\alpha_2 - \beta\gamma_1}{\varepsilon_2\alpha_2 - \beta\theta_2} < \frac{\theta_1(\theta_2 + \alpha_2)}{\gamma_2\alpha_2}.$$

Таким образом, при выполнении этих условий система «ковыль – вострец – полевка Брандта» при различных начальных условиях (различные начальные численности популяций) будет совершать затухающие колебания около второй точки равновесия. Иными словами, данная модель через описанные взаимодействия позволяет объяснить наблюдаемые в природе периодические колебания в системе «степные злаки – грызуны».

**Модель Э. Ной-Меира (сезонный рост общей фитомассы растительности пастбища).** При построении аналитических моделей некоторых целостных характеристик экосистем, часто используют законы сохранения (вещества, энергии, количества особей и т. д.), т. е. предполагая аддитивность этих характеристик. Я уже подчеркивал в первой главе (раздел 4), что балансовые соотношения и аддитивность моделируемых параметров предполагает их «простоту» (в системном смысле), что для экосистем не верно. Однако такой подход широко распространен в экологии при моделировании как простых, так и сложных (целостных) параметров экосистем; в качестве примера такого описания рассмотрю одну аналитическую модель Ной-Меира [Noy-Meir, 1975, 1976] пастбищной растительности.

Пусть  $Y(t)$  – количество фитомассы в момент времени  $t$  на единицу площади пастбища, а  $dY/dt$  – скорость накопления этой фитомассы. Тогда, в соответствии с предположениями Ной-Меира

$$dY/dt = G(Y) - C(Y),$$

где  $G(Y)$  – скорость роста этой фитомассы, а  $C(Y)$  – скорость её поедания консументами (т. е. имеет место обычное балансовое соотношение). Далее, Ной-Меир делает еще ряд предположений, позволяющих задать аналитический вид функциям  $G(Y)$  и  $C(Y)$ . Так, предполагается, что рост фитомассы всего сообщества описывается логистической кривой:

$$G(Y) = gY(t) \left[ 1 - \frac{Y(t)}{Y_m} \right],$$



**Ной-Меир  
Эммануил**  
(Immanuel  
Noy-Meir;  
1941-2009) –  
израильский  
фитоценолог,  
эколог.

где  $g$  – относительный максимум скорости роста;  $Y_m$  – возможный максимум фитомассы, который может быть достигнут в сообществе при условии отсутствия консументов, поедающих часть фитомассы. Для описания скорости поедания фитомассы Ной-Меир предложил использовать *функцию насыщения Михаэлиса–Ментен*, хорошо известную в химической кинетике [Йоргенсен, 1985; J. Murray, 2002; Жижин, 2004]:

$$C(Y) = \begin{cases} c_m H \frac{Y(t) - Y_r}{Y(t) - Y_r + (Y_k - Y_r)}, & \text{для } Y(t) > Y_r \\ 0, & \text{для } Y(t) \leq Y_r, \end{cases}$$

где  $c_m$  – максимальная скорость потребления фитомассы животными;  $H$  – плотность животных на пастбище (управляемый параметр);  $Y_r$  – не поедаемый животными остаток фитомассы растений;  $Y_k$  – фитомасса, которая требуется для того, чтобы «насытить» животное наполовину (этот коэффициент еще называют *константой Михаэлиса*, и он может служить в качестве меры эффективности пастбища;  $Y_k > Y_r$ ).

Подставляя значения функций  $G(Y)$  и  $C(Y)$  в уравнение скорости роста модели Ной-Меира, получаем легко интегрируемое выражение. Для условия  $Y_k \leq Y_r$ , т. е. когда фитомасса сообщества настолько мала, что не «привлекает» к себе внимание травоядных животных, её рост происходит в соответствии с моделью Ферхюльста–Пёрла. Как только  $Y(t)$  превосходит границу  $Y_r$ , сообщество приобретает «товарный вид» и фитомасса начинает поедаться животными, причем с нарастающей интенсивностью (правда, интенсивность растет лишь до определенной границы  $c_m$ ). Таким образом, модель Ной-Меира можно рассматривать как особый вариант модели системы «хищник–жертва».

Качественный анализ модели проведен графически [Noy-Meir, 1975]: анализировались особые точки уравнения, в которых система «растительность – травоядные животные» находится в равновесии. В частности, для постоянной плотности животных на пастбище  $H$ , получены пять основных ситуаций (см. **рис. 5.10**).

Нетрудно видеть, что в этих ситуациях можно получить от одной ( $\beta$ ,  $\theta$ ) до трех точек равновесия ( $\varepsilon$ ,  $\delta$ ). В случае ( $\beta$ ) скорость поедания фитомассы  $C$  на всем протяжении изменения фитомассы  $Y$  больше скорости её прироста  $G$ . Особой точкой равновесия в этом случае является тривиальное значение  $Y_0 = 0$ , т. е. в этой ситуации животные поедают все растения, лишают себя корма и погибают (устойчивой является точка, когда нет ни животных, ни растений). В случае ( $\theta$ ) всегда существует некоторое граничное значение фитомассы  $Y_r$ , которую животные не поедают, и поэтому для малых значений фитомассы будет существовать устойчивая точка равновесия системы ( $Y_k > Y_r$ ). Две устойчивые точки равновесия наблюдаются в ситуации

(а): первая из них является тривиальной ( $Y_0 = 0$ ), вторая – находится за максимумом скорости роста фитомассы ( $Y_1 > Y_{maxG} = Y_m/2$ ). Наконец, ситуации (з) и (д) имеют по три точки равновесия, две из которых являются устойчивыми, а одна – неустойчивой ( $Y_2$ )<sup>20</sup>; эта неустойчивая точка равновесия находится в области малых значений фитомассы ( $Y_2 < Y_{maxG}$ ). Кроме того, Ной-Меир также графически исследовал влияние на устойчивость значений плотности животных на пастбище ( $H$ ).

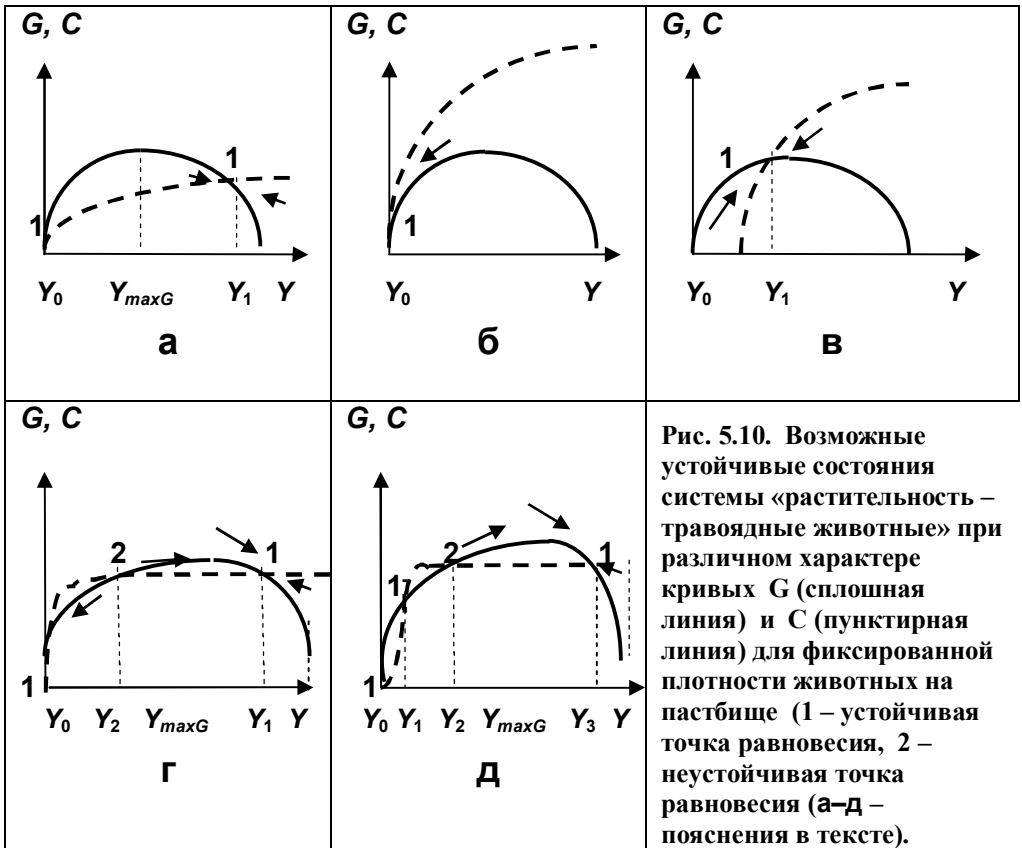


Рис. 5.10. Возможные устойчивые состояния системы «растительность – травоядные животные» при различном характере кривых  $G$  (сплошная линия) и  $C$  (пунктирная линия) для фиксированной плотности животных на пастбище (1 – устойчивая точка равновесия, 2 – неустойчивая точка равновесия (а–д – пояснения в тексте).

<sup>20</sup> Напомню, что отличие устойчивой точки равновесия от неустойчивой заключается в том, что если система находится в окрестности устойчивой точки, то она рано или поздно достигнет её; для неустойчивого равновесия малейшее отклонение системы от этой точки выведет систему из равновесия и она в эту точку уже никогда не вернется (примером устойчивого равновесия является шарик, скатывающийся в ямку, неустойчивого – шарик, находящийся на круглой вершине холма).

**Пример 5.3.3. Модель системы «клевер – райграс».** Рассмотрим один из возможных вариантов объяснения динамических процессов в растительном сообществе через моделирование аллелохимических взаимодействий (см. пример 3.4 в первом разделе этой главы).

В силу сложившихся традиций, под аллелопатией [Райс, 1978; Уиттекер, 1980; Матвеев, 1994] чаще всего понимают отрицательное взаимодействие. В природе, однако, наблюдаются и положительные аллелохимические взаимодействия. Так, в результате того, что корни большинства растений окружены ризосферой, они способны концентрировать в почве некоторые минеральные вещества, которые поглощаются другими растениями (например, бобовые способны концентрировать азот, а люпин, кроме того, как и гречиха, – фосфор; эти минеральные вещества потребляются произрастающими вместе с ними злаками). Строго циклический механизм такого взаимодействия был



**Тёркингтон Рой** (Roy Turkington; г.р. 1947) – канадский ботаник, эколог.

описан Р. Тёркингтоном и Дж. Харпером [Turkington, Harper, 1979]. Он включает шесть экспериментально наблюдаемых фаз:

описан **Р. Тёркингтоном** и Дж. Харпером [Turkington, Harper, 1979]. Он включает шесть экспериментально наблюдаемых фаз:

- сообитание клевера (*Trifolium repens*) и райграса (*Lolium perenne*),
- усиление райграса и угнетение клевера (увеличение конкурентоспособности злака происходит за счет потребления им, накопленного клевером азота),
- внедрение в сообщество нитрофильных видов и вытеснение ими райграса,
- снижение содержания азота в почве за счет его потребления нитрофилами и замена их олиготрофными видами,
- новое внедрение клевера в медленно растущие дернинки злаков-олиготрофов и,
- наконец, дополнение клевера райграсом и формирование их новой группировки.

Этот механизм приводит к почти циклическим колебаниям численности взаимодействующих видов – райграса и клевера.

Пусть система взаимодействующих популяций описывается следующей моделью [Розенберг, Брусиловский, 1982; Розенберг, 1984]:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(\varepsilon_1 - r_1x_2), \quad \frac{dx_2}{dt} = x_2(\varepsilon_2 - r_2x_1 + \delta M),$$

$$\frac{dM}{dt} = \eta x_1 - \delta M x_2,$$

где  $x_1$  и  $x_2$  – характеристики взаимодействующих популяций,  $M$  – количество некоторого вещества, выделяемого (накапливаемого) первым видом со скоростью  $\eta$  и поглощаемого вторым видом со скоростью  $\delta$ . Причем, если  $\delta < 0$ , то имеет место процесс ингибирования роста второй популяции этим веществом (например, аллелопатический эффект); если  $\delta > 0$ , то первая популяция стимулирующее воздействует на рост второй (например, благоприятное влияние одного вида растения на рост другого за счет поглощения дополнительных элементов минерального питания, накопленных особями первой популяции). Данная система имеет две особые точки:

- $x_1 = x_2 = 0, M \geq 0$ ;
- $x_1 = \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\varepsilon_1 r_2 - \eta r_1}, x_2 = \frac{\varepsilon_1}{r_1}, M = \frac{\eta \varepsilon_2 r_1}{\delta (\varepsilon_1 r_2 - \eta r_1)}$ .

Для  $\delta > 0$  первая из этих точек равновесия всегда неустойчива, а вторая будет устойчивой при выполнении следующих неравенств:  $r_1 < r_2 \varepsilon_1 / \eta < \delta$ .

При  $\delta < 0$  для того, чтобы вторая точка была устойчивой и имела экологический смысл (в частности, чтобы численность популяций не была отрицательной), необходимо выполнение следующих неравенств:

$$\frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2 (\varepsilon_1 r_2 - \eta \delta)}{\varepsilon_1 r_2 - \eta r_1} < 0, \quad x_1 > \delta.$$

Нетрудно заметить, что при  $\delta < 0$  и положительности всех остальных коэффициентов этой модели, данные неравенства выполняться не будут; следовательно, вторая точка равновесия системы «с ингибированием» будет неустойчивой и модель не может быть признана адекватной реальным экосистемам.

Система «клевер [ $x_1$ ]–райграс [ $x_2$ ]» для  $\delta > 0$ , в окрестности второй точки равновесия будет совершать затухающие колебания (при выполнении неравенств  $r_1 < r_2 \varepsilon_1 / \eta < \delta$ ), и положенные в её основу гипотезы и предположения могут выступать в качестве объяснения смен фаз в реальной фитоценологической системе, которые наблюдались в экспериментах Тёркингтона и Харпера.

Для объяснения пространственной неоднородности сообществ с доминированием клевера и райграса несколько модифицируем данную модель. Пусть  $z$  – некоторая пространственная координата (например, в направлении заложенных трансект); будем считать, что переменные нашей модели зависят от времени  $t$  и этой координаты  $z$ :  $x_1(t, z)$ ,  $x_2(t, z)$  и  $M(t, z)$ . Тогда модель пространственно-временной динамики системы «клевер–райграс» будет отличаться от первоначальной модели лишь наличием диффузионных членов:



$$\frac{\partial x_1}{\partial t} = x_1(\varepsilon_1 - r_1 x_2) + D_1 \frac{\partial^2 x_1}{\partial z^2},$$

$$\frac{\partial x_2}{\partial t} = x_2(\varepsilon_2 - r_2 x_1 + \delta M) + D_2 \frac{\partial^2 x_2}{\partial z^2},$$

$$\frac{\partial M}{\partial t} = r x_1 - \delta M x_2 + D_3 \frac{\partial^2 M}{\partial z^2},$$

где  $D_i$  – коэффициенты диффузии.

Расчеты на ЭВМ (эту модель уже нельзя проанализировать аналитически) показали, что при периодических возмущениях по  $z$  (т. е. при задании неоднородности по среде-пространству) и малых значениях коэффициентов диффузии  $D_i$  (примерно, на порядок по сравнению с другими параметрами модели), решение этой системы теряет устойчивость во второй точке равновесия при  $\delta < 0$  и возникают периодические по пространству решения, называемые «стоячими волнами». Эти неоднородности в распределении популяций по пространству могут рассматриваться в качестве аналога мозаичности растительных сообществ.

К середине 80-х годов прошлого века можно отметить «пик» интереса в математической экологии к моделям с распределенными параметрами [Гинзбург и др., 1975; Джансеитов и др., 1976, 1978; Гигаури, Свирижев, 1981; Свирижев и др., 1982; Аматуни, 1985; Белотелов, Саранча, 1985; Свирижев, 1987; Маргалеф, 1992; Ризниченко, Рубин, 1993 и др.], хотя первые результаты в этой области были получены на 50 лет раньше [Колмогоров и др., 1937; Fisher, 1937; J. Murray, 2002, p. 400]; большое число зарубежных работ данной тематики обобщено в монографии **А. Окубо** [Okubo, 1980]. Стимулом к такому повышенному интересу к учету в



**Окубо Акира**  
(Akira Okubo;  
1924-1996) –  
японский,  
американский  
математик,  
океанолог,  
эколог.

моделях гетерогенности среды послужили как потребности практики (это особо подчеркивает А.Д. Базыкин [1985]), так и наметившийся в этот же период процесс смены парадигм в экологии [Simberloff, 1980; McIntosh, 1991; Розенберг, Смелянский, 1997].

**Небольшой философско-исторический экскурс.** Для «классической экологии» (в контексте содержательного, физического подхода, оформившегося в работах Р. Мак-Артура конца 60-х годов; см.: [Семенова, 1989, с. 76]) экологический мир был:

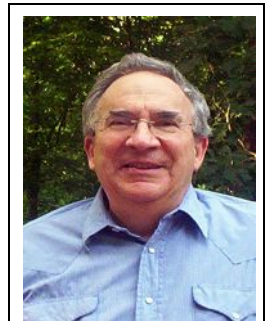
- стабильным или стремящимся к стабильности;
- предсказуемым, в силу своей детерминированности (биотическими взаимодействиями или условиями среды);
- находящимся в первую очередь под воздействием конкурентных отношений;
- экологический мир представлялся дискретным (а это ставило классификацию экосистем «во главу угла» экологического исследования);
- он был гармоничен внутри себя и, что наиболее фундаментально,
- он был объективен (т. е. идеальный мир классической экологии отвечал реальному экологическому миру).

По-видимому, экология находилась в состоянии «нормальной науки» [Кун, 1977]. Как и свойственно науке в этом состоянии, не подвергались сомнению фундаментальные понятия, составляющие основу «реальности» (такие, как время, пространство и специально экологические – конкуренция, сообщество и т. п. [Розенберг, Смелянский, 1997]).

Правда, всегда было очевидно, что экологические системы гетерогенны и разно- (много-) масштабны. Но классическая экология строила свою теорию, не слишком вдаваясь в эти особенности её объектов. Положение начало меняться где-то с начала 80-х годов, хотя точная дата, в сущности, не важна. Назову здесь лишь этапную работу **Д. Симберлофа** [Simberloff, 1980], который одним из первых (антитезы подходам Мак-Артура) рассмотрел замену детерминистских представлений о взаимодействиях популяций на стохастические, подчеркнул превалирование концепции континуума над дискретностью экосистем и отказ от конкуренции как основного фактора формирования сообщества, вновь поставил задачу изучения экосистем в их развитии (включая и эволюционные факторы).

Таким образом, главные тенденции изменения «современного экологического мира» следующие:

- от стабильности неподвижной гармонии – к потоку нескончаемых изменений, к хаосу (от бытия – к становлению; экологический мир стал динамическим и если для классической экологии он был в целом стабильным, а нарушения равновесия воспринимались скорее как исключения, то теперь «нарушение» – одно из ключевых понятий и экосистемы представляются сплошным потоком разномасштабных нарушений их структуры; теперь уже стабильность [или, скорее, стационарность] оказывается редкими островками в океане изменений – уничтожения и возрождения);



**Симберлоф  
Даниэль**  
(Daniel [Dan]  
Simberloff;  
г.р. 1942) –  
американский  
эколог.

- от детерминистического, упорядоченного, понимаемого посредством здравого смысла – к хаотическому, принципиально не понимаемому до конца (хаотический характер процесса означает, что исходя из данного состояния системы невозможно точно предсказать ее следующее состояние – можно указать лишь область, в которой будет находиться система, но не точку в этой области [в осях параметров]);
- от «нормального» евклидова пространства и «обычного» ньютонова времени – к сложно устроенному неевклидову пространству-времени, отличающемуся рядом далеких от здравого смысла черт; *пространство* «рассыпалось» на множество несопоставимых (или, вернее, нетривиально сопоставимых) подпространств, отличающихся масштабом (сосуществующие в некоем масштабе элементы в другом масштабе могут оказаться разделенными или вовсе не существующими друг для друга; более того, часто «обычное» физическое пространство экологических систем имеет не обычную, а фрактальную [дробную] размерность [Milne, 1991; Федер, 1991; Шредер, 2001]); и, наконец, нишевое пространство, видимо, совершенно не обязательно должно быть евклидовым, на что еще в 20-х годах указывал В.И. Вернадский [1988, с. 210, 273]; *время* в новом экологическом мире также неотделимо от пространства (действительно, время здесь может быть введено только посредством сравнения скоростей каких-либо экологических процессов; в общем случае эти скорости неодинаковы в разных точках пространства, что порождает временную гетерогенность);
- от дискретности – к континууму (обсуждается в главе 1);
- от гармоничности – к «абстрактности» (экологический мир перестал быть понятным и объяснимым; он представляет собой «матрешку» огромного [хотя, возможно, и конечного] числа масштабов, в каждом из которых объект имеет особую масштаб-специфическую гетерогенность, и не может быть адекватно описан в терминах классических взаимодействий).
- от объективно существующего – к возникающему в процессе наблюдения (пришло понимание субъективности образа экологического мира, когда все заключения относительно сообщества зависят от масштаба, в котором его изучают; в «новой» экологии произошло осознание того, что масштаб может быть связан не с природой, а с наблюдаемым паттерном, соответствие которого «реальности» – отдельный сложный вопрос; таким образом, наблюдатель сам определяет, что он сможет увидеть, – восприятие экологического мира стало осознанно субъективным).

Именно переход к сложно устроенному неевклидову пространству-времени и обуславливает необходимость использования моделей экосистем с распределенными параметрами.

**Пример 5.3.4. Модель «цветения воды».** Рассмотрим еще одну аналитическую модель сезонного развития сообщества фитопланктона (т. н. эффект «цветения воды»), которое также имеет пространственно-колебательный характер [Крестин, Розенберг, 1991, 1996, 2002; Rozenberg, Krestin, 1997].

Модель вольтерровского типа предполагает конкурентные взаимоотношения «обычных» ( $x_1$ ) и сине-зеленых водорослей ( $x_2$ ), причем, последние находятся под воздействием зоопланктона ( $z$ ). Предполагается, что:

- коэффициенты экспоненциального роста обычных и сине-зеленых водорослей прямо пропорциональны концентрации фосфора ( $P$ );
- количество погибшего зоопланктона, за исключением естественной смертности, прямо пропорционально концентрации зоопланктона и концентрации тяжелых металлов в воде ( $M$ );
- количество сбрасываемого в воду фосфора за единицу времени постоянно и равно  $\xi_P$ ;
- количество фосфора, потребляемого обоими видами водорослей прямо пропорционально их концентрациям и плотности фосфора;
- относительно тяжелых металлов делаются аналогичные допущения (количество сбрасываемых тяжелых металлов в единицу времени постоянно –  $\xi_M$ );
- коэффициент  $\varepsilon_2$  зависит от температуры ( $T$ ) следующим образом:

$$\varepsilon_2 = \begin{cases} 0, & \text{если } T < T_0, \\ \varepsilon_0, & \text{если } T \geq T_0; \end{cases}$$

- выполняется «гипотеза эквивалентов» [Вольтерра, 1976] – биомасса жертвы полностью перерабатывается в биомассу хищника.

Эти предположения позволяют записать следующую систему уравнений для анализа феномена «цветения воды»:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2 \\ dx_2/dt &= \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z \\ dz/dt &= \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M \\ dP/dt &= \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P \\ dM/dt &= \xi_M - \sigma_2 z M . \end{aligned}$$

Эта система имеет два стационарных решения, устойчивость которых зависит от соотношения её коэффициентов.

Некоторые результаты моделирования (численное интегрирование проведено **С.В. Крестиным** методом *Рунге–Кутты* четвертого порядка точности на отрезке, соответствующем реальному времени 100 дней) показаны на **рис. 5.11**.



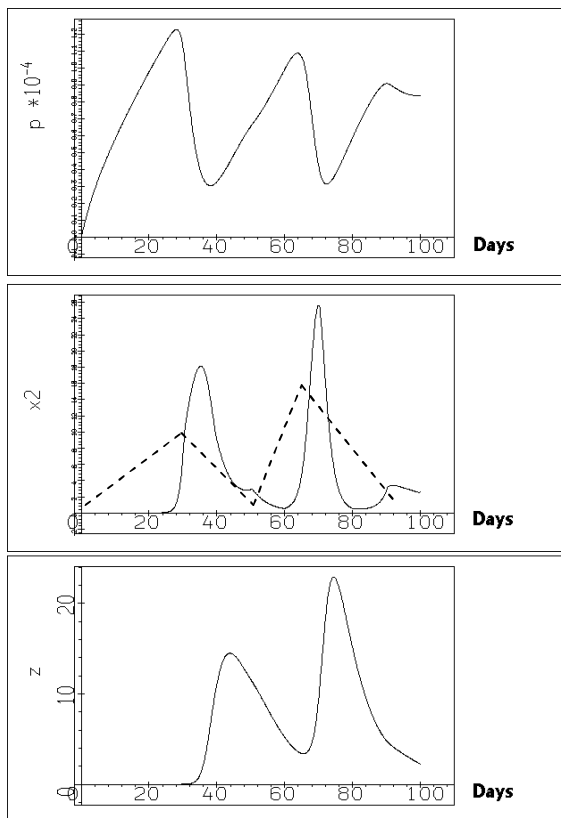
**Крестин Сергей Васильевич** (г.р. 1967) – отечественный математик, эколог.



**Рунге Карл** (Carl David Tolmé Runge; 1856-1927) – немецкий математик, физик.



**Кутта Мартин** (Martin Wilhelm Kutta; 1867-1944) – немецкий математик.



**Рис. 5.11. Сезонная динамика концентрации фосфора ( $P$ ), биомассы сине-зеленых водорослей ( $x_2$ ) и зоопланктона ( $z$ ) по результатам моделирования**

(пунктиром обозначены реальные данные, нормированные на максимум биомассы [Ульяновский плес Куйбышевского водохранилища, 1982 г.]).

В частности, отмечу наличие двух пиков «цветения» (весеннего и летнего) для  $x_2$ , и  $z$  что хорошо согласуется с результатами полевых наблюдений (см., например, данные по фитопланктону для сезонов 1989-1991 гг. в Приплотинном плесе и 1982 г. в Ульяновском плесе Куйбышевского водохранилища [Паутова, Номоконова, 1994, с. 70] и по зоопланктону – в частности, биомассе коловраток [Тимохина, 2000, с. 60]).

Наблюдения гидробиологов (см., например, [Жариков, 1998; Фитопланктон Нижней Волги., 2003, с. 54, 56, 70]) свидетельствуют о том, что для «широких» и «длинных» водохранилищ (например, Куйбышевское) имеет место феномен, который можно определить как «волну цветения» по пространству водохранилища (не только «сверху – вниз», но и от одного берега к другому). Для объяснения этого явления рассмотрим следующую модель, в которой учитывается пространственная неоднородность при описании периодических изменений сообществ альгофлоры в водохранилищах.

Рассмотрим квадрат  $[0, Y] \times [0, Y]$ . Уравнение переноса и турбулентной диффузии гидрозоля (в двухмерном варианте и при постоянном коэффициенте диффузии  $D$ ) имеет следующий вид [Марчук, 1989]:

$$d\Phi / dt - D \cdot \Delta \Phi + \sigma_0 \Phi + v_x \cdot d\Phi / dx +$$

$$v_y \cdot d\Phi / dy = Q \cdot w(r - r_0),$$

$$dv / dx + dv / dy = 0,$$

где  $\Phi$  – концентрация загрязняющего гидрозоля,  $Q$  – мощность источника,  $w(r - r_0)$  – функция источника,  $r = r(x, y)$ ,  $r_0$  – точка предполагаемого сброса,  $v$  – скорость течения по координатам  $x$  и  $y$ . Будем считать, что сброс гидрозоля идет с берегов водоема равномерно по всей их длине  $[0, Y]$ . Тогда функция источника имеет вид:

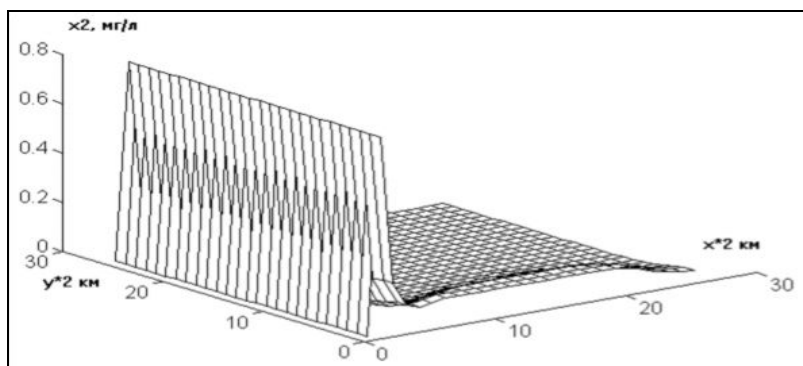
$$w(r - r_0) = \begin{cases} \zeta, & y = 0, \quad y = Y \\ 0, & 0 < y < Y \end{cases}.$$

Каждое уравнение «точной» модели «цветения воды» можно дополнить членами вида:

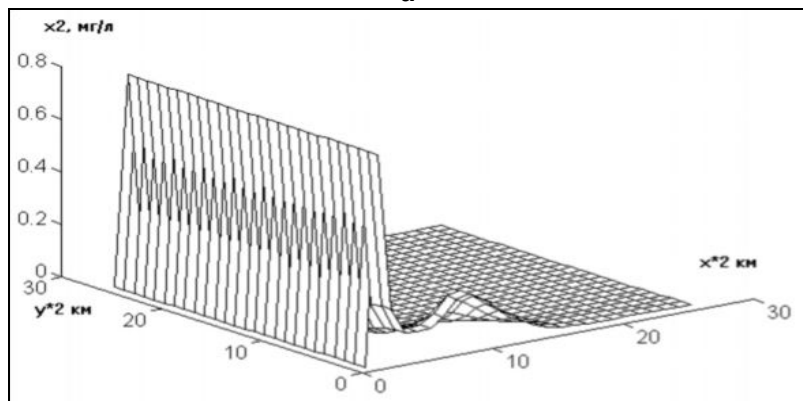
$$D(x_i)''_{xy} - v(x_i)''_{xy},$$

где  $D$  – коэффициент турбулентной диффузии,  $v$  – скорость течения в водохранилище; вместо  $x_i$  в соответствующих уравнениях системы будут стоять  $z$ ,  $P$ ,  $M$ . Аппроксимация уравнений (переход от непрерывных уравнений в частных производных к дискретным) и оценка устойчивости схем осуществлялась по [Годунов, Рябенский, 1962]. По пространственным координатам интегрирование велось по 25 точкам, по временной – по 100 (фактически, охватывался весь вегетационный период развития фитопланктона). При определенных граничных и начальных условиях и соотношении коэффициентов, а также при четырех режимах сброса  $P$  и  $M$  в водоем: равномерно вдоль

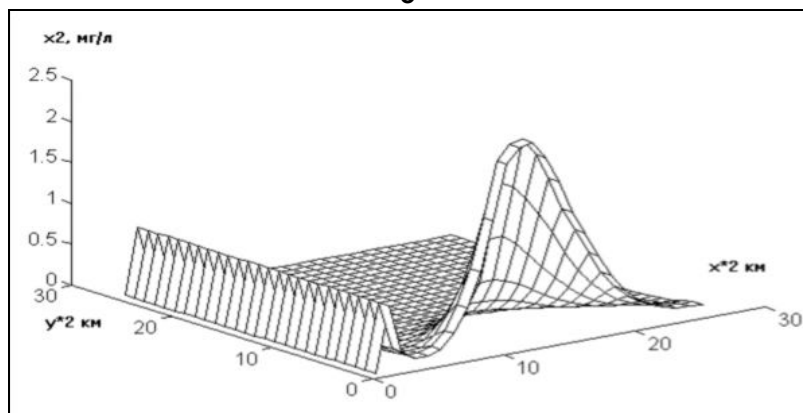
берегов, разные варианты равномерного и «точечного» сброса) получается режим «волны цветения» по длине водохранилища (см. **рис. 5.12**; [Rozenberg, Krestin, 1997; Крестин, Розенберг, 2002]).



а



б



в

**Рис. 5.12.** Зависимость концентрации сине-зеленых водорослей от пространственных координат при значении времени:  
**а** –  $t = 1$  сут., **б** –  $t = 40$  сут., **в** –  $t = 100$  сут.

На **рис. 5.12** показано распределение плотности популяции сине-зеленых водорослей ( $x_2$ ) через одни сутки (а) после начала интегрирования; с течением времени (через 40 точек-суток – б) вдоль оси X образуется волна, которая начинает распространяться по пространству и через 100 точек-суток (в) становится вполне заметной. При этом первоначально появляющийся пик, не достигает начальных значений концентрации, но по мере «движения волны» концентрация сине-зеленых водорослей доходит до 2,5 мг/л, что по ГОСТ 17.1.01-77 принято за «умеренное цветение вод» [Реймерс, 1990]. Включенный в модель механизм несколько отличается от принятого в гидробиологии (в основном, только через воздействие биогенов [Эдмондсон, 1998]) в сторону большей «реалистичности», что делает модель полезной как для целей объяснения наблюдаемых феноменов (весенние и осенние пики и «волну цветения» по поверхности водоема), так и для синтеза на её основе прогнозирующих имитационных моделей.

**Модели теории игр.** Еще один подход к аналитическому моделированию, который широко используется **В.В. Мазаловым, А.Н. Реттиевой** и их коллегами, состоит в применении аппарата динамических игр [Мазалов, 1987, 2010; Мазалов, Реттиева, 2002, 2007; Mazalov, Rettieva, 2003, 2004, 2008, 2010].

Рассмотрим игрока 1 (государство, центр), который определяет долю заповедной (запретной для вылова) части водоема, обозначенную  $s(t)$ ,  $0 \leq s(t) \leq 1$ ; часть, на которой вылов разрешен, соответственно, равна  $1 - s(t)$ . Рассмотрим стратегию игрока 2 (рыболовецкая артель), который использует ресурс рыбы на протяжении  $T$  периодов времени. Каждый из участвующих в игре игроков принимает решение независимо, руководствуясь максимизацией



**Мазалов  
Владимир  
Викторович**  
(г.р. 1954) –  
отечественный  
математик, эколог.

**Реттиева  
Анна  
Николаевна**  
(г.р. ?) –  
отечественный  
математик, эколог.

своей прибыли от продажи выловленной рыбы. Динамика развития рыбной популяции с учетом вылова описывается уравнением [Мазалов, Реттиева, 2007]:

$$x'(t) = F(x(t)) - q \cdot E(t) \cdot [1 - s(t)] \cdot x(t), \quad 0 \leq t \leq T, \quad x(0) = x_0,$$



где  $x(t) \geq 0$  – размер популяции в период  $t$ ;  $F$  – функция развития популяции;  $E(t) \geq 0$  – промысловые усилия игрока 2, измеряемые в количестве кораблей, участвующих в ловле в период  $t$  и  $q > 0$  – коэффициент возможного вылова на единицу промысловых усилий артели. Предположим, что популяция развивается в соответствии с моделью Ферхюльста вида

$$F(x) = rx(1 - x/K),$$

где  $r$  – коэффициент внутреннего роста, а  $K$  – максимальная емкость природного объекта. Тогда выигрыш игрока запишется таким образом:

$$J = g(x(T)) + \int_0^T e^{-\rho t} [P(q, s(t), x(t), E(t)) \cdot q \cdot E(t) \cdot (1 - s(t)) \cdot x(t) - c^0 \cdot E(t)] dt,$$

где  $\rho$  – коэффициент дисконтирования,  $c^0$  – затраты на вылов для одного судна и  $P$  – функция цены:

$$P(q, s(t), x(t), E(t)) = p - kqE(t)[1 - s(t)]x(t), \\ p, k > 0.$$

Функция  $g(x(T))$  описывает будущий доход от эксплуатации запасов в момент времени  $T$  и  $g'(x) \geq 0$ ,  $g''(x) \leq 0$  (в частности, предлагается такой вид функции  $g(x(t)) = \alpha px(t)e^{-\rho t}$ ).

В качестве функционала, определяющего выигрыш игрока 1 (государства, центра), рассматривается следующее выражение:

$$I_1 = - \int_0^T [x(t) - \bar{x}(t)]^2 dt,$$

где  $\bar{x}(t)$  – размер популяции, оптимальный для воспроизводства. Таким образом,  $I_1$  – это относительная величина, отражающая затраты игрока 1 на восстановление эксплуатируемой популяции.

Предлагается еще один функционал, определяющий выигрыш игрока 1:

$$I_2 = - \int_0^T \{qE(t)[1 - s(t)]x(t) - \hat{x}(t)\}^2 dt,$$

где первое выражение в фигурных скобках дает вылов, а  $\hat{x}(t)$  – уровень потребления, определяемый спросом. В этом случае считается, что  $I_2$  – это затраты игрока 1 на удовлетворение потребности населения в данном продукте. Таким образом, в традиционной постановке задачей игрока 1 является регулирование вылова путем введения квот на вылов рыбы; в данном варианте задача центра – выбор оптимальной доли заповедной территории для под-

держания стабильного развития популяции в водоеме в долгосрочной перспективе и определение возможного вылова, достаточного для удовлетворения спроса.

И в том, и в другом случаях, имеются оптимальные решения (управления), которые подтверждаются простыми расчетами.

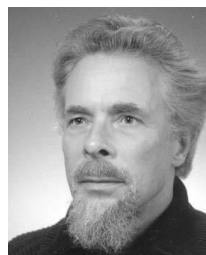
**Модели со странными аттракторами.** Прежде всего, договоримся о терминологии. *Аттрактор* (англ. *attract* – привлекать, притягивать) – множество точек в фазовом пространстве динамической системы, к которым стремятся траектории системы. Если траектория прошла достаточно близко к аттрактору, то со временем она уже не покинет окрестность аттрактора и даже будет подходить к нему всё ближе и ближе, то есть будет наблюдаться *эффект притяжения к аттрактору*. *Странный аттрактор* – это аттрактор, не являющийся регулярным. Сам термин (англ. *strange attractors*) был предложен **Д. Рюэлем** и **Ф. Такенсом** [Ruelle, Takens, 1971]. Среди странных аттракторов часто встречаются хаотические аттракторы, в которых прогнозирование траектории, попавшей в аттрактор, затруднено, поскольку малая неточность в начальных данных через некоторое время может привести к сильному расхождению прогноза с реальной траекторией [Т.-Y. Li, Yorke, 1975]. Непредсказуемость траектории в детерминированных динамических системах называют *динамическим хаосом*, отличая его от *стохастического хаоса*, возникающего в стохастических динамических системах.

Это явление также называют *эффектом бабочки* (англ. *butterfly-effect*), подразумевающая возможность преобразования слабых турбулентных потоков воздуха, вызванных взмахом крыльев бабочки в одной точке планеты в мощное торнадо на другой её стороне вследствие многократного их усиления в атмосфере за некоторое время.

Классическим примером странного аттрактора стала *модель Лоренца* [Lorenz, 1963, 1993]. Исследования специалиста по прогнозам погоды



**Рюэль Давид**  
(David Pierre Ruelle;  
г.р. 1935) –  
бельгийский,  
французский  
математик, физик.



**Такенс**  
(Тейкенс) **Флор**  
(Floris Takens;  
1940-2010) –  
датский  
математик.



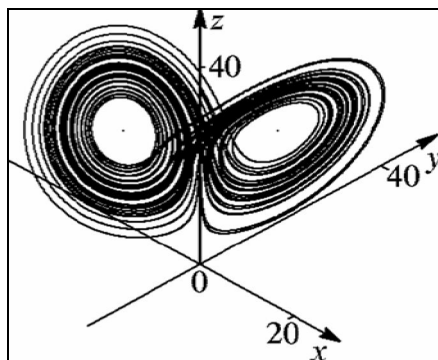
**Лоренц**  
**Эдвард**  
(Edward Norton  
Lorenz;  
1917-2008) –  
американский  
метеоролог,  
математик;  
иностраннный  
член АН СССР  
и РАН.

Э. Лоренца привели к нелинейной системе трех дифференциальных уравнений первого порядка, которая получилась как результат приближений при решении задачи о конвекции в подогреваемом снизу слое жидкости (конвекция морской воды), чем и мотивировался выбор соответствующих констант ( $\sigma$ ,  $r$ ,  $b$ ):

$$\begin{aligned} dx/dt &= \sigma(y - x) \\ dy/dt &= x(r - z) - y \\ dz/dt &= xy - bz . \end{aligned}$$

Поведение системы Лоренца определяется параметром  $r > 1$  и может быть описано траекториями, спирально приближающимися к устойчивым точкам, петлеобразными траекториями, перерождением петель в неустойчивые предельные циклы, возникновением сложно устроенных траекторий, не являющихся аттракторами и, наконец, собственно, странными аттракторами; при больших значениях параметра  $r$  траектория претерпевает серьезные изменения – было показано [Шильников, 1980], что система переходит в режим автоколебаний, (при этом, если уменьшать параметр, будет наблюдаться переход к хаосу через последовательность удвоений периода колебаний).

Надо заметить, что Лоренцу повезло: когда он стал «прогонять» модель при значениях коэффициентов  $\sigma = 10$ ,  $r = 28$  и  $b = 8/3$ , он и получил в системе сложный хаотический режим (см. **рис. 5.13**), который характеризовался непериодическими изменениями переменных во времени; а везение состояло в том, что дальнейший теоретический анализ показал, что такой режим появляется только в случае, когда  $r > 24,74$ , а при меньших значениях поведение оказывается совершенно иным [С. Кузнецов, 2001]. Тем не менее, этот режим, в определенном смысле, можно рассматривать как стационарный, так как его статистические характеристики, усредненные за достаточно большой промежуток времени, остаются постоянными.



**Рис. 5.13.** Фазовый портрет аттрактора Лоренца для «классического» набора параметров ( $\sigma = 10$ ,  $r = 28$  и  $b = 8/3$ ).

Чувствительность к начальным данным заставляет совершенно иначе взглянуть на саму возможность предсказывать явления природы – в последнее время на это особо обращается внимание в работах **Г.Г. Малинецкого** [1997, 2001; Малинецкий, Курдюмов, 2001; Малинецкий, Потапов, 2006]. Когда аттрактор описывает периодическое движение или стационарное решение (им соответствуют предельный цикл или устойчивая особая точка в фазовом пространстве), можно дать достоверный прогноз, даже если решение мы знаем с небольшой ошибкой. Но у странного аттрактора через время, называемое *горизонтом прогноза*, две близкие вначале траектории перестанут быть близкими. Как бы мала ни была ошибка, мы принципиально не можем предсказать, что произойдет с системой через заданное время. Иногда говорят, что странные аттракторы с конечным горизонтом прогноза описывают явление *динамического хаоса*.

«Открытие явления динамического хаоса существенно меняет взгляд на саму процедуру сравнения предсказаний теории с экспериментом, постановку ряда задач управления сложными системами. В самом деле, раньше, если экспериментальная кривая  $x(t)$  расходилась с теоретической  $y(t)$ , то можно было заключить, что теория не описывает эксперимент. Теперь, после открытия динамического хаоса, стала видна еще одна возможность, – модель хороша, но исходная система обладает чувствительностью к начальным данным. Отсюда следует, в частности, что для того, чтобы выяснить, удовлетворительна ли модель, в этом случае нельзя "поточечно", на одни моменты времени сравнивать траекторию, даваемую моделью, и самим объектом. Нужно сравнивать некоторые функционалы на траектории. Чувствительность к начальным данным означает, что малые воздействия могут существенно изменить траекторию через некоторое, может быть весьма небольшое, время. Малые причины в таких системах могут иметь большие следствия» [Малинецкий, URL].

Можно констатировать, что существование странных аттракторов в фазовом пространстве феноменологических моделей экосистем заставляет по-иному взглянуть и на саму природу стохастичности изменения характеристик экосистем во времени. При этом возникает интересная задача нахождения статистики поведения системы по известной структуре странного аттрактора (своего рода, аналог закона распределения для случайной величины).



**Малинецкий  
Георгий  
Геннадьевич**  
(г.р. 1956) –  
отечественный  
математик.

**Пример 5.3.5. Растительное сообщество на ранней стадии сукцессии.** Изменение количественного соотношения популяций растений в ходе восстановительной сукцессии (зарастание антропогенных отвалов, пожарищ, залежей и т. д.) на её ранних стадиях имеет вид стохастического процесса. Этому явлению можно дать несколько объяснений. В частности, на ранних этапах сукцессий, когда растительный покров еще не сомкнут, конкурентные взаимоотношения между растениями играют не столь важную роль [Работнов, 1983], популяции находятся под воздействием множества случайно влияющих факторов, что и определяет случайный (и практически независимый) характер динамики популяций. Однако, можно дать и другое объяснение этому феномену, исходя из анализа строго детерминированной математической модели [Розенберг, 1985].

Рассмотрим динамику трехвидового сообщества, где  $x(t)$ ,  $y(t)$  и  $z(t)$  – численности видов в момент времени  $t$ . Будем различать виды по типу их эколого-ценотических стратегий (ЭЦС; см.: [Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998]): виды  $x$  и  $y$  – это С-стратеги (конкуренты),  $z$  – R-стратег (рудерал); первые характеризуются мощным конкурентным подавлением соперников и способностью доминировать в сообществе, второй – не отличается устойчивостью к стрессовым ситуациям, обладает низкой конкурентной мощностью, но способен при отсутствии конкуренции быстро захватывать пространство (высокая скорость размножения). Эти представления позволяют записать следующую модель динамики такого сообщества:

$$\begin{aligned} dx/dt &= a_1x - b_1y \cdot \ln z \\ dy/dt &= a_2y - b_2x \cdot \ln z \\ dz/dt &= a_3z - b_3xyz, \end{aligned}$$

где  $a_i$  – коэффициенты естественного прироста видов,  $b_i$  – коэффициенты межвидовых взаимоотношений, ограничивающих рост.

Выбор логарифмической зависимости при описании взаимодействия видов-конкурентов с видом-рудералом продиктован значительно меньшей конкурентной мощностью последнего (кроме того, подобный прием уже использовался в одной из модификаций модели конкуренции [Gomatam, 1974]). Отсутствие ограничивающих воздействий самих видов на свой рост (внутривидовой конкуренции) связан с тем, что моделируется ранняя стадия сукцессии, когда эти взаимодействия слабы и ими можно пренебречь. Легко показать, что эта модель имеет неустойчивую точку равновесия:

$$x_0 = \left( \frac{b_1 a_2 a_3^2}{a_1 b_2 b_3^2} \right)^{1/4}, \quad y_0 = \left( \frac{a_1 b_2 a_3^2}{b_1 a_2 b_3^2} \right)^{1/4}, \quad \ln z_0 = \left( \frac{a_1 a_2}{b_1 b_2} \right)^{1/2},$$

и путем простого преобразования ( $\ln z = a_3 w$ ) с точностью до коэффициентов сводится к модели со странным аттрактором [Монин, 1978]. Таким образом, строго детерминированная модель будет иметь «стохастические» поведение, что позволяет объяснить случайный характер доминирования того или иного вида на разных стадиях сукцессии.

Наличие странных аттракторов в сравнительно простых феноменологических моделях динамических систем, по-видимому, должно рассматриваться как принципиальное препятствие на пути построения долгосрочных, не вероятностных прогнозов, когда даже незначительное изменение начальных условий может полностью изменить прогноз («бабочка-эффект» [Рабинович, 1978; Гапонов-Грехов, Рабинович, 1981; Малинецкий, 1997; Малинецкий, Потапов, 2006]). Выходом из этой сложной «прогностической ситуации» может быть процедура синтеза прогнозов, которая рассматривалась в предыдущей главе 4.

**Вероятностный подход.** Вероятностные феноменологические модели лежат в основе различных законов распределения параметров, как отдельных популяций, так и биоценозов (взаимодействующих популяций) и экосистем в целом. Эти модели являются фундаментом целого класса эмпирико-статистических моделей (см. главу 2). Гипотезы и предположения, положенные в основу того или иного закона распределения, могут служить в качестве объяснения наблюдаемых в природе феноменов, если в ходе статистической обработки экспериментальных данных получают достоверное подтверждение соответствия тому или иному закону. Однако еще раз подчеркну, что статистическая обработка позволяет лишь достоверно отбросить ту или иную гипотезу и что полной уверенности в справедливости принимаемых с помощью такой обработки предположений у исследователя нет. Эффект случайного воздействия на экологический объект формализуется в аналитических моделях различными способами (см., например, [Gillman, 2009, p. 44-59]).

Модель Ферхюльста–Пёрла позволяет рассмотреть воздействие на популяции *малых случайных возмущений* [Фрейдлин, Светлосанов, 1976; Свирижев, Логофет, 1978]:

$$\frac{dx}{dt} = \epsilon x \left(1 - \frac{x}{K}\right) + \delta \zeta_t,$$

где  $\zeta_t$  – случайный процесс типа «белого шума»,  $\delta > 0$  – некоторый параметр, характеризующий «малость» случайных возмущений. Если система находится вблизи устойчивого равновесия  $x_1^*$  и  $\Omega_1$  – это область притяжения этой точки, то в качестве меры устойчивости этого равновесия по отношению к случайным возмущениям предлагается взять среднее время  $\tau_1$ , которое тре-

буется системе для выхода траектории из центра области  $\Omega_1$  за его границы (это время  $\tau_1$  предлагается принять за время жизни популяции [Фрейдлин, Светлосанов, 1976]). Тогда, при некоторых допущениях,

$$\tau_1 \approx \exp\left\{\frac{\varepsilon K^2}{3\delta^2}\right\}.$$

Из этого выражения видно, что при увеличении коэффициента естественного прироста  $\varepsilon$  и емкости среды  $K$  среднее время жизни популяции увеличивается; причем, величина емкости среды более важна для выживания. При этом, даже небольшие, но постоянно действующие возмущения  $\delta$ , уменьшают  $\tau_1$  (ведут популяцию к гибели), тогда как при  $\delta = 0$  (отсутствие возмущений) популяция существовала бы неограниченно долго.

Обобщение этой модели с учетом эффекта Олли выглядит следующим образом [Сидорин, 1981; Свирежев, 1987; Горбань, Садовский, 1989]:

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot f(x) + \delta \zeta_t,$$

где  $f(x)$  – мальтузианская функция популяции с учетом эффекта Олли (три нетривиальных точки равновесия [ $a < b < c$ ] – две устойчивые [ $a$  и  $c$ ] и одна неустойчивая [ $b$ ]);  $\zeta_t$  – случайный процесс типа «белого шума»,  $\delta > 0$  – некоторый параметр, характеризующий «малость» случайных возмущений. Анализ этой модели [Вентцель, Фрейдлин, 1979] позволяет прийти к таким выводам.

- Если устойчивые положения разделены большим диапазоном численности [ $a \ll b$ ], то система вырождается за характерное время  $\tau \approx \exp\{-2U(a)/\delta^2\}$ , где  $U(a)$  – значение квазипотенциала  $U(N) = -\int Nf(N)dN + C$  в точке  $a$  ( $C$  определяется из условия  $U(0) = 0$ ). Экологический смысл этой ситуации состоит в следующем: характер динамики популяции сильно отличается от логистического, интервал положительного прироста популяции при низкой численности весьма мал и в дальнейшем начинают сказываться лимитирующие рост механизмы (например, из-за малой численности популяции даже в точке максимума не создаются положительные механизмы коллективной адаптации [не успевает проявиться эффект Олли]).
- Если устойчивые положения расположены близко друг к другу [ $a \leq b$ ], то популяция близка к логистической, не успевает выродиться и с высокой вероятностью достигнет устойчивого равновесия с большой численностью [ $c$ ]. Однако под действием случайных возмущений  $\zeta_t$  она может «переходить» из одного устойчивого состояния в другое ( $a \leftrightarrow c$ ); характерный период таких переходов имеет вид:

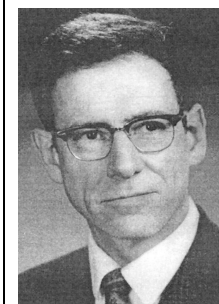
$$\tau \approx \exp\{2[U(b) - U(a)]/\delta^2\} + \exp\{2[U(b) - U(c)]/\delta^2\}.$$

Использование «белого шума» в детерминированных моделях в качестве придания им «более случайного» вида – достаточно простой (по своей логике) способ вероятностного моделирования (см., например, [Свирижев, Сидорин, 1979]). Вариант собственно вероятностного моделирования обсуждается в следующем примере.

**Пример 5.3.6. Вероятностная модель достижения экосистемой климаксового состояния.** Моделирование сукцессионных изменений осложнено, зачастую, отсутствием достаточного числа данных, как для построения прогностической модели, так и для её верификации; для построения же аналитической (феноменологической) модели, объясняющей данное явление, такой информации оказывается вполне достаточно, что и демонстрирует следующий пример.

Не касаясь вопросов истории концепции климакса (см. [Александрова, 1969; Миркин, Наумова, 1998; Розенберг и др., 1999]), приведу современную классификацию климаксов (относительно стабильных и длительно существующих состояний растительности, являющихся результатом сукцессий). **Р. Уиттекер** [Whittaker, 1974; 1980] различает пять типов климакса в зависимости от их устойчивости (последняя рассматривается им как функция двух основных показателей – времени генерации доминантов  $[Z]$  и продолжительности циклов резких изменений условий среды  $[X]$ )<sup>20</sup>:

- *аклимакс* ( $Z > X$ ) – неустойчивое состояние сообщества, возникающее в случае, когда время генерации доминантов больше, чем время изменения условий среды, флуктуации сообщества беспрестанны, серийные и кли-



**Уиттекер  
Роберт**  
(Robert  
Harding  
Whittaker;  
1920-1980) –  
американский  
эколог,  
ботаник,  
фитоценолог.

<sup>20</sup> В этом контексте возникает вопрос, который на первый взгляд кажется абсурдным: может ли антропогенное воздействие не только нарушать, но и вызывать формирование климакса? В качестве примера стихийного воздействия человека на процессы восстановления климакса приведу ситуацию, характерную для пойменной растительности [Миркин, 1974, с. 141-144]. При сведении лесов на водосборах усиливаются процессы твердого стока за счет быстрого таяния снега и бурных паводков на реках, падает водность рек в летнее время. Все это, в конечном итоге, ведет к переходу менее устойчивой пойменной растительности в климаксовую, зональную. Таким образом, человек в состоянии и путем сознательного акта (например, введением соответствующего режима использования), затратой некоторых ресурсов способствовать лесовосстановительному процессу и достижению присущего лесным зонам природного равновесия.



максимые сообщества неразличимы (пример – сообщества фитопланктона);

- *циклоклимакс* ( $Z \approx X$ ) – малоустойчивый вариант климакса, когда цикл генерации доминантов примерно совпадает с колебаниями условий среды, серийные и климаксовые сообщества плохо различимы (например, сообщества однолетников в пустыне);
- *катаклимакс* ( $Z < X$ ) – малоустойчивый вариант климакса, когда генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями факторов среды, серийные и климаксовые сообщества более или менее различимы (сообщества под воздействием регулярных пожаров, наводнений и пр.);
- *суперклимакс* ( $Z \ll X$ ) – устойчивый вариант климакса в экстремальных условиях (тундры, пустыни); бета-разнообразие сообществ минимально, серийные и климаксовые сообщества практически неразличимы;
- *эуклимакс* ( $Z < X$ ) – классическая, «по Клементсу» [Weaver, Clements, 1929] форма климакса, серийные и климаксовые сообщества хорошо различимы (развитие лесной растительности).

Если первые два типа климакса (аклимакс и циклоклимакс) собственно климаксами и не являются, то три оставшиеся типа (катаклимакс, суперклимакс и эуклимакс;  $Z < X$ ) представляют собой определенные ступени развития фитоценозов на пути к устойчивому состоянию (эти типы различаются биомассой сообществ и степенью отличия климаксовых сообществ от серийных).

На  $Z$  и  $X$  оказывают воздействие большое число различных причин, что позволяет рассматривать их как случайные величины [Брусилловский, 1975; Брусилловский, Розенберг, 1978]. Пусть  $X_i$  – время до возникновения катаклизма по  $i$ -ой причине. Величины  $X_1, X_2, \dots, X_n$  являются случайными, что обусловлено случайным характером функционирования внешней по отношению к сообществу среды. Допустим, что эти случайные величины являются независимыми и подчиняются одному и тому же закону распределения с функцией  $F_X(\tau)$ . Время до существенного изменения условий внешней среды:

$$X = \min \{X_1, X_2, \dots, X_n\} .$$



**Клементс  
Фредерик**  
(Frederic Edward  
Clements;  
1874-1945) –  
американский  
ботаник, эколог.

Будем считать, что растительность достигает климаксового состояния, если осуществляется событие  $Z < X$ , т. е. время развития доминанта будет меньше, чем время между двумя резкими изменениями среды, которые могут его «погубить». Так как  $Z$  и  $X$  – случайные величины, то событие  $Z < X$  либо произойдет в каждой конкретной ситуации, либо нет. Нас будет интересовать вероятность осуществления этого события  $Z < X$  на промежутке времени  $[0, t]$ , которая запишется следующим образом [Брусиловский, Розенберг, 1978, 1979а; Розенберг, 1980а, 1984]:

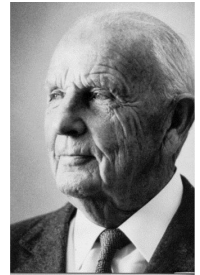
$$P_t(Z < X) = 1 - F_X(t) + \int_0^t F_Z(\tau) dF_X(\tau),$$

где  $F_X(\tau)$  и  $F_Z(\tau)$  – функции распределения случайных величин  $X$  и  $Z$ . Исследованию вероятности  $P_t(Z < X)$ , называемой *вероятностью «успеть подготовиться к катастрофе»*, посвящен цикл работ **С.Ю. Рудермана** [1963, 1965, 1968, 1983, 1994 и др.].

В каждой конкретной ситуации могут быть выбраны определенные законы распределения  $F_X$  и  $F_Z$  и оценены их параметры. Так, в качестве закона распределения для времени между случайными и резкими изменениями среды (например, пожары или ветровалы; *концепция катастрофического климакса*, примером которого могут служить заросли чапаралья в Калифорнии, подверженные пожарам [Одум, 1975; Уиттекер, 1980]), при достаточно большом  $n$ , можно использовать закон *распределения Вейбулла*<sup>21</sup>.



**Рудерман Семён Юрьевич** (г.р. 1935) – отечественный математик.



**Вейбулл Вáлоди** (Waloddi [Doddi] E.H. Weibull; 1887-1979) – шведский инженер-изобретатель.

<sup>21</sup> Распределение Вейбулла отличается от экспоненциального распределения только значениями параметров, а сам вид распределения подобен экспоненциальному:

$$F_X(\tau) = \begin{cases} 1 - \exp \left\{ - \left[ \frac{\tau - \Theta}{\tau_0 - \Theta} \right]^\alpha \right\}, & \text{для } \tau \geq \Theta, \\ 0, & \text{для } \tau < \Theta, \end{cases}$$

где  $\tau_0$  – время, в течение которого вероятность существенного изменения состояния среды равна  $F_X(\tau_0) = 1 - e^{-1} = 0,63212$ ; параметр  $\Theta$  определяет границу интервала  $[0, \Theta]$ , на протяжении которого с вероятностью, равной единице, катаклизмы не происходят («порог спокойствия»);  $\alpha > 0$  – некоторая постоянная. Эти параметры распределения оцениваются по специальной методике [Гумбель, 1965].

Для случайного времени генерации доминантов предложен [Брусиловский, Розенберг, 1978] более «экзотический» вариант закона распределения – *распределение Вальда*. Будем считать, что удельная биомасса доминирующего вида распределена логарифмически нормально и его генерация произойдет тогда, когда эта удельная биомасса превысит некоторый заданный порог. Было доказано [Башаринов, Флейшман, 1962], что  $P(Z < t) = P(Q > m)$ , где случайная величина  $Q$  – количество слагаемых, приводящих к первому переходу логарифма удельной биомассы [  $B(\tau)$  ] через пороговое значение [  $B_0$  ], а закон распределения  $Q$  асимптотически подчиняется закону распределения Вальда [Wald, 1947]. Функция закона распределения Вальда табулирована [Крапивин, 1965]. Для больших значений  $\tau$  имеет место следующая приближенная оценка закона распределения Вальда [Башаринов, Флейшман, 1962]:

$$F_X(\tau) \approx 1 - \exp[-d\tau/(2\mu)],$$

где  $d$  и  $\mu$  – параметры распределения, выражающиеся через  $\ln(B_0)$ , математическое ожидание и дисперсию случайных коэффициентов пропорциональности прироста биомассы доминирующего вида за единицу времени (подчиняющихся, по предположению, логарифмически нормальному распределению). Таким образом, при весьма общих предположениях о динамике доминирующего вида вероятность достижения им устойчивого состояния  $P_i(Z < X)$  с учетом распределений Вейбулла и Вальда имеет следующий вид:

$$P_i(Z < X) = \exp \left\{ - \left[ \frac{t - \Theta}{\tau_0 - \Theta} \right]^\alpha \right\} + \frac{\alpha}{(\tau_0 - \Theta)} \int_0^t \left[ 1 - \exp \left( - \frac{d\tau}{2\mu} \right) \right] \cdot \exp \left\{ - \left[ \frac{\tau - \Theta}{\tau_0 - \Theta} \right]^\alpha \right\} \cdot (\tau - \Theta)^{\alpha-1} \cdot d\tau,$$

где  $\tau_0$ ,  $\Theta$  и  $\alpha$  – параметры распределения Вейбулла.

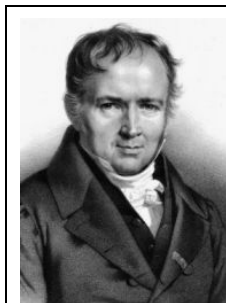
Несмотря на «ужасный» вид этого выражения, вычисления по данной формуле сравнительно просты – функция распределения Вальда табулирована [Крапивин, 1965]. Еще более простую запись вероятности  $P(Z < X)$  можно получить, предположив нормальность законов распределения  $Z$  и  $X$  [Рудерман, 1963; Брусиловский, 1975].

Вероятность  $P(Z < X)$  может использоваться в качестве некоторого *индекса устойчивости сообщества* (его преимущество над «придуманными» индексами состоит в том, что этот индекс «вытекает» из вероятностной моде-



**Вальд Абрахам**  
(Abraham Wald;  
1902-1950) –  
австрийский,  
американский  
математик.

ли) или для решения некоторых оптимизационных задач. В частности, в общем случае можно предположить, что вероятностные характеристики случайных величин  $X$  и  $Z$  зависят от некоторых количеств ресурсов  $\{R_i\}$  (ресурс  $R_i$  выделяется на борьбу с наступлением  $i$ -го нежелательного изменения среды, например противопожарные мероприятия и пр.). Тогда, если общее количество ресурсов  $R$  ограничено, то возникает задача оптимального управления достижением климаксового состояния: найти такой набор чисел  $\{R_i\}$ , чтобы вероятность наступления климаксового состояния  $P_i(Z < X)$  была максимальной при условии, что  $R_1 + R_2 + \dots + R_n \leq R$ . Подобная задача была решена П.М. Брусиловским [1975] в предположении, что  $X$  и  $Z$  подчиняются закону распределения **Пуассона** (см. далее пример 10.2.1).



**Пуассон Симеон-Дени**  
(Siméon-Denis Poisson; 1781-1840) – французский математик, физик.

**Пример 5.3.7. Вероятностная модель динамики популяции черного саксаула.** Растительность сообществ пустыни Каракумы характеризуется очень простым видовым составом и хорошо выраженными внутри- и межвидовыми отношениями растений, что делает их удобными объектами математического моделирования. Два доминирующих вида этих сообществ – черный саксаул (*Haloxylon ammodendron*) и осока песчаная (илак, *Carex physodes*) – состоят в серьезных конкурентных отношениях [Нечаева, 1970; Improvement of Desert Ranges..., 1985]. Деревья саксаула обладают способностью формировать подкороновые территории (обычно, круглой формы с отсутствием травяной растительности, в том числе и осоки). Это связано с тем, что на этих территориях происходит сильное засоление почвы, идет подщелачивание среды с образованием токсичной соды, что и не позволяет развиваться другим растениям. Размножение саксаула происходит в пределах этих пятен или на их границе [Георгиевский, 1972]. Все эти явления и легли в основу модели роста численности популяции черного саксаула, разработанной **В.А. Вавилиным** и **А.Б. Георгиевским** [1974, 1975]:



**Вавилин Василий Александрович**  
(г.р. 1940) – отечественный математик, эколог.



**Георгиевский Анатолий Борисович**  
(г.р. 1947) – отечественный ботаник, эколог.

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_{t+\Delta t} - N_t}{\Delta t} = kp \frac{qN_{t-\tau}^2}{S_0(1 + \varepsilon N_{t-\tau}^2)} - lN_t,$$

где  $N_t$  – число деревьев саксаула в момент времени  $t$  на заданной площади  $S_0$ ;  $\tau$  – время перехода саксаула во взрослое состояние;  $k$  – количество семян с одного плодоносящего дерева в единицу времени;  $q$  – эффективная площадь под одним деревом при малом количестве деревьев  $N_t$  на площади  $S_0$ ;  $\varepsilon$  – некоторая константа, характеризующая влияние числа деревьев  $N_t$  на эффективную площадь под одним деревом;  $l$  – вероятность гибели дерева саксаула в единицу времени;  $p$  – вероятность перехода семени саксаула, попавшего на эффективную площадь, во взрослое дерево. Таким образом, прирост взрослых деревьев саксаула осуществляется за счет того, что  $\tau$  лет тому назад появились семена саксаула (всего  $kN_{t-\tau}$  штук), которые с вероятностью  $p$  стали взрослыми деревьями. Именно параметр  $p$  – вероятность перехода семени саксаула во взрослое дерево, которая в рассматриваемой модели [Вавилин, Георгиевский, 1974, 1975] считается заданной величиной, определяемой экспериментально, – и станет объектом вероятностного моделирования.

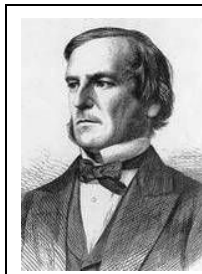
Пусть  $Y$  – случайная величина «семья разовьется во взрослое дерево», закон распределения которой и следует определить. В процессе онтогенеза растения последовательно проходит  $n$  «слоев» – несколько слоев почвы, травяной ярус, подрост и т. д. Время жизни растения в каждом слое – случайная величина  $Z_i$  (т.е. в каждом конкретном случае с некоторой вероятностью растение либо «пробьется» в следующий слой, либо погибнет в данном). Таким образом, в каждом случае растение может погибнуть от некоторых причин в каждом слое через случайное время  $X_i$ . Событие  $Y_i$  – «растение выживет в слое  $i$ » произойдет, если осуществится событие  $Z_i < X_i$  (растение успеет «покинуть» слой  $i$  до того, как произойдет губительное для него событие). Отсюда, объединение событий  $Y_i$  и даст нам случайную величину  $Y$ , т.е.:

$$P(Y) = P\left[\bigcap_{i=1}^n Y_i\right] = P(Z_1 < X_1 \cap Z_2 < X_2 \cap \dots \cap Z_n < X_n).$$

Используя *неравенство Буля* [Флейшман, 1971], можно оценить эту вероятность сверху:

$$P(Y) = P\left[\bigcap_{i=1}^n Y_i\right] \leq \min_{i=1, \dots, n} P(Y_i) = P(Z_{i_0} < X_{i_0}).$$

В свою очередь, правая часть этого неравенства представляет собой вероятность «успеть подготовиться к катастрофе» (см. выше пример 5.3.6).



**Буль Джордж**  
(George Boole;  
1815-1864) –  
британский  
математик,  
философ.

Представления о «послойном» протекании онтогенеза соответствуют представлениям о существовании критических периодов в развитии растений [Ю. Кулагин, 1972]. При этом начальные этапы онтогенеза растений, как и других типов организмов, отличаются наибольшей уязвимостью со стороны внешних воздействий, т. е. чаще всего гибнут семена, проростки и малолетние сеянцы древесных растений. Как показали **И.Ю. Усманов**, **А.Ю. Кулагин**, **А.А. Кулагин** и другие, с увеличением возраста растения увеличиваются его морфологические и физиологические адаптации к изменениям внешней среды [Усманов и др., 2001; А.Ю. Кулагин и др., 2002; А.Ю. Кулагин, 2003; А.А. Кулагин, Шагиева, 2005; А.А. Кулагин, 2006]. **Ю.З. Кулагин** [1972, с. 754], оперируя таким понятием, как «интервал времени между критическим периодом и сроком губительного воздействия природных факторов», приводит многочисленные примеры воздействия неблагоприятных факторов в различные фазы роста растений. Нетрудно видеть в подобном эмпирическом представлении модель успеваемости  $Z_i < X_i$ .

			
<b>Усманов Искандер Юсуфович</b> (г.р. 1950) – отечественный ботаник, физиолог растений, эколог.	<b>Кулагин Алексей Юрьевич</b> (г.р. 1957) – отечественный ботаник, лесовед, эколог.	<b>Кулагин Андрей Алексеевич</b> (г.р. 1979) – отечественный ботаник, лесовед, эколог.	<b>Кулагин Юрий Захарович</b> (1929-1983) – отечественный ботаник, лесовед, эколог.

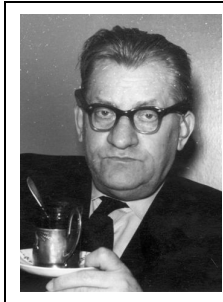
Будем считать, что время жизни растения в  $i_0$ -м «слое» и время между «сильными» изменениями среды в этом же слое подчиняются экспоненциальным законам распределения. Тогда

$$P(Z_{i_0} < X_{i_0}) = \exp(-\lambda_X t) - \lambda_X \int_0^t \exp(-\lambda_X \tau) \cdot \exp(-\lambda_Z \tau) d\tau,$$

где  $\lambda_X$  и  $\lambda_Z$  – параметры экспоненциальных распределений случайных величин  $X$  и  $Z$  в «слое»  $i_0$ . Отсюда имеем

$$P(Z_{i_0} < X_{i_0}) = e^{-\lambda_X t} + \frac{\lambda_X}{\lambda_X + \lambda_Z} e^{-\lambda_X t} e^{-\lambda_Z t} - \frac{\lambda_X}{\lambda_X + \lambda_Z}.$$

Начальные этапы онтогенеза растений, как я уже отмечал, отличаются наибольшей уязвимостью по отношению к факторам внешней среды. Следовательно, можно предположить, что



**Уранов  
Алексей  
Александрович**  
(1901-1974) –  
отечественный  
ботаник,  
геоботаник.

$\min P(Y_i)$  в выражении для  $P(Y)$  наблюдается для «слоя»  $i_0 = 1$ . В этот «слой» (или в эту фазу развития растения) следует отнести, по-видимому, половину возрастных групп (от семян до прегенеративных особей) по классификации **А.А. Уранова** [1975]. Оценка параметров  $\lambda_X$  и  $\lambda_Z$  может быть легко осуществлена экспериментально, так

как они представляют собой среднее время развития особи до определенного возрастного состояния и среднее время между наступлениями критических состояний наиболее быстро меняющегося и опасного для жизнедеятельности растения фактора среды.

Основным недостатком подобного рода теоретических моделей является отсутствие сведений о законах распределения тех или иных случайных величин, что приводит к необходимости строить (часто субъективно) предположения об их характере. С другой стороны, такие модели «наталкивают» исследователя на определение необходимых характеристик и заставляют по-новому взглянуть на традиционный объект исследования.

#### 4. Синергетический подход

Рассмотрением возможностей использования в экологии моделей со странными аттракторами, я, надеюсь, плавно подвел читателя к еще одному очень интересному разделу моделирования – фрактальному анализу. Но сначала, несколько слов о *синергетике* в целом.

Синергетика (от др.-греч. *συν-* – приставка со значением совместности и *ἔργον* – деятельность) – междисциплинарное направление научных исследований, задачей которого является изучение природных явлений и процессов на основе принципов самоорганизации систем (состоящих из подсистем). В одной из статей [Данилов, Кадомцев, 1983, с. 32] было предложено именовать синергетику «*X*-наукой», что подчеркивало бы её «становящейся» характер, специфическую «постнеклассическую» междисциплинарность и, в особенности, тот факт, что «в отличие от большинства новых наук, возникших, как правило, на стыке двух ранее существовавших и характеризующихся проникновением *метода* одной науки в предмете другой, *X*-наука воз-

никает, опираясь не на граничные, а на внутренние точки различных наук, с которыми она имеет ненулевые пересечения. В изучаемых *X*-наукой системах, режимах и состояниях физик, биолог, химик и математик видят свой материал, и каждый из них, применяя методы своей науки, обогащает общий запас идей и методов *X*-науки». «Синергетика как теория самоорганизации может быть определена триадой нелинейность – когерентность – открытость, где когерентность понимается как такая согласованность взаимодействия элементов, которая проявляется на уровне всей системы, а открытость подразумевает обмен веществом, энергией и информацией в пространстве, времени и масштабе, причем обмен не полностью контролируемый» [Баранцев, 1999, с. 54; Андрианов и др., 2004, с. 210].

Автором термина «синергетика» является **Б. Фуллер**, а его определение, близкое к современному пониманию, ввёл **Г. Хакен** [Haken, 1977; Хакен, 1985]. Область исследований синергетики чётко не определена и вряд ли может быть ограничена, так как её интересы распространяются на все отрасли естествознания. В этом и её сила, и недостаток.



**Фуллер  
Бакминстер  
Ричард**  
(Richard  
Buckminster  
Fuller;  
1895-1983) –  
американский  
архитектор,  
дизайнер,  
изобретатель.

**Хакен  
Герман**  
(Hermann  
Haken;  
г.р. 1927) –  
немецкий  
физик,  
математик.



**Компартментальное моделирование.** Этот подход к моделированию большее распространение получил в медицине. Согласно определению [Sheppard, 1948], *компартмент* – это некоторое количество вещества, выделяемое в биологической системе и обладающее свойством единства, поэтому в процессах транспорта и химических преобразований его можно рассматривать как целое (например, в качестве особых компартментов рассматривают весь кислород в легких или всю углекислоту в венозной крови). Модели, в которых исследуемая система представляется в виде совокупности компартментов, потоков вещества между ними, а также источников и стоков всех веществ, называются *компартментальными*. Существует весьма обширная литература по данной проблеме (назову лишь некоторые из работ [Kindler, 1968; Jacquez, 1972; Заславский, 1984; Еськов, 1994, 2003, 2004; Еськов и др., 2005 и др.]).



Современное развитие компартментно-кластерной теории биосистем, осуществляемое под руководством **В.М. Еськова** [1994, 2003; Eskov, Filatova, 1994; Еськов и др., 2005], как некоторой *переходной теории* от детерминистских моделей к моделям в рамках теории хаоса и синергетики (именно так позиционируется этот подход к моделированию [Ануфриев и др., 2007; Устименко, 2010]), позволяет строить в автоматическом режиме математические модели биосистем. Исследование таких моделей в рамках этой теории обеспечивает во многих случаях краткосрочный или даже среднесрочный прогноз динамики поведения биологических динамических систем. В частности, можно исследовать стационарные режимы путем задания внешних возмущающих воздействий и изучения условий переходов к периодическим режимам, а также устойчивость последних.



**Еськов Валерий Матвеевич**  
г.р. 1948) – отечественный биофизик, математик, эколог.

Следует отметить, что компартментальное моделирование в такой постановке сходно имитационному, что делает его весьма полезным для изучения экосистем [Заславский, 1984; Еськов, 2001, 2004; Еськов и др., 2007], которые могут быть представлены сетью камер или компартментов (например, взаимодействующих популяций), объединенных потоками вещества или энергии между собой, их преобразованием внутри компартментов, а также притоком-оттоком вещества и энергии из внешней среды. «Действительно, поскольку популяцию всегда можно рассматривать как компартмент, а экосистему как некоторый кластер в условиях внешних воздействий и внутренней диссипации (за счет взаимодействия с косной природой), то для любой экосистемы (биогеоценоза), если выполняются основные постулаты компартментно-кластерного подхода, можно использовать формализм компартментно-кластерной теории» [Еськов, 2004, с. 11-12]. Следующие постулаты этого подхода для биологических динамических систем являются основными.

• Биологическая система или её составные части (кластеры) *состоят из компартментов* (совокупность приблизительно одинаковых элементов, которые выполняют сходные функции или обеспечивают достижение некоторой единой цели); возможна ситуация, когда компартмент состоит из одного элемента.

• *Между компартментами существуют связи*, а сами они (компарменты) с помощью этих связей организованы в структуры. Эти связи могут быть положительными и (или) отрицательными. Если связи между компар-

- Биологическая система или её составные части (кластеры) *состоят из компартментов* (совокупность приблизительно одинаковых элементов, которые выполняют сходные функции или обеспечивают достижение некоторой единой цели); возможна ситуация, когда компартмент состоит из одного элемента.
- *Между компартментами существуют связи*, а сами они (компарменты) с помощью этих связей организованы в структуры. Эти связи могут быть положительными и (или) отрицательными. Если связи между компар-

тментами только положительны, можно говорить о синергетических системах.

- В природе *существуют отрицательные обратные связи*, которые обеспечивают регуляцию в биологических системах, путем перекрытия (снижения, сужения) потоков вещества, энергии и информации, обеспечивающих функционирование системы.
- В биологических системах *существуют структуры управления* (схемы сравнения, анализа и выработки управляющих воздействий), которые анализируют состояние системы по некоторым выходным параметрам. Фактически, этот постулат вводит представления о норме (от лат. *norma* – образец), как «внутренней» характеристике системы. Однако, понятие «норма» может иметь и более широкое толкование в зависимости от целей исследования.
- Любая биологическая система *содержит в себе лимитирующий фактор(ы)*, определяемый уровнем вектора состояния этой системы. Фактически, этот постулат вводит представления о существенной нелинейности взаимосвязей в биологической системе.
- Любая биологическая система *является открытой* – в ней возможны потоки (вещества, энергии, информации) как внутрь (извне), так и наружу. Фактически, этот постулат дает представления о путях усложнения динамики системы через создание элементов нелинейности и бифуркаций рождения циклов.
- Шесть предыдущих постулатов могут быть объединены в седьмой базовый постулат: *любая компартментальная система может находиться как в стационарном состоянии, так и в различных динамических режимах*. Это позволяет [Еськов, 2004, с. 14] в рамках компартментно-кластерной теории описать любую биосистему в следующем обобщенном виде:

$$\begin{aligned} dx/dt &= AP(y)x - bx + Ud \\ y &= f(\{x_i\}), \end{aligned} \quad 3.4$$

где  $x = \{x_1, x_2, \dots, x_m\}$  – вектор состояния системы;  $A = \{a_{ij}\}$ ,  $i, j = 1 \div m$  – матрица межкомpartmentальных связей;  $P(y) = \{p_{ij}(y)\}$ ,  $i, j = 1 \div m$  – матрица функций обратных связей (тормозных воздействий);  $b$  – коэффициент диссипации (в общем случае, является функцией состояния системы, внешних и внутренних воздействий);  $U = \text{diag}\{u_i\}$ ,  $i = 1 \div n$  – вектор «весов» внешних воздействий;  $d = \{d_i\}$ ,  $i = 1 \div n$  – вектор внешних воздействий;  $y = f(\{x_i\})$  – некоторая выходная величина системы (например, если  $y = \sum x_i$ , то  $y$  может быть численностью популяции).

- Наконец, последний из основных постулатов основан на *представлениях об иерархической организации* любой компартментной биосистемы (см. главу 1, раздел 5).

Легко убедиться, что представленные основные постулаты компартментно-кластерной теории биосистем являются постулатами и системной экологии (см. главу 1). Более того, выше в этой же главе обсуждались, если угодно, «более обобщенные» модели взаимодействия популяций [Kolmogoroff, 1936; Колмогоров, 1937, 1972; Rescigno, Richardson, 1965; Исаев и др., 2001]. Так что же нового вносит (может внести) в экологию данный подход?

Прежде всего, для класса обобщенных иерархических моделей вида (3.4) с наличием тормозно-возбуждающих (отрицательно-положительных) связей между кластерами и внешним воздействием была доказана *теорема устойчивости равновесной точки* и получены *условия возникновения бифуркаций рождения циклов* [Еськов, 1994]; из этого следует, что равновесный режим реализуется биологически. Другими словами, модель вида (3.4) обладает достаточной строгостью.

Во-вторых, для модели (3.4) получены условия, при которых матрица межкомпарментальных связей  $A = \{a_{ij}\}$  не содержит отрицательных элементов (если среди собственных значений матрицы  $A$  найдется наибольшее положительное собственное значение  $\lambda_i$  превышающее модули остальных  $\lambda_j$ , т. е.  $\max |\lambda_i| = \lambda_j$ ,  $|\lambda_i| < \lambda_j$ ,  $i, = 1 \div m$  при  $i \neq j$ , то по *теореме Фробениуса–Перрона* возможно приведение матрицы  $A$  к окончательно неотрицательной матрице  $Q$  [Устименко, 2010, с. 10]). Фактически, это позволяет идентифицировать биосистему как объект синергетики. А это, в свою очередь, значит, что вопросы устойчивости стационарных решений, а также вопросы существования асимптотически ограниченных структур осложнены сужением фазового пространства на положительный конус. В связи с этим, аппарат функций Ляпунова оказывается неэффективным и необходимо привлекать более современные методы (теоремы сравнения, анализ оператора сдвига вдоль траекторий и пр.).

В-третьих, в рамках этого подхода возникает некоторая двузначность в моделировании – описание траектории движения как отдельного элемента биосистемы в фазовом пространстве состояний, так и целого кластера элементов. Эта двузначность порождается методами компартментно-кластерной теории биологических динамических систем и следует из всего синергетического подхода. При этом учитывается *принцип обязательной вариабельности* поведения биосистемы в фазовом пространстве состояний. Однако, эта изменчивость (по аналогии с флуктуациями в физике) не учитывается явно, а постулируется наличием некоторого размытого (вариабельного) множества элементов в виде компартмента или кластера. При этом подразумевается, что

компармент или кластер содержит элементы, варьирующие (мерцающие – *glimmering*) не только в динамике поведения, но и в свойствах самих элементов (изменчивость морфологических свойств и параметров, варибельность параметров функционирования и т. д.). Таким образом, данный подход ориентирован на описание и прогноз динамики поведения *кластерных*, «*мерцающих*», *эволюционирующих*, *телеологичных* и *выходящих за пределы «3-х сигм»* сложных биосистем [Филатов, 2010]. Если экосистема может быть «втиснута» в это прокрустово ложе из этих пяти особенностей биосистем, то компарментальное моделирование, вполне возможно, будет полезным для экологических исследований.

Как уже отмечалось в первой главе, каждая система определяется некоторой *структурой* (элементы и взаимосвязи между ними) и *поведением* (изменение системы во времени). Существование взаимодействий между отдельными элементами определяет возникновение в системе достаточно сложной пространственно-временной динамики. Укажу (основываясь на уже существующей классификации [Данилов, Кадомцев, 1983; Сорокин, 2003]) лишь пять основных типов такой динамики, анализ которых возможен в рамках аналитического моделирования и синергетического подхода.

- **Хаос.** Динамическое свойство сложных систем, выражающееся в невозможности долгосрочного предсказания их пространственно-временной динамики. Хаос был открыт **А. Пуанкаре** в конце XIX в. при изучении динамики небесных тел (эта проблема также известна в физике как *проблема трех тел*); становление теории хаоса в её современном виде связана с именем Э. Лоренца после открытия им чувствительности к начальным условиям модели для прогнозирования погоды [Курдюмов, Малинецкий, 1993; Малинецкий, 1997; Ризниченко, 2002; Cushing et al., 2003]. Понятие «хаоса» в математическом смысле ассоциируется с наличием бесконечно большого числа решений, которые могут сближаться на очень малое расстояние и достаточно далеко расходиться. **Б.Г. Заславским**



**Пуанкаре Анри**  
(Jules-Henri Poincaré; 1854-1912) – французский математик, астроном; иностранный член Императорской Санкт-Петербургской академии наук.

**Заславский Борис Григорьевич**  
(Boris G. Zaslavsky; г.р. 1947) – отечественный, американский математик, биофизик.



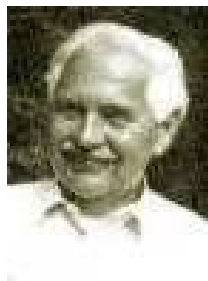
[1981, 1983; Заславский, Полуэктов, 1988] развит метод исследования хаотических структур в многомерных системах с дискретным временем и сформулированы критерии рождения структур с некоторыми свойствами «хаотичности» в экологических системах с не перекрывающимися поколениями.

- **Фракталы.** Сложные системы могут сохранять свои относительные геометрические свойства, не зависящие от абсолютного масштаба явления. Это свойство также известно как *масштабная инвариантность* или *самоподобие* и связано с открытием в 1975 г. **Б. Мандельбротом** множеств с дробной размерностью<sup>22</sup> и «геометрии хаоса» (см. [Mandelbrot, 1975, 1977, 1982, 1999, 2004; Данилов, 2000; Мандельброт, 2002, 2009; А. Морозов, 2004; Киселёв, Марков, 2005; Barnsley, 2006]). Одним их эффективных методов синтеза геометрических фракталов стали, так называемые, *L-системы* – разновидность формальной грамматики, используемая для моделирования роста и развития растений (для чего она и была предложена **А. Линденмейером** [Lindenmayer, 1968]), но способная



**Мандельброт  
Бенуа**  
(Benoit B.  
Mandelbrot;  
1924-2010) –  
французский  
математик.

**Линденмейер  
Аристид**  
(Aristid  
Lindenmayer;  
1925-1989) –  
венгерский,  
нидерландский  
ботаник,  
биолог-теоретик.



моделировать сложную ветвящуюся структуру и динамику других организмов и систем [Rozenberg, Salomaa, 1980; Prusinkiewicz, Lindenmayer, 1990]. Эта грамматика, опирающаяся на правила генерации и преобразования символьных строк, представляет собой метод описания сложных природных объектов и процессов с помощью простых составляющих и некоторых правил их преобразования. Кстати, именно на *L-системах* основана и «черепашня графика» (*turtle geometry*), которая лежит в основе

<sup>22</sup> Впервые множество Мандельброта было описано в 1905 г. **П. Фату** – специалистом в области аналитической динамики комплексных чисел.



**Фату Пьер** (Pierre Joseph Louis Fatou;  
1878-1929) – французский математик.

многих алгоритмов индивидуально-ориентированного моделирования (пакет NetLogo; см. выше главу 3, раздел 4).

- **Самоорганизация.** Спонтанное формирование пространственно-временного порядка, макроскопические свойства которого не зависят ни от начального набора взаимодействующих элементов, ни даже от правил взаимодействия. Самоорганизация – одно из наиболее характерных свойств систем, далеких от термодинамического равновесия; конструктивные представления о самоорганизации активно развивал **И. Пригожин** (см. [Николис, Пригожин, 1979]).
- **Критическая самоорганизация.** Динамическое развитие до критического состояния, характеризуемого сильными пространственно-временными флуктуациями, без внешнего управления [Bak et al., 1988; Bak, Chen, 1991].
- **Перколяция** (англ. *percolation* – протекание, просачивание). Фазовые переходы в динамике систем, когда заданное свойство возникает и исчезает на всех возможных пространственных масштабах, и характеризуется кластерной геометрией на разных масштабах (см. [Stauffer, Aharony, 1992; Тарасевич, 2002]).



**Пригожин**  
**Илья [Романович]**  
(Ilya R. Prigogine;  
1917-2003) –  
бельгийский химик,  
физик, математик;  
иностранный академик  
АН СССР и РАН;  
Лауреат Нобелевской  
премии (1977 г.)

### **Фрактальный анализ.**

Вопросы возникновения хаотической динамики в детерминированных моделях и процессы самоорганизации, частично, уже были рассмотрены выше (и глава 4, и модели со странными аттракторами в главе 5). Далее я сосредоточу внимание на фракталах и перколяции. Но сначала – небольшой панегирик.

«Вспоминая славные имена прошлого, мы не должны забывать о нашем великом современнике, несравненном Бенуа Мандельброте... Как выяснилось, все эти годы мы *жили* с фрактальными артериями неподалеку от фрактальных речных систем, собирающих влагу со склонов фрактальных гор под фрактальными облаками и катящих свои воды к фрактальным берегам морей и океанов. Но как и мольерову мещанину во дворянстве, нам не доставало надлежащей прозы – существительного *фрактал* и прилагательного *фрактальный* (выделено автором. – Г.Р.), который мы обрели благодаря Бенуа Мандельброту» [Шредер, 2001, с. 18-19].

Сегодня модели фрактальной геометрии все шире находят свое приложение в экологических исследованиях: совсем недавно вышла в свет боль-

шая монография **Л. Сёрона** [Seuront, 2010] по применению фрактального анализа в экологии и, особенно, при исследовании водных экосистем; в обзорах **Ю.Г. Пузаченко** (см. [Ю. Пузаченко, А. Пузаченко, 1996; Ю. Пузаченко, 1997]) также можно найти много ссылок на такого рода исследования; следует назвать и цикл «фрактальных исследований» в почвоведении, объединенных в специальное издание, одним из инициаторов которого стал **Я.А. Пачепский** [Pachepsky, Ritchie, 1998; Pachepsky, Timlin, 1998; Pachepsky et al.,



**Сёрон Лоран**  
(Laurent Seuront;  
г.р. 1970) –  
австралийский эколог,  
гидробиолог, биофизик.



**Пузаченко**  
**Юрий Георгиевич**  
(г.р. 1940) –  
отечественный  
эколог, географ.



**Пачепский**  
**Яков Аронович**  
(Yakov A. Pachepsky;  
г.р. 1948) – отечественный,  
американский почвовед,  
математик, эколог.

2000a,b]; наконец, у нас в стране этот процесс следует связать, в первую очередь, с работами нижегородской школы **Д.Б. Гелашвили** и **Д.И. Иудина** [Иудин, Гелашвили, 2002; Iudin, Gelashvily, 2003; Иудин и др., 2003; Розенберг и др., 2003в,г, 2007; Гелашвили и др., 2004а, 2006а,б, 2007а,б, 2008а и др.].



**Иудин Дмитрий Игоревич**  
(г.р. 1964) – отечественный  
математик, физик, эколог.

**Гелашвили Давид Бежанович**  
(г.р. 1946) – отечественный  
зоолог, эколог.

*Фрактал* (по определению Мандельброта) – это структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому. «Термин фрактал я образовал от латинского причастия *fractus*. Соответствующий глагол *frangere* переводится как ломать, разламывать, т.е. создавать фрагменты неправильной формы. Таким образом, разумно – и как кстати! – будет предположить, что, помимо значения "фрагментированный" (как, например, в словах фракция или рефракция), слово *fractus* должно иметь и значение "неправильный по форме"»



[Мандельброт, 2002, с. 18; Федер, 1991; А. Морозов, 2004]. Иными словами, «вырезав» небольшую часть из структуры, имеющей свойства фрактальности, можно рассмотреть её в некотором увеличении и обнаружить, что она подобна всей структуре в целом; выделив еще более мелкую часть из уже вырезанной части и увеличив её, опять обнаружим, что и она подобна первоначальной структуре. Для идеальной фрактальной структуры, такую операцию можно проделывать до бесконечности, и даже самые микроскопические частички будут подобны структуре в целом. Реальные же объекты имеют довольно четко ограниченный интервал масштабов, в которых они проявляют свою фрактальную природу.

«Фракталы вокруг нас повсюду, и в очертаниях гор, и в извилистой линии морского берега. Некоторые из фракталов непрерывно меняются, подобно движущимся облакам или мерцающему пламени, в то время как другие, подобно деревьям или нашим сосудистым системам, сохраняют структуру, приобретенную в процессе эволюции» [Пайген, Рихтер, 1993, с. 7]. А вот еще одна цитата из работы **В.Н. Беклемишева** [1964, с. 37]: «...живой организм (*и экосистема*. – Г.Р.) не обладает постоянством материала – форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы сменяются, форма остается». И вновь, подобно мольеровскому Журдену<sup>23</sup>, экологи «говорят прозой» (о фракталах), не догадываясь об этом...

Интересно отметить, что само определение понятия «фрактал» предоставляет пищу для системологических рассуждений. Действительно, в своей работе, Мандельброт [2002, с. 31] чуть далее дает более математически корректное определение: «фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа–Безиковича которого строго больше его топологической раз-



**Беклемишев  
Владимир  
Николаевич**  
(1890-1962) –  
отечественный  
зоолог,  
энтомолог,  
паразитолог.



**Хаусдорф  
Феликс**  
(Felix Hausdorff;  
1868-1942) –  
немецкий  
математик.

**Безикович Абрам  
Самойлович**  
(1891-1970) –  
отечественный,  
британский  
математик.

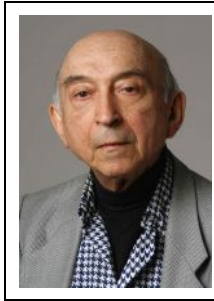


<sup>23</sup> Извините, повторяюсь, но слишком уж «в точку»...



мерности». Это определение достаточно строго в математическом плане, однако именно это и является его существенным недостатком, поскольку оно требует определения еще и понятий размерности (топологической и хаусдорфовой; Barnsley, 2006), к тому же оно исключает многие классы фрактальных объектов, встречающиеся в различных областях. «Сила понятия фрактальной размерности по Хаусдорфу в том, что она позволяет различать категории "гладкий" и "хаотичный". Слабость же её в том, что не удастся различить категории "нерегулярный, но самоподобный" и "геометрически хаотичный". Это происходит из-за того, что определение является весьма общим, что и требуется для математики. Но для конкретной области науки общий характер этого определения оказывается чрезмерным: оно становится не только не-

удобным, но и совершенно неподходящим» [Мандельброт, 1993, с. 139]. Иными словами, на примере определения понятия «фрактал» хорошо иллюстрируется один из важных системологических принципов – *принцип несовместимости Заде*: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем менее определены наши суждения о её поведении (см. главу 1, раздел 5). Поэтому, для решения задачи о



**Заде  
Лотфи  
Али Аскер**  
(Lotfi Ali  
Askar  
Zadeh;  
г.р. 1921) –  
американский  
математик.

фрактальности, например, видовой или родовой структуры сообщества, вполне подходящим является первое (может быть, более вербальное) определение «фрактала». Можно сказать, что фрактальный объект статистически единообразен в широком диапазоне масштабов. В идеальном случае (математический фрактал) такое самоподобие приводит к тому, что фрактальный объект оказывается инвариантным относительно масштабных изменений пространства (растяжений и сжатий; см., например, [Гелашвили и др., 2007б, 2008а]).

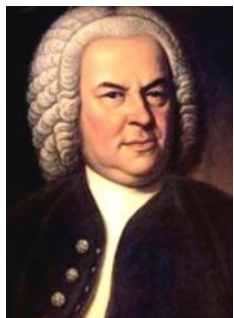
Свойство частей быть подобными всей структуре в целом называется *самоподобием*. Интервал самоподобия различных природных объектов может содержать масштабы от долей микрометра (при рассмотрении структуры пористых горных пород) до десятков километров (при рассмотрении рельефа местности и формы облаков). Примеры самоподобия можно найти в различных, на первый взгляд, объектах или процессах [Berntson G.M., Stoll, 1997; Embrechts, Maejima, 2002]. Так, броуновское движение является хорошей иллюстрацией вероятностного самоподобия, в математике примерами самоподобия являются канторовы множества и функция **Вейерштрасса**, в музыке самоподобие связано с темперированным двенадцатитоновым строем **Баха**, русские деревянные матрешки, так же как китайские коробочки – иллюстра-

ции дискретного ограниченного самоподобия, акустические системы (в частности, основная мембрана внутреннего уха) также функционируют на основе принципа самоподобия; перечень самоподобных природных объектов и явлений можно продолжить, включив в него крону деревьев, гифы актиномицетов, разряд молнии, бронхиальное дерево, кровеносную и речную системы и т. д.; наконец, самоподобие часто присуще таким иерархическим структурам, как филогенетические деревья (см. **рис. 5.14**). Самоподобие предполагает, что копирование и масштабирование некоторого «эталонного» образа позволяет природе и человеку<sup>24</sup> легко создавать сложную многомасштабную структуру.

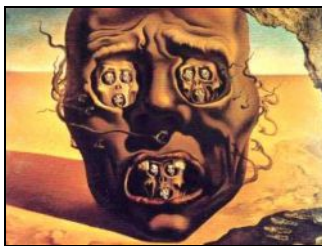


**Вейерштрасс Карл**  
(Karl Theodor Wilhelm Weierstrass; 1815-1897) – немецкий математик.

**Бах Иоганн Себастьян**  
(Johann Sebastian Bach; 1685-1750) – немецкий композитор, органист.



<sup>24</sup> Интересно, что посещая Музей наук (Museu de la Ciència) в Барселоне, Б. Мандельброт заметил его директору, что картина "Лицо войны" С. Дали дала ему «интуитивное понимание превосходства фрактальной геометрии, делая понятным всеобъемлющее сходство в формах природы» [Wagensberg, 2010, p. 37]; он также сказал, что «фрактально» А. Гауди превосходит Л. Ван дер Роэ.



**Дали С. «Лицо войны», 1940 г., Музей Бойманса-ван-Бёнингена, Роттердам**



1

1. **Дали Сальвадор** (Salvador Felipe Jacinto Dalí Domènech; 1904-1989) – испанский художник, график, скульптор, режиссёр.

2. **Гауди-и-Корнет Антонио** (Antonio Plácido Guillermo Gaudí y Cornet; 1852-1926) – испанский архитектор.

3. **Ван дер Роэ Людвиг Мисс** (Ludwig Mies van der Rohe, наст. имя Maria Ludwig Michael Mies; 1886-1969) – немецкий, американский архитектор.

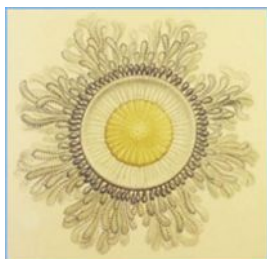


2



3

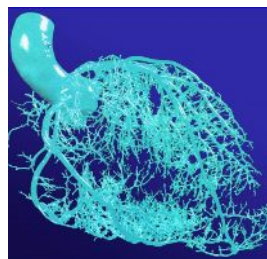
## Фракталы живой природы



Радиолярия  
(рис. Э. Геккеля, 1902 г.)

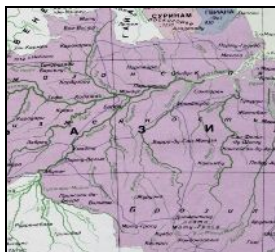


Кораллы



Сеть кровеносных  
сосудов сердца

## Фракталы неживой природы



Речная сеть



Молния

Фракталы  
технических систем

Дорожная сеть

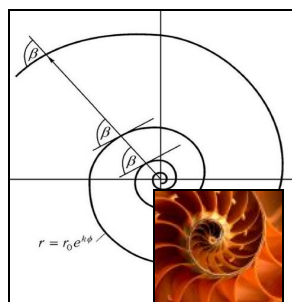
## Фракталы в искусстве



Ван Гог В.  
«Звездная ночь. Сен Реми»,  
1889, Музей современного  
искусства, Нью-Йорк



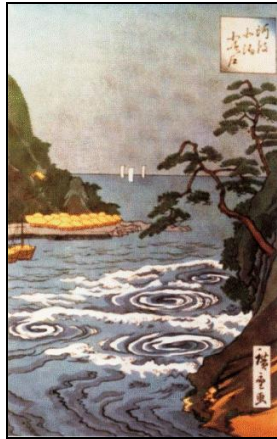
Ван Гог В.  
«Цветущий плодовой  
сад», 1888 г., музей  
Ван Гога, Амстердам

Геометрический  
фрактал

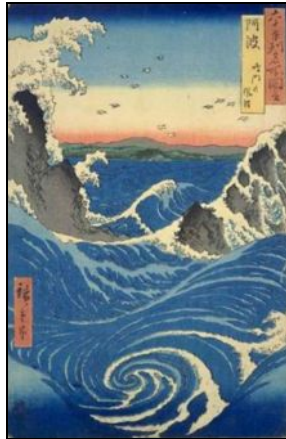
Логарифмическая  
спираль  
(гладкая самоподобная  
кривая; в углу –  
фрагмент раковины  
моллюска жемчужный  
кораблик [*Nautilus  
pompiilus*])



Ряд, из приведенных выше иллюстраций, «перекочевывает» из одного издания по фрактальной геометрии в другое. В монографии Л. Сёрона [Seuront, 2010, p. 1-8] приводится много иллюстраций-примеров фрактальных структур, в той или иной степени более оригинальных, хотя бы потому, что в них использованы «восточные мотивы» (гравюры японских художников, архитектурные памятники и пр.; Сёрон более 10 лет занимался гидробиологией океанов в Японии и Австралии). Думаю, что несколько из них (**рис. 5.14 [дополнительный]**) – только усилят наше восприятие фрактальности мира.



а



б



В проливе Наруто между японскими островами Авадзи и Сикоку находится один из самых больших приливно-отливных водоворотов в мире. Скорость воды может достигать до 20 км/час, тогда диаметр воронки достигает 20 м.

[http://nature.1001chudo.ru/japan\\_979.html](http://nature.1001chudo.ru/japan_979.html),  
[http://nature.1001chudo.ru/japan\\_979\\_gallery.html?show=wel-shikokugrjp.jpg](http://nature.1001chudo.ru/japan_979_gallery.html?show=wel-shikokugrjp.jpg)

Утагава [Андо] Хиросигэ

а – «Водовороты в проливе под мостом Конаруто»,  
 б – «Водовороты пролива Наруто в провинции Ава»  
 ок. 1820-1836; Государственный музей  
 изобразительных искусств им. А.С. Пушкина,  
 Москва; Британский музей, Лондон



Кацусика Хokusай  
 «Большая Волна в Канагаве», ок. 1831-1833;  
 первая гравюра серии «36 видов горы Фудзияма»;  
 Метрополитен-музей, Нью-Йорк;  
 Британский музей, Лондон



Храм Шри-Шива-Субраманья  
 (Sri Siva Subramaniya temple)  
 самый большой индуистский  
 храм Южного полушария  
 (г. Нади, Фиджи).

Рис. 5.14 [дополнительный]. «Восточные» примеры фрактальных структур.

Другим важным (но все-таки, второстепенным) свойством фракталов является их *иерархичность*, т. е. способность повторяться в разных масштабах пространства и времени. Существует четкий *критерий принадлежности объекта к фракталам* – объект нельзя считать фрактальным, если он не обладает свойством самоподобия, но можно – если он не иерархичен.

Кроме самоподобия и иерархичности, диагностическими признаками фрактального объекта являются [Федер, 1991; Шредер, 2001; А. Морозов, 2004; Seuront, 2010]:

- *Степенная зависимость* числа структурных элементов от масштаба, поскольку математическим выражением самоподобия являются степенные законы вида:

$$f(x) = cx^{\alpha}.$$

- *Масштабная инвариантность (скейлинг;* от англ. *scaling* – масштабирование) – возможность воспроизводить объект при изменении масштабов.
- Строгое отличие *фрактальной размерности* ( $\alpha$ ), которая может быть как целочисленной, так и дробной (например, размерность  $\alpha = 2,87$ ), от топологической (всегда целочисленной). «Фракталы были чужды уютному евклидовому миру с его регулярными структурами» [Макаренко, 2002, с. 122]<sup>25</sup>. Правда, при этой «регулярности нашего мира» никто не протес-

<sup>25</sup> Не удержусь и приведу еще одну цитату из работы **Н.Г. Макаренко** [2002, с. 122]: «Позднее оказалось, что фракталами являются и давно известные в анализе нерегулярные функции, вызывавшие отвращение аналитиков прошлого века». Подтверждением тому служат слова из письма 1893 г. французского математика **Ш. Эрмита** – нидерландскому математику **Т. Стилтесу**, которые также приводит Макаренко: «С омерзением и ужасом я отворачиваюсь от этой зловредной язвы – непрерывных функций нигде не имеющих производных...».



**Макаренко Николай Григорьевич**  
(г.р. 1945) – отечественный, казахстанский математик.



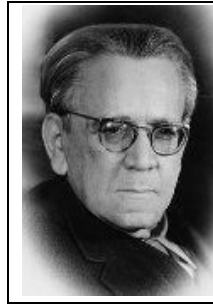
**Эрмит Шарль**  
(Charles Hermite;  
1822-1901) – французский математик.



**Стилтес Томас**  
(Thomas Johannes Stieltjes;  
1856-1894) – нидерландский математик, иностранный чл.-корр. Императорской Санкт-Петербургской академии наук.

тует против средних показателей (например, «По данным ЦРУ США, в среднем женщины в России рожают 1,39 ребенка» [Газета "Ведомости", 22 ноября 2007 г.] или детская классика **Самуила Маршака** – стихотворение "Про одного ученика и шесть единиц":

– *Задачу задали у нас.  
Её решил я целый час,  
И вышло у меня в ответе:  
Два землекопа и две трети).*



**Маршак  
Самуил  
Яковлевич**  
(1887-1964) –  
отечественный  
поэт,  
переводчик,  
драматург,  
литературный  
критик.

Для реального природного фрактала существует некоторый минимальный масштаб длины  $l_{\min}$ , такой, что на расстояниях  $l \approx l_{\min}$  его основное свойство – самоподобие – пропадает. Кроме того, на достаточно больших масштабах длин  $l > l_{\max}$ , где  $l_{\max}$  – характерный геометрический размер объектов, это свойство самоподобия также нарушается. Поэтому свойства природных фракталов рассматриваются лишь на масштабах  $l$ , удовлетворяющих соотношению  $l_{\min} < l < l_{\max}$ .

**Фрактальный анализ структуры экосистем.** Рассмотрим видовую структуру сообщества. Зависимость видового богатства ( $S$ ) от «выборочного усилия», выраженного через площадь обследованной территории ( $A$ ) или объем выборки ( $N$ ), давно интересовала исследователей. Здесь уместно привести слова Ю. Одума [1975, с. 196-197]: «подобрав уравнения для таких кривых (*зависимости между числом видов и их обилием в различных местобитаниях.* – Г.Р.), можно помочь выяснить, какими математическими "законами" определяется зависимость между  $S$  и  $N$ ». Еще в 1859 г. **Х. Уотсон** предложил зависимость  $S$  от  $A$  для сосудистых растений Британии в билогарифмических координатах (цит. по: [Pounds, Puschendorf, 2004]):

$$\lg S = \lg c + z \lg A, \quad S = cA^z.$$

где  $c$  и  $z$  – некоторые константы.



**Уотсон Хьюит**  
(Hewett Cottrell  
Watson;  
1804-1881) –  
британский  
ботаник-  
любитель,  
эволюционист.

Другим исследователем, описавшим зависимость  $S$  от  $A$ , стал **О. Аррениус** [Arrhenius, 1921, 1923]:

$$\frac{S}{S_1} = \left( \frac{A}{A_1} \right)^n,$$

где  $S_1 > S$ ,  $A_1 > A$  и  $n < 1$  – константы ( $S$  – число видов, встреченных на площади  $A$ ,  $S_1$  – число видов на площади  $A_1$ ). Фактически, Аррениус «переоткрыл» уравнение Уотсона:  $\lg S = n(\lg A - \lg A_1) + \lg S_1 = (\lg S_1 - n \lg A_1) + n \lg A$ , если  $c = S_1/A_1^n$  и  $z = n$ . Таким образом, Аррениус попытался формализовать известное эмпирическое правило, согласно которому на большей площади обитает большее число видов, указав в качестве своих предшественников **П. Жаккара**<sup>26</sup> и **А. Палмгрена**.

Практически в это же время, резко критикуя уравнение Аррениуса (прямой подстановкой данных была продемонстрирована нереалистичность оценок, получаемых степенной зависимостью, предложенной Аррениусом для целого ряда видов растений), сходное уравнение предложил и **Г. Глизон** [Gleason, 1922] при описании зависимости в полулогарифмических координатах видового богатства от площади ареала для тополиных ассоциаций северного Мичигана:  $S = c + z \lg A$  – лог-линейная модель оценки видового разнообразия. Параметр  $z$  для разных местообитаний определяется, например, по **табл. 5.4**.



**Аррениус Олоф**  
(Olof Wilhelm Arrhenius;  
1896-1977) – шведский  
агрохимик, ботаник.



**Палмгрэн Алвар**  
(Alvar Palmgren;  
1880-1960) – финский  
ботаник, эколог.



**Глизон Генри**  
(Henry Allan Gleason;  
1882-1975) – американский  
ботаник, фитоценолог,  
эколог.

<sup>26</sup> **Жаккар Поль** (Paul Jaccard; 1868-1944) – швейцарский ботаник, флорист, физиолог растений.

Таблица 5.4

**Значение параметра  $z$  (*species-area relationship, SAR*)  
для различных местообитаний**  
(по: [Бигон и др., 1986] с изменениями)

Местообитание	Диапазон значений
Произвольно выбранные участки материковой суши	0,10 ÷ 0,16
Океанические острова	0,18 ÷ 0,37
Изолированные местообитания	0,17 ÷ 0,72

Степенные законы, описывающие зависимость видового богатства ( $S$ ) от «выборочного усилия», выраженного через площадь обследованной территории ( $A$ ), нашли свое логическое завершение в рамках *равновесной теории островной биогеографии* [MacArthur, Wilson, 1967].

Итак, основной вывод из этого краткого исторического экскурса состоит в том, что видовая структура сообщества самоподобна, что и отражает степенная зависимость числа видов от площади обследованной территории<sup>27</sup>.

Главной количественной характеристикой фрактального объекта является его *размерность*. Наиболее просто понятие размерности можно ввести как количество переменных (или измерений), необходимых для полного описания положения точки в пространстве. Так, для описания положения точки на плоскости, необходимо указать две координаты, поэтому плоскость, также как и любая другая гладкая поверхность, имеет размерность, равную 2, то есть двумерна. Описать положение точки на линии можно с помощью одной координаты, поэтому линия одномерна, её размерность равна 1. Аналогично, размерность точки равна нулю, а пространство, в котором мы все живем – трехмерно. Введенное таким интуитивным образом понятие размерности соответствует тому, что в математике называется *топологической размерностью* (обозначается  $D_T$ ). Эта размерность всегда является целым числом.

<sup>27</sup> Отмечу интересный цикл работ **А.И. Азовского**, **М.В. Чертопруда** и их коллег [Азовский, Чертопруд, 1997, 1998; Чертопруд, Азовский, 2000; Azovsky, 2000; Azovsky et al., 2000] по фрактальному анализу пространственной структуры морских бентосных сообществ. Ими было показано, что система пятнистости распределения массовых видов макрзообентоса в литорали Белого моря носит фрактально-иерархический (неизменный в разных масштабах рассмотрения) характер. Последнее обусловлено, в основном, распределением наиболее массового вида – брюхоногого моллюска *Hydrobia ulvae*.



**Азовский  
Андрей  
Игоревич**  
(г.р. 1960) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог.



**Чертопруд  
Михаил  
Витальевич**  
(г.р. 1975) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог.



Для фракталов же чаще всего характерна дробная, нецелая размерность. Прежде, чем вводить концепцию фрактальной размерности напомним определение размерности регулярных объектов. Хорошо известно, что в обычных системах (системах с постоянной плотностью), таких как длинные провода, протяженные тонкие пластины или большие однородно заполненные объемы, размерность  $d$  описывает изменение массы объекта  $M(L)$  с изменением его линейных размеров  $L$ . Если рассмотреть малую часть системы с размерами  $bL$  ( $b < 1$ ), то для массы фрагмента получим:

$$M(bL) = b^d M(L).$$

Решение этого функционального уравнения имеет простой вид:

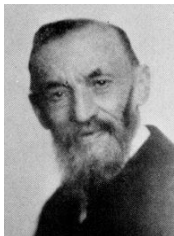
$$M(L) = cL^d,$$

где  $c$  – константа; масса длинного провода меняется линейно с  $b$ , т.е.  $d = 1$ ; для тонкой пластины  $d = 2$ , а для бруска  $d = 3$ . Такое «физическое» определение размерности естественно соотносится с интуитивно понятной возможностью разделения объекта на части. Действительно, в соответствие с этим классическим подходом объект имеет  $n$  измерений, если его можно разбить на части гиперплоскостями, которые сами являются  $(n - 1)$ -мерными объектами. Таким образом, получается рекуррентное определение размерности: объемы – части пространства, поверхности – границы объемов, линии – границы поверхностей, а точки – границы линий; «промежутки»<sup>28</sup> между це-

<sup>28</sup> Понятие дробной размерности на первый взгляд может показаться абсурдным, однако при работе с фрактальными объектами оно совершенно необходимо и литература изобилует множеством примеров, ставших хрестоматийными [Федер, 1991; Пайген, Рихтер, 1993]. Замечу, что математикам давно известны эти представления: нецелые размерности и некоторые основные свойства фрактальных объектов изучались в XIX-м в. **Г. Кантором** и **Д. Пеано**, а в начале XX-го века – **Х. фон Кохом**, **В. Серпинским**, **Г. Жулиа** и **Ф. Хаусдорфом**.



**Кантор Георг**  
(Georg Ferdinand Ludwig Philipp Cantor; 1845-1918) – немецкий математик.



**Пеано Джузеппе**  
(Giuseppe Peano; 1858-1932) – итальянский математик.



**Кох Хельге фон**  
(Niels Fabian Helge von Koch; 1870-1924) – шведский математик.



**Серпинский [Серпиньский] Вацлав**  
(Wacław Franciszek Sierpiński; 1882-1969) – польский математик.



**Жулиа Гастон**  
(Julia Maurice Gaston; 1893-1978) – французский математик (во время Первой мировой войны ранен в лицо).

лыми числами  $d$  следует «отдать» фрактальным (самоподобным) объектам (*фрактальные размерности*). «Самоподобию, в конце концов, все равно, целочисленный у нас показатель или нет» [Шредер, 2001, с. 165]. Будем считать объект, который можно воспроизвести путем увеличения какой-либо его части, самоподобным, или инвариантным при преобразовании подобия, т. е. фракталом.

Фрактальность видовой структуры сообщества выражается в степенной зависимости между видовым богатством ( $S$ ) и численностью сообщества ( $N$ , эквивалент масштаба):

$$S = N^k, \quad k = \ln S / \ln N,$$

где  $0 \leq k \leq 1$  – предлагается **Р. Маргалефом** [1992, с. 143] рассматривать как индекс разнообразия: «зависимость между  $S$  и  $N$  можно выразить следующим образом:

$$S = N^0$$

хемостат

$$S = N^k$$

обычная экосистема

$$S = N^1$$

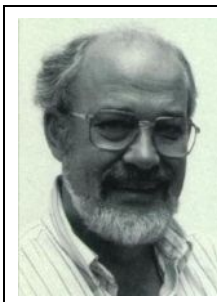
музейная экспозиция.

Степень  $k$  – прекрасный *индекс разнообразия*. Он находится в пределах между 0 и 1. Он может выражать связь с энергией (энергия, проходящая через систему, наибольшая в хемостате и нулевая в музее). Он не характеризует детали, но может выражать фрактальную самоорганизацию внутри системы».

Однако, как и любая фрактальная размерность, индекс  $k = (\ln S) / (\ln N)$  не дает исчерпывающего количественного представления о видовой структуре биотического сообщества: формула Маргалефа констатирует лишь сам факт наличия вида в выборке, но не содержит, например, сведений о распределении видов по численности или о степени их доминирования. Наиболее общее описание внутреннего устройства самоподобных объектов позволяет дать *теория мультифракталов* (основные понятия и положения этой теории были введены Б. Мандельбротом в начале 70-х годов прошлого века.), характеризуемых бесконечной иерархией размерностей; она достаточно подробно изложена **Е. Федером** [1991], Д.И. Иудиным [2006] и Л. Сёроном [Seuront, 2010]. *Мультифракталы* – неоднородные фрактальные объекты, для полного описания которых, в отличие от регулярных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины (фрактальной размерности  $D$ ), а необходим целый спектр таких размерно-



**Маргалеф  
Рамон**  
(Margalef  
[i López]  
Ramón;  
1919-2004) –  
испанский  
гидробиолог,  
эколог.



**Федер Енс**  
(Jens Feder;  
г.р. 1939) –  
норвежский  
математик,  
физик.

стей, число которых, вообще говоря, бесконечно (это объясняется тем, что наряду с чисто геометрическими характеристиками, определяемыми величиной  $D$ , такие фракталы обладают и некоторыми статистическими свойствами). В этом контексте, очень симптоматичной является небольшая дискуссия середины 80-х годов [Bradbury, Reichelt, 1983; Mark, 1984; Bradbury et al., 1984] о фрактальной размерности коралловых рифов, – не часто можно читать признание научной критики коллеги («Дэвид Марк [1984] высказал то, что мы и сами уже поняли. Описанный им метод вычисления фрактальной размерности является более соответствующим [реальной ситуации] и более информативным, чем метод, который мы использовали»). Фактически, в этой дискуссии идет речь о необходимости использования мультифрактальной теории.

Рассмотрим отличия монофрактального и мультифрактального подходов [Borda-de-Agua et al., 2002]. Еще раз подчеркну, что главной характеристикой фрактального множества является его размерность. Однако стандартная процедура определения фрактальной размерности не позволяет обнаружить различия между *однородными* и *неоднородными* (мультифрактальными) объектами. Для этого вводятся новые характеристики. При этом процедура определения размерности несколько усложняется: для каждой заполненной ячейки подсчитывается число содержащихся в ней точек, которое затем преобразуется в долю, где  $N$  – общее число точек. Далее используется полученный набор  $\{p_i\}$  [Laurie, Perrier, 2006].

Пусть набор  $\{p_i = n_i/N; n_i$  – число особей  $i$ -ого вида,  $N$  – размер пробной выборки, а  $i$  пробегает значения от единицы до полного числа видов  $S$ , обнаруженных в пробе} характеризует относительные частоты распределения особей по видам. Введем моменты распределения особей по видам и выясним характер их поведения при увеличении численности  $N$ :

$$M_q = \sum_{i=1}^S p_i^q = N^{\tau(q)},$$

где  $-\infty \leq q \leq \infty$  – называется порядком момента, а показатель  $\tau$  характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в этом выражении характеризует масштабную инвариантность фрактального объекта (скейлинг), является обобщением формулы Маргалефа (1) и, очевидно, совпадает с последней при  $q = 0$ .

*Обобщенной размерностью Реньи* ( $D_q$ ) распределения является убывающая функция  $q$ , вводимая определением [Федер, 1991]:

$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}.$$

Обобщенные размерности Реньи не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в общепринятом понимании этого слова. Поэтому наряду с ними используется, так называемая, *функция мультифрактального спектра*  $f(\alpha)$ , или «спектр сингулярностей». Для её получения необходимо произвести *преобразование Лежандра* функции  $\tau(q)$ :

$$\begin{cases} \alpha(q) = -\frac{d}{dq} \tau \\ f(\alpha) = q\alpha + \tau \end{cases}.$$



**Реньи Альфред**  
(Alfréd Rényi;  
1921-1970) –  
венгерский  
математик.

**Лежандр Адриен**  
(Adrien-Marie  
Legendre;  
1752-1833) –  
французский  
математик.



При применении мультифрактального формализма к структуре сообщества, это сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью. Для таких подмножеств можно вычислить *фрактальную размерность*, которая и будет характеризовать видовое разнообразие. Именно такой смысл имеет ордината точек  $\alpha$  на графике мультифрактального спектра; абсцисса же точек  $f(\alpha)$  характеризует относительную представленность (долю) видов того или иного подмножества (см. **рис. 5.15**). Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси  $\alpha$  («индекс сингулярности») близко к нулю (1), означает присутствие в сообществе сильных доминантов (причем, чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование – сообщество В); наличие же точек, лежащих близко к единице, означает присутствие в сообществе редких видов (2; сообщество А). Площадь под кривой спектра  $\int f(\alpha)$  можно интерпретировать как показатель, обратно пропорциональный выравниванию видов в сообществе: чем она больше (сообщество А), тем меньше выравнивание, и наоборот. Крайним вариантом выравнивания является равнопредставленность видов; при этом весь спектр «схлопывается» в одну точку.

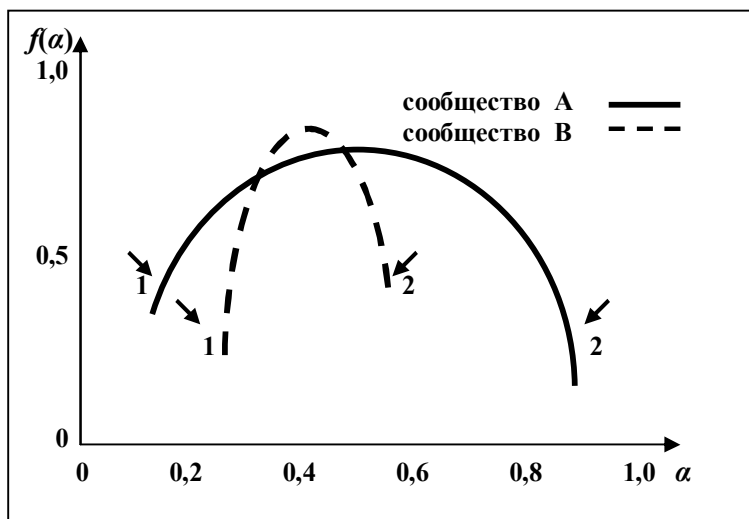


**Лори Анри**  
(Henri Laurie;  
г.р. ?) –  
французский,  
южноафриканский  
математик.



**Пери Эдит**  
(Edith Perrier;  
г.р. 1957) –  
французский  
математик.

Кроме фрактального анализа видовой структуры сообществ, проводимого нижегородской школой Д.Б. Гелашвили и Д.И. Иудина [Гелашвили и др., 2004а, 2007б, 2008а и др.], назову сходное исследование **А. Лори** и **Э. Пери** [Laurie, Perrier, 2006], которые, в частности, получили фрактальную размерность для сообществ с видами семейства Proteaceae в Cape Floristic Region (ЮАР).



**Рис. 5.15.** Мультифрактальный спектры видовой структуры сообществ.

По оси абсцисс отложен индекс сингулярности  $\alpha$ , по оси ординат – значения функции мультифрактального спектра  $f(\alpha)$ .

На практике величины  $D_q$  можно оценить, используя несколько различающихся значений  $N$ , по более простой формуле:

$$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N}.$$

Примечательно, но факт: многие обобщенные размерности Реньи являются нормированными вариантами традиционных индексов видового разнообразия (см. главу 2, раздел 3). Так, для  $q = 0$  результат очевиден – это индекс Маргалефа-2:

$$D_0 = k_{Mar-2} = \frac{\ln S}{\ln N}.$$

Для  $q = 0,5$ ,  $D_{0,5} = \frac{\ln \mu}{\ln N}$ , где  $\mu$  – индекс Животовского.

Можно показать, что для  $q = 1$

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{\bar{H}}{\ln N},$$

где  $\bar{H}$  – есть не что иное, как *информационный индекс видового разнообразия Шеннона*.

Для  $q = 2$

$$D_2 = -\frac{\ln c}{\ln N}$$

где  $c$  – *индекс доминирования Симпсона*<sup>29</sup> – *Джини*. Этот ряд можно продолжить и получить весь спектр обобщенных размерностей  $D_q$  для любых  $q$  в интервале от  $-\infty$  до  $+\infty$ <sup>30</sup>.

Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества (**рис. 5.16**) позволяет по-новому взглянуть на проблемы «индексологии» (см. главу 2).

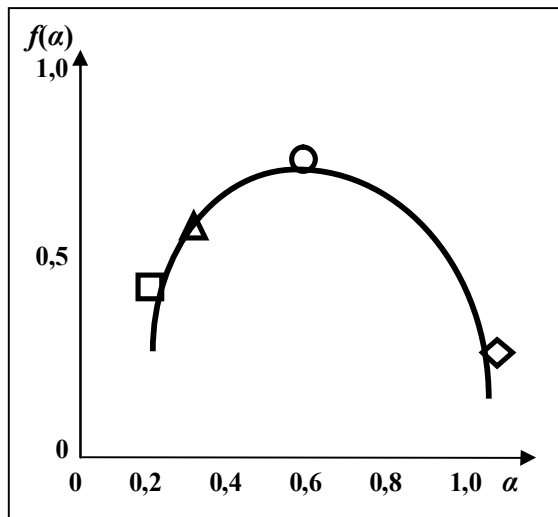
	
<p><b>Шеннон Клод</b> (Claude Elwood Shannon; 1916-2001) – американский математик, кибернетик.</p>	<p><b>Джини Корrado</b> (Corrado Gini; 1884-1965) – итальянский экономист, статистик, социолог.</p>

<sup>29</sup> **Симпсон Эдуард** (Edward Hugh Simpson; г.р. 1927) – британский математик, статистик.

<sup>30</sup> В частности, **В.Н. Якимов** [2007] приводит пример обобщенной размерности Реньи для  $q = -1$ , где  $M_{-1} = \sum_{i=1}^S 1/p_i$  и наибольший вклад в значение величины момента  $M_{-1}$  вносят именно редкие виды.



**Якимов Василий Николаевич**  
(г.р. 1982) – отечественный эколог.



**Рис. 5.16.** Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества.

Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей соответствуют:

- – видовому разнообразию по Маргалёфу ( $D_0$ );
- △ – видовому разнообразию по Шеннону ( $D_1$ );
- – индексу доминирования по Симпсону ( $D_2$ );
- ◇ – доле редких видов ( $D_{-1}$ ).

Действительно, используя для характеристики видовой структуры сообщества какой-либо индекс (пусть даже *очень корректный*), исследователь, фактически, описывает это сообщество одной точкой; фрактальный подход позволяет увидеть «портрет» сообщества в двумерном пространстве  $\{\alpha, f(\alpha)\}$ . Естественно, что это открывает новые перспективы интерпретации экологической информации.

**Пример 5.4.1. Структура сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища.** С образованием Чебоксарского водохранилища завершилось создание крупнейшего в мире Волжского каскада водохранилищ. Морфометрические и гидробиологические особенности делают Чебоксарское водохранилище уникальным искусственным водоемом, не имеющим аналогов

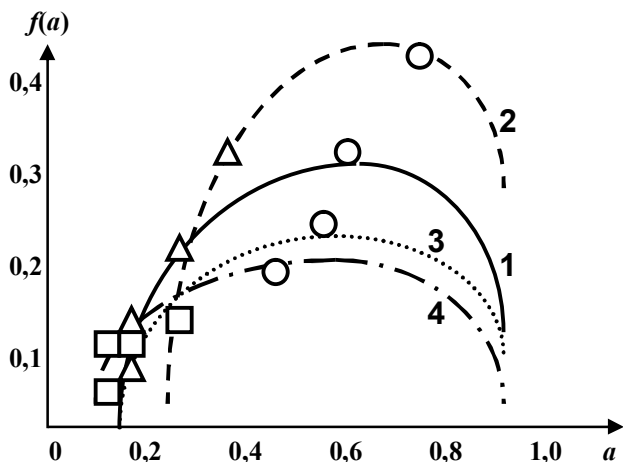
как в Волжском каскаде, так и в других каскадах водохранилищ Европы. Детальное изучение видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища за более чем двадцатилетний период его существования было проведено **Г.В. Шургановой** [2005; Шурганова, Черепенников, 2006]. По этим материалам с использованием мультифрактального анализа было установлено [Ге-



**Шурганова Галина Васильевна** (г.р. 1951) – отечественный гидробиолог, эколог.

лашвили и др., 2004, 2006б], что разнородным водным массам<sup>31</sup> Чебоксарского водохранилища соответствуют отдельные зоопланктоценозы, меняющиеся в ходе экзогенной сукцессии.

Вид полученных спектров видовой структуры значительно различается для сообществ зоопланктона на разных участках водохранилища в один период времени (**рис. 5.17**). Выявленные различия объясняются значительной разнородностью водных масс, формирующих исследуемый водоток, и различием расположенных в этих водах сообществ зоопланктона. Правобережный водный поток, несущий окские воды, содержит реофильный окский зоопланктон. Левобережный водный поток, поступающий из приплотинного плеса Горьковского водохранилища, содержит лимнофильный комплекс трансформированного планктона. В озерной части водохранилища (район г. Чебоксары) наблюдается значительное перемешивание водных масс, что приводит к относительной однородности зоопланктоценозов. Вследствие этого мультифрактальные спектры для сообществ лево- и правобережья озерной части водохранилища сближаются друг с другом. Замечу, что *индексом Шеннона* ( $\Delta$ ) можно отличить только сообщества правобережья; по *показателю Симпсона–Джини* ( $\square$ ) достоверно различить сообщества не удается; что касается *индекса разнообразия Маргалёфа* ( $\circ$ ), то в этой ситуации он оказывается единственным, по которому можно сделать вывод о различии водных масс и связанных с ними сообществ зоопланктона, но ничего нельзя сказать за счет чего это различие достигается (ни о доминантных, ни о редких видах индекс Маргалёфа информации не несет).



**Рис. 5.17.** Мультифрактальные спектры видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища для июля 2002 года. 1 – Нижний Новгород, левобережье, 2 – Нижний Новгород, правобережье, 3 – Чебоксары, левобережье, 4 – Чебоксары, правобережье}

<sup>31</sup> Различия водных масс в месте впадения р. Оки в Волгу очень хорошо визуально наблюдается со смотровой площадки Нижегородского Кремля [Селезнев, 1999].



Еще раз подчеркну, что количество «фрактальных работ» в экологии растет «самоподобно» (в степенной зависимости). Обсудить все исследования такой направленности даже в специальной монографии не представляется возможным. Просто назову еще ряд статей, в которых можно найти интересные результаты, факты и размышления об этом «модном» сегодня направлении в моделировании экосистем [Loehl, 1990; Sugihara, May, 1990; Gautestad, Mysterud, 1993, 1994a,b; Berezovskaya et al., 1997; Milne, 1997; Медвинский и др., 2002; Handbook of Scaling..., 2003; Wolk et al., 2003; Jovani, Tella, 2007 и мн. др.].

**Фрактальный анализ динамики экосистем.** Одно из применений теории фракталов связано с задачей обработки временных рядов (реализаций стохастических процессов); эти подходы «пришли» из гидрологии [Hurst, 1941, 1951, 1955; Херст, 1954; Hurst et al., 1965; Mandelbrot, Wallis, 1968] и уже нашли свое применение в психологии [Bassingthwaighte, 1988; Eke et al., 2000; Delignieres et al., 2006], экономике [Петерс, 2004], политологии [Фурашев и др., 2007], метеорологии [Гелашвили и др., 2007a], начинают использоваться и в экологии [Keitt, Stanley, 1998; Miramontes, Rohani, 1998; Halley, 2005]. Очевидно, что чем длиннее ряд, тем больше информации из него можно извлечь. Как и большинство других видов анализа, анализ временных рядов предполагает, что данные содержат систематическую составляющую (обычно, включающую несколько компонент) и случайный шум (ошибку), который затрудняет обнаружение регулярных компонент. Большинство методов исследования временных рядов включает различные способы фильтрации шума, позволяющие увидеть регулярную составляющую более отчетливо.

Большинство регулярных составляющих временных рядов принадлежит к двум классам: они являются либо трендом, либо сезонной составляющей. *Тренд* представляет собой общую систематическую линейную или нелинейную компоненту, которая может изменяться во времени. *Сезонная составляющая* – это периодически повторяющаяся компонента. Оба эти вида регулярных компонент часто присутствуют в ряде одновременно.

При использовании трендов, как правило, решается задача прогнозирования будущих значений ряда; в тоже время, тренд ничего не говорит о том, насколько, например, устойчив ряд. Кроме того, при построении тренда большое значение имеет выбор метода построения (обычная ли средняя, скользящая средняя и т. п.; результаты, полученные разными методами, могут значительно различаться), а также момент начала наблюдения [Гелашвили и др., 2007a]. Последнее хорошо иллюстрируется на примере трендового анализа классических данных по взаимодействию в системе «зайцы–рыси» по

материалам заготовки шкур "Компанией Гудзонова залива"<sup>32</sup> (рис. 5.18). Так, если определять тренды методом скользящей средней и избрать период наблюдений с 1852 по 1866 гг., то можно сделать вывод о росте численности рысей, для периода 1870-1881 гг. – о стабильности их численности, а с 1887 по 1900 гг. – об уменьшении численности рысей. Таким образом, можно констатировать, что традиционные методы анализа оказываются не достаточно информативными для оценки характера поведения временных рядов, и имеют много методологических ограничений к применению.

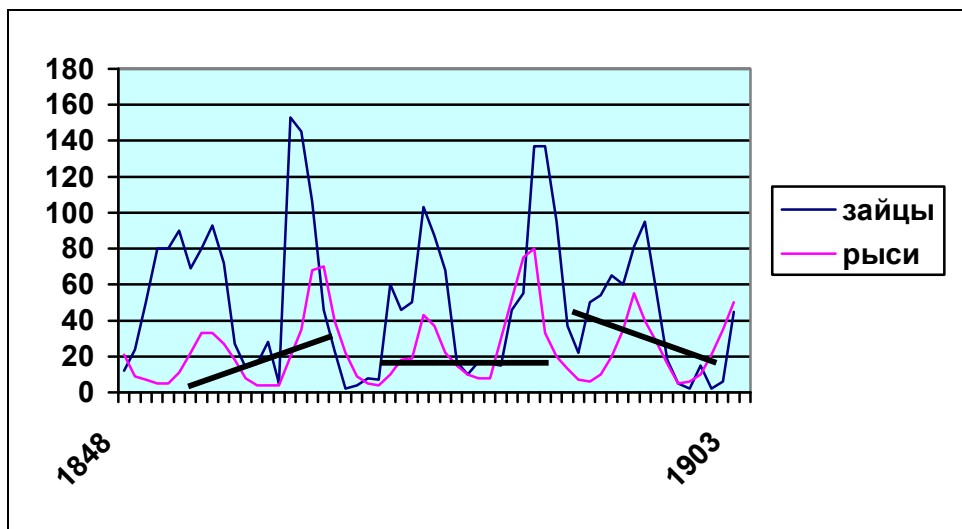
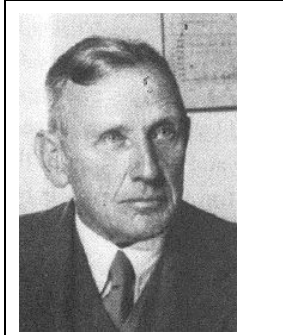


Рис. 5.18. Колебания численности зайца и рыси в Канаде по материалам заготовки шкур Компанией Гудзонова залива (см., например: [Гиляров, 1990, с. 139]).

При использовании фрактальной идеологии для анализа временных рядов, предполагается, что временной ряд на некотором интервале масштабов самоподобен (фрактален) и, как следствие, процессы идущие в настоящий момент, определялись предыдущими состояниями. Причём не только непосредственно предшествующими (как в марковских цепях), а процессами, происходившими достаточно давно относительно настоящего момента.

<sup>32</sup> Кстати, я предпринял попытку доказать самоподобие (фрактальность структуры) этих временных рядов, но потерпел неудачу. Это вполне соответствует высказыванию самого Б. Мандельброта [Mandelbrot, 1998, p. 783]: «Как я подчеркивал, фракталы не панацея; они не всюду».

Методов исследования фрактальных временных рядов существует достаточно много [Delignieres et al., 2006]. Далее, я остановлюсь только на одном – *методе нормированного размаха Хёрста* (R/S-метод [Федер, 1991;



**Хёрст Гарольд**  
(Harold Edwin Hurst;  
1880-1978) –  
британский физик,  
гидролог, «нилолог»  
(заслужил прозвище  
«Абу Нил» [«Отец  
Нила»]).

Nickolaenko et al., 2000; Фурашев и др., 2007; Н. Иванова и др., 2010)]; в его основе лежит анализ размаха параметра (наибольшего и наименьшего значения на изучаемом отрезке) и среднеквадратичного отклонения.

Ряд  $x(t)$  разделяется на набор неперекрывающихся отрезков длиной  $\tau$ . Для каждой длины отрезка считается функция  $X(t, \tau)$ :

$$X(t, \tau) = \sum_{k=1}^l [x(k) - \bar{x}],$$

где  $\bar{x}$  – среднее значение для каждого интервала. Далее рассчитывается размах  $R$ , как разница между максимальным и минимальным значением  $X(t, n)$  для каждой длины отрезка

$$R = \max_{1 \leq t \leq \tau} X(t, \tau) - \min_{1 \leq t \leq \tau} X(t, \tau).$$

Полученный размах  $R$  делится на стандартное отклонение  $S$  для значений  $x(t)$  каждой длины отрезка; этот набор величин  $R/S$  усредняется по каждому ансамблю  $\tau$ ; получаем функцию  $\overline{R/S}(\tau)$ .

Изучая динамику разливов р. Нил, Г. Хёрст [Hurst, 1951; Hurst et al., 1965] экспериментально показал, что нормированный размах  $R/S$  является степенной функцией масштаба разбиения  $\tau$ :

$$\frac{R}{S} = \left( \frac{\tau}{2} \right)^H, \quad \tau \gg 1,$$

где  $H$  – *показатель Хёрста*, который представляет собой меру персистентности – «склонности» процесса к трендам (в отличие от обычного броуновского движения):

- $0 < H < 0,5$ ; этот случай характеризуется антиперсистентностью – рост в прошлом означает уменьшение в будущем, а тенденция к уменьшению в прошлом делает вероятным увеличение в будущем (такой тип процесса часто называют – «возврат к среднему»; грубо, – это диапазон); и чем меньше  $H$ , тем больше эта вероятность. В таких процессах после возрастания переменной обычно происходит её уменьшение, а после уменьшения – возрастание.
- $H = 0,5$ ; никакой выраженной тенденции процесса не выявлено и нет оснований считать, что она появится в будущем; события случайны и не-

коррелированы, настоящее не влияет на будущее (такой тип процесса является броуновским).

- $0,5 < H < 1$ ; такие временные последовательности относятся к классу персистентных (сохраняющих имеющуюся тенденцию; грубо, – это тренд). Если приращения были положительными в течение некоторого времени в прошлом, т. е. происходило увеличение, то и впредь в среднем будет происходить увеличение. Таким образом, для процесса с  $H > 0,5$  тенденция к увеличению в прошлом означает тенденцию к увеличению и в будущем. И наоборот, тенденция к уменьшению в прошлом означает, в среднем, продолжение уменьшения в будущем (чем больше  $H$ , тем сильнее тенденция).
- $1 \leq H < 2$ ; в этом случае говорят о процессе с фрактальным временем, о временных точках разрыва производной. Это означает, что происходят независимые скачки амплитуды за время, определенное величиной скачка, и растущее вместе с ним (хорошим примером двух последних типов динамики численности популяции служит изменение популяции орхидеи [*Orchis morio*] за 26 лет [Gillman, Dodd, 1998]; первые 8 лет  $H \approx 0,86$  и численность популяции росла, а потом этот показатель увеличился до 1,87, динамика перестала быть «однородной», что связывается авторами с пространственной гетерогенностью размещения популяции).

Одним из преимуществ метода размаха является малая чувствительность к длине ряда, что позволяет определять показатель  $H$  даже для сравнительно коротких рядов. Показатель Хёрста может быть преобразован во фрактальную размерность  $D$  с помощью следующей формулы:

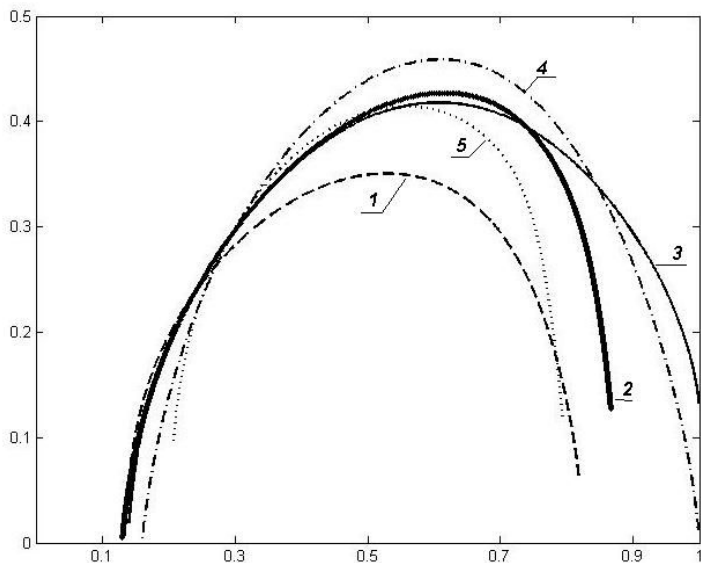
$$D = 2 - H.$$

Фрактальная размерность временного ряда измеряет, насколько «изрезанным» является временной ряд [Петерс, 2004]: прямая линия должна иметь фрактальную размерность 1 ( $H = 1$ ), равную её евклидовой размерности; фрактальная размерность случайного временного ряда составляет 1,50 (50/50 шансов на случайное повышение или падение;  $H = 0,5$ ). Таким образом, если фрактальная размерность находится между 1 и 1,5, временной ряд – больше, чем линия, и меньше, чем случайное блуждание; он более гладок, чем случайное блуждание, но более изрезан, чем линия.

**Пример 5.4.2. Фрактальная динамика макрзообентоса некоторых малых рек Самарской области.** Являясь обобщенным геометрическим образом видовой структуры, мультифрактальные спектры (см. рис. 5.14) позволяют провести детальный анализ таксономической «выравненности» (эквивитабельности) отдельных изолированных сообществ, выделить степень доминирования отдельных групп, уточнить удельный вес редких видов и т. д.

Их использование при оценке биоразнообразия является непротиворечивым, если анализируются закономерности распределения численностей по видам при увеличении количества проб из некоторого однородного биотопа; в этом случае суммарная численность  $N$  соответствует приписываемой ей дефиниции «размер фрактальной ячейки» [Шитиков и др., 2010, 2011]. Правда, при сравнении двух или нескольких разнородных экологических объектов с использованием мультифрактального анализа остаются открытыми вопросы об уровне гетерогенности сообществ и необходимой эквивалентности выборочных усилий.

Например, если макрозообентос р. Сок на всем его протяжении является единым сообществом (см. **рис. 5.19**), то мультифрактальные спектры видовой структуры отдельных участков должны совпадать вне зависимости от способа деления водотока на фрагменты. Что это не вполне так, легко убедиться, анализируя **рис. 5.19**, где отчетливо видно расхождение кривых (2) и (3) в правой части графика, отражающих долю видов с небольшой численностью. С другой стороны, все четыре представленных сообщества достаточно сходны по степени доминирования, поскольку спектры в левой части графика практически совпадают. Можно также наглядно отметить относительно высокое (в смысле выравниваемости вероятностей  $p_i$ ) разнообразие макрозообентоса р. Байтуган, спектральная кривая которой (4) в центральной части графика располагается над остальными.



**Рис. 5.19.** Мультифрактальные спектры видовой структуры макрозообентоценозов малых рек бассейна Нижней Волги (1 – нижнее течение р. Чапаевка; 2 – верхнее течение р. Сок; 3 – нижнее течение р. Сок; 4 – р. Байтуган; 5 – р. Б. Кинель).

В то же время, при изучении графиков на **рис. 5.19** возникает ряд вопросов. Например, можно ли с позиций формальной статистики принять гипотезу о ничтожности расхождений между кривыми 2, 3, 4 (т. е. об однородности видовой структуры рек Байтуган–Сок), или стоит полагаться на свойства человеческого глаза, улавливающего даже небольшой «зазор»? А как поведут себя спектральные кривые, если построить их по данным гидробиологических проб сначала для каждой из 22 станций наблюдения, а потом последовательно объединять их в группы, пытаясь обнаружить границы компактных характерных зон этой речной экосистемы?

Следует подчеркнуть [Шитиков и др., 2010], что исследование приложений фрактальной геометрии к анализу видовой структуры сообществ находится в своей начальной фазе. Методика интерпретации спектров оставляет ощущение некоторой незавершенности, поскольку основана на субъективных рассуждениях и визуальных ощущениях исследователя о степени совпадения (или несовпадения) сравниваемых кривых, конфигурации спектра на отдельных участках, его предположительной связи с различными аспектами разнообразия и т. д. Метод, несомненно, приобретет новых единомышленников, если удастся разработать набор типовых шаблонов для четкой классификации сообществ и объективные критерии оценки близости двух спектральных кривых. Желательна также строгая статистическая процедура проверки адекватности моно- и мультифрактальной гипотез, позволяющая оценить степень гетерогенности и неравновесности изучаемых экосистем.

«При применении фрактального подхода в теоретической экологии важно помнить и о его ограничениях. Наиболее принципиальное обстоятельство связано с локализацией самоподобия в определенном интервале масштабов. Это имеет отношение как к пространственной, так и видовой структуре сообщества» [Гелашвили и др., 2008, с. 32]. Поэтому насущна необходимость разработки динамических фрактальных моделей нового поколения (сходные пожелания высказаны и в ряде зарубежных работ [Harte et al., 1999; Green et al., 2003; Zhang et al., 2006]), позволяющих обобщить последовательность статических состояний экосистемы (например, в виде пространственных или временных её срезов) и показать структурно-топологическую динамику мультифрактальных спектров.

**Перколяция.** Фрактальные идеи с успехом стали применяться для описания протекания жидкостей через пористые среды – этот процесс протекания называется **перколяцией** (от англ. *percolation* – просачивание [Гийон и др., 1991]). Перколяция имеет место в ряде важных процессов: при фильтрации, в геологии при просачивании нефти сквозь тот или иной слой породы [Stauffer, Aharony, 1992; Тарасевич, 2002], при моделировании сейсмичности

[Iudin, Kas'yanov, 1999], образовании отдельных галактик или их скоплений, а также эпидемий, лесных пожаров [Vičzek, 1989; Федер, 1991] и т. д. Во всех этих случаях необходимо выяснить, будет ли «протекать» вещество сквозь пористую среду, а если будет, то с какой скоростью и как далеко?

Первые задачи теории перколяции были сформулированы в начале 40-х гг. в работах **П. Флори** и **В. Стокмайера**, исследовавших динамику образования гелей при полимеризации высокомолекулярных соединений. Однако формирование собственного математического аппарата и терминологии в исследованиях процессов перколяции принято связывать с постановкой в 1957 г. **С. Бродбентом** и **Д. Хаммерсли** задачи о начальной фазе течения некоторой жидкости через случайно-неоднородную проницаемую среду [Broadbent, Hammersley, 1957; Hammersley, 1957a,b]. Формируемая в результате такого процесса совокупность узлов образует кластер, размеры и структура которого тесно связаны с характеристиками пористой среды.



**Флори Пол**  
(Paul John Flory;  
1910-1985) –  
американский  
химик; лауреат  
Нобелевской  
премии (1974 г.).



**Стокмайер  
Вальтер**  
(Walter Hugo  
Stockmayer;  
1914-2004) –  
американский  
химик.



**Бродбент  
Саймон**  
(Simon R.  
Broadbent;  
1928-2002) –  
британский  
математик.



**Хаммерсли  
Джон**  
(John Michael  
Hammersley;  
1920-2004) –  
британский  
математик.

Однако оказалось, что перколяционный процесс может быть полезен и при описании сугубо экологических явлений – например, при моделировании распространения популяции в неоднородной среде (в неравновесных системах с размножением, распадом и диффузией [Иудин, 2005; Гелашвили и др., 2005, 2006а]). «Анализ перколирующих систем как геометрического образа самосогласованной критической динамики представляется здесь особенно актуальным. Дело в том, во-первых, что подобно диссипативным структурам, перколяционные структуры также оказываются результатом фазовых превращений. Во-вторых, геометрические параметры перколяционных кластеров вблизи порога слабо зависят от деталей мелкомасштабного устройства, что делает перколяцию чрезвычайно привлекательной в прикладном аспекте» [Иудин, 2005, с. 248].

Для решения такого рода задач используется решеточная дискретная модель формирования пространственной структуры сообщества. Пусть в начальный момент времени особи выбранного для рассмотрения вида занимают некоторую фиксированную ячейку квадратной решетки, состоящей из узлов и связей между ними. Будем считать, что численность вида, обусловленная его взаимодействием с другими видами и окружающей средой, флуктуирует вблизи своего стационарного значения  $N_i$ . Допустим, что на следующем шаге модельного времени особи вида могут с некоторой вероятностью  $p$  проникнуть в ближайшие соседние клетки решетки. В случае положительного исхода говорят об *активации исходной ячейкой* своих ближайших соседей [Гелашвили и др., 2005]. В свою очередь, вновь занятые ячейки могут активировать соседние и т. д., что, фактически, приводит к случайному процессу типа цепной реакции. Очевидно, что «судьба» такого процесса определяется вероятностью  $p$ : если эта вероятность мала, то процесс захвата новых ячеек (новой территории) быстро остановится; если вероятность  $p \approx 1$ , то экспансия охватит практически все ячейки (в окружности с центром в исходной ячейке и радиусом, равным числу шагов модельного времени).

Задается некоторое пороговое значение вероятности  $p_{\Pi}$ , которое определяет нижнее значение вероятности и при котором объект все еще может попасть в ячейку. В данном случае все ячейки, с присвоенной им вероятностью  $p < p_{\Pi}$ , принципиально лишены возможности пропускать сквозь себя объекты;  $p_{\Pi}$  называется *порогом перколяции* и определяет степень неоднородности («пористости») среды.

Описанный процесс представляет собой перколяционный переход и в отличие от обычных фазовых превращений является *геометрическим фазовым превращением*. Перколяционный процесс характеризуется геометрическими свойствами возникающих вблизи  $p \approx p_{\Pi}$  кластеров, которые представляют собой разветвленные фрактальные структуры, поскольку вблизи порога перколяции длина периметра кластера растет быстрее, чем характерный пространственный размер кластера.

**Пример 5.4.3. Количественная оценка краевого эффекта.** Экологические границы в силу «повторения определенного типа складчатости или неравномерностей в различных масштабах» [Маргалеф, 1992, с. 95], могут иметь фрактальную структуру. С другой стороны, такие границы (эктоны) между контрастными (хорошо отличающимися) местообитаниями (например, между солончаковой и пресной, щебнистой и мягкой почвами и пр.), демонстрируют *эктонный (краевой) эффект* (англ. *ecotone effect, edge effect*) – увеличение разнообразия и плотности организмов вследствие пере-



крытия экологических амплитуд видов из разных экологических групп [Одум, 1975; Миркин и др., 1989].



**Паттон Дэвид**  
(David R. Patton;  
г.р. 1940) –  
американский  
эколог,  
лесовед.

Для количественной оценки краевого эффекта можно использовать *краевой индекс* (*edge index*), предложенный **Д. Паттоном** [Patton, 1975; Гелашвили и др., 2005]:

$$I_E = \frac{P}{2\sqrt{A\pi}},$$

где  $P$  – полный периметр фигуры, включая внутренние границы (если таковые имеются),  $A$  – площадь. Для регулярных фигур значение краевого индекса является характеристикой формы и не зависит от масштаба. Например, для круга  $I_E$  принимает минимально возможное значение  $I_E = 1$ ; для квадратной площадки  $I_E = 1,129$ ; дополнительные внутренние границы, делящие квадрат на четыре одинаковые площадки, увеличивают потенциальное разнообразие до  $I_E = 1,693$  и т. д.

Совсем иная ситуация возникает при рассмотрении нерегулярных (в частности, фрактальных) конфигураций. Так, вблизи порога перколяции ( $p_{II}$ ) структура пространственного распределения сообщества фрактальна, поскольку длина периметра ( $P_f = R + R_{\text{«дыр»}}$ ), занимаемой сообществом площади, растет быстрее, чем характерный пространственный размер кластера ( $R$ ),

$$P_f \approx R^{d_h},$$

где для двумерного случая  $d_h = 7/4 > 1$ . Замечу, что  $d_h$  характеризует лишь внешний периметр кластера; скорость роста полного периметра ( $P_{total}$ ), учитывающего внутренние границы (размеры «дыр»), описывается индексом  $d_f$  равным фрактальной размерности перколяционного кластера:

$$P_{total} = 4a \left( \frac{R}{a} \right)^{d_f},$$

где  $a$  – размер элементарной ячейки. Тогда площадь, занимаемая кластером, описывается выражением

$$A = a^2 \left( \frac{R}{a} \right)^{d_f}.$$

Тогда краевой индекс Паттона для перколяционного кластера запишем в следующем виде:

$$I_{E_{perc}} = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \left( \frac{R}{a} \right)^{d_f/2}.$$

Следовательно, краевой индекс как мера разнообразия растет с увеличением масштаба по степенному закону, т. е. «жизнеспособность коллектива» тем выше, чем более развит периметр структуры его пространственного распределения. Этот вывод не противоречит известному положению равновесной теории островной биогеографии [MacArthur, Wilson, 1967], согласно которому зависимость видового богатства ( $S$ ) от площади резервата ( $A$ ) также изменяется по степенному закону  $S = cA^z$ .

**Биологические аналогии перколяционного перехода** [Гелашвили и др., 2005]. В противоположность обычным фазовым превращениям, где смена фаз происходит при некоторых критических значениях параметра (температура, давление и пр.), рассматриваемый перколяционный переход является геометрическим фазовым превращением, что дает возможность проследить довольно глубокие аналогии с биологическими системами. Перколяционный переход характеризуется геометрическими свойствами возникающих вблизи  $p \approx p_{II}$  кластеров. При малых  $p$  все кластеры невелики и изолированы. По мере роста вероятности средний размер возникающих кластеров увеличивается. Наконец, при концентрации, близкой к критической, появляется перколяционный кластер, связывающий противоположные стороны решетки. Замечу, что в «дырах» перколяционного кластера размещаются конечные изолированные кластеры. Дальнейшее возрастание плотности перколяционного кластера с ростом  $p$  означает, что он, постепенно, присоединяя конечные кластеры, из очень редкого становится все более плотным. При этом средний размер его «дыр» убывает, что ведет к уменьшению среднего размера изолированных конечных кластеров.

Рассмотрим некоторые приложения теории перколяции для характеристики разномасштабных биосистем. Известно, что флуктуации окружающей среды для каждого момента времени благоприятствуют определенным видам (или генотипам), тогда как другие вынуждены довольствоваться низкой численностью, но сохраняют потенциальную возможность её увеличения в благоприятных условиях. При этом ареалы даже наиболее успешных видов в силу физических и биотических ограничений имеют прерывистый, или дизъюнктивный характер. В первом приближении эта ситуация соответствует геометрическому образу конечных перколяционных кластеров вдали от перколяционного перехода. В экологических дефинициях рассматриваемая ситуация определяется топографическим или популяционным *правилом кружева ареала* [Реймерс, 1990, с. 259], согласно которому популяция заселяет пространство неравномерно, оставляя пустые места (ср. – «дыры»), которые непригодны для её жизни, тем самым распадаясь на экологически разнородные

микрораспространения, приуроченные к конкретным местообитаниям (т. е. кластерам).

Близким аналогом перколяционного перехода можно считать феномен интродукции, под которым понимают преднамеренный или случайный перенос какого-либо вида живого за пределы ареала. При наличии соответствующих ресурсов и отсутствии биотических ограничений (хищников и/или конкурентов) интродукция может сопровождаться популяционным взрывом (размножение и расселение кроликов в Австралии или ондатры в Западной Европе), нарушающем экологическое равновесие и наносящем существенный экономический ущерб.

В рассматриваемой модели образование перколяционного кластера можно интерпретировать как появление доминантного вида, влекущее за собой перестройку видовой структуры сообщества. Известно, что состояние экологического доминирования, количественно описываемое *индексом доминирования Симпсона–Джини* [Simpson, 1949; Розенберг, 2007в; см. главу 2, раздел 3]:

$$c = \sum p_i^2,$$

сопровождается снижением видового разнообразия и выравненности, оцениваемых, соответственно, *индексом Шеннона* (см. [Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Алимов, 2001]):

$$\bar{H} = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i,$$

и *индексом Шеннона–Пилу* [Pielou, 1969, 1977]:

$$e = \bar{H} / \ln S,$$

где  $S$  – число видов,  $p_i$  – доля  $i$ -го вида.

В свою очередь, образование перколяционного кластера характеризуется возрастанием упорядоченности (т. е. снижением энтропии,  $\bar{H}$ ) и нарушением степени симметричности, которая может быть охарактеризована *сверткой функций* (количественной мерой псевдосимметрии, которая может быть интерпретирована как скалярное произведение функций, образующих бесконечномерное пространство векторов [Чупрунов и др., 1988а,б; Гелашвили и др., 2005]). Вслед за Д.Б. Гелашвили (наиболее активно пропагандирующим применение



**Пилу [Пайлоу] Эвелин** (Evelyn Crystals [Chris] Pielou; г.р. 1924) – канадский ботаник, математик, эколог.

этого подхода в экологии), замечу, что в рассматриваемом аспекте свертка функций может интерпретироваться как количественная мера параметра

порядка исследуемой системы, вне зависимости от того, скалярной, векторной или тензорной величиной он является.

Показано [Гелашвили и др., 2005], что некоторые синэкологические дефиниции являются экологическими эквивалентами терминов, применяемых в теории перколяции (энтропия – разнообразие, симметричность [свертка] – выравненность, порядок перколяционного перехода – доминирование и пр.).

«Перколяционная идеология» может быть положена и в основу имитационных моделей пространственной структуры популяций. В частности, решетчатые модели, относящиеся к классу пространственных индивидуально-ориентированных моделей [Михайлова и др., 2006; Михайлова, 2008], содержат в себе блоки перколирующих систем. На примере трех видов растений разных жизненных форм (копытень европейский [*Asarum europaeum*], сныть обыкновенная [*Aegopodium podagraria*] и звездчатка ланцетолистная [*Stellaria holostea*]) была продемонстрирована работоспособность такого рода моделей, оценена роль вегетативного и семенного расселения (вычислительные эксперименты показали, что в отсутствие конкуренции за свободную территорию ценопопуляций звездчатки осуществляет самоподдержание, в основном, вегетативным образом, копытня – семенным, сныти – смешанным), показано, что скорость захвата территории этими видами зависит от длительности онтогенетических состояний, параметров вегетативного разрастания и интенсивности семенного размножения [Михайлова, 2008].

\* \*  
\*

Экспансия идей и методов фрактальной геометрии в различные области знаний – это, фактически, визитная карточка современной науки конца XX – начала XXI столетий. Как и всякая новация, фрактальная геометрия имеет своих лидеров, развивающих идеи Б. Мандельброта в острой полемике с оппонентами, для которых фрактальный формализм, в лучшем случае, дань моде. И все-таки, сегодня ни у кого не вызывает сомнений тот факт, что фрактальная геометрия является удобным математическим инструментом при анализе сложных систем, в которых отсутствует характерный масштаб (пространства, времени). Теоретической основой фрактальной геометрии является *парадигма самоподобия* (примеры самоподобия можно найти в совершенно различных, на первый взгляд, объектах или процессах; см., например, [Шредер, 2001]). Масштабно-инвариантные системы обычно характеризуются нецелой – фрактальной размерностью.

Здесь следует напомнить об одном, очень важном на мой взгляд, обстоятельстве. Каждая теория имеет свою сферу применения и требовать от нее решения всех (я подчеркиваю, *в с е х*!) проблем не реально. На это, в своей критической статье указывает, в частности, П. Турчин [Turchin, 1996, p. 2086, 2089]<sup>33</sup>, отвечая на самим же поставленный вопрос «является ли фрактальная размерность пути движения [животных] постоянной при увеличении диапазона [пространственной] шкалы?» следующим образом: «Я сомневаюсь, что простые правила решат проблему роста [пространственной] шкалы. Для того, чтобы сделать этот путь более прямым и твердым, вероятно, следует, собирая данные и строя модели, каждый раз проверять их соответствие масштабам пространства». Сходные мысли высказывает и **М. Шредер** [2001], который подчеркивает важность единственного неперемного условия выполнения самоподобного закона: отсутствие у данного вида объектов внутреннего масштаба. Действительно, не бывает реальных городов с числом жителей меньше 1 или больше  $10^9$ . Точно также размер камня не может быть меньше молекулы, или больше континента. Таким образом, если самоподобие и «беспредельно», то только в ограниченных областях.



**Шредер  
Манфред**  
(Manfred  
Robert  
Schröder;  
1926-2009) –  
немецкий,  
американский,  
физик,  
математик.

Фрактальный анализ структуры биологических сообществ позволяет по новому представить и увидеть эту структуру (см. выше **рис. 5.14** и **5.15**) и более корректно сравнивать структуры разных сообществ (см. **рис. 5.16**). Более детальному анализу особенностей фрактального анализа биологических сообществ посвящена специальная монография [Гелашвили и др., 2011].

Фрактальный анализ структуры биологических сообществ позволяет по новому представить и увидеть эту структуру (см. выше **рис. 5.14** и **5.15**) и более корректно сравнивать структуры разных сообществ (см. **рис. 5.16**). Более детальному анализу особенностей фрактального анализа биологических сообществ посвящена специальная монография [Гелашвили и др., 2011].

**Модели потенциальной эффективности сложных систем.** Теория потенциальной эффективности сложных систем последовательно разрабатывается **Б.С. Флейшманом** [1971, 1982], основополагающие результаты которого, я и буду использовать при построении законов теоретической экологии (см. главу 10). Ниже укажу лишь общую форму *предельного закона потенциальной эффективности*, которая в различных ситуациях будет «нагружаться» разным экологическим содержанием.

<sup>33</sup> Кстати, достаточно много публикаций связано именно с фрактальным анализом движений животных [Fourcassie et al., 1992; Johnson et al., 1992; With, 1994; Wiens et al., 1995; Turchin, 1996, 1998 и др.].

Взаимодействие системы  $A$  (характеризуется структурой  $|A|$  и поведением  $\bar{A}$ ) со средой  $B$  ( $|B|$  и  $\bar{B}$ ) можно представить как серию обменов некоторого количества расходуемых ресурсов  $U$  на некоторое количество потребляемых ресурсов  $V$ ; Флейшман такой обмен называет  $(U;V)$ -обменом (примером может служить увеличение фитомассы растительного сообщества  $V$  при внесении минеральных удобрений  $U$ ). Таким образом, система  $A$  характеризуется параметрами  $U$  и  $V$  и её целью  $A_0$  можно считать наиболее выгодный  $(U;V)$ -обмен, т. е. система стремится получить больше, отдавая при этом меньше (для каждого фиксированного  $U$  система путем изменения своей структуры и поведения стремится максимизировать  $V$ ). При стохастическом подходе к моделированию сложных систем (тот факт, что для экологических систем стохастическая составляющая структуры и поведения играет большую и важную роль, сейчас ни у кого не вызывает сомнений) целесообразно говорить о некоторой вероятности  $P(U;V)$  достижения системой  $A$  своей цели  $A_0$ .



**Флейшман  
Бенцион  
Семёнович  
Шимонович**  
(г.р. 1926) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
системолог.

Замечу, если среда  $B$  является «активной» по отношению к системе  $A$ , можно говорить о взаимодействии двух систем  $A(B)$ . Причем, цель системы  $B$  ( $B_0$ ) может иметь отношение к  $A$  как антагонистическая, нейтральная или коалиционная, что определяется видом критериальных функций для обеих систем  $A$  и  $B$ . Тогда с учетом наиболее выгодного  $(U;V)$ -обмена для каждой из систем, результат взаимодействия систем  $A$  и  $B$  математически сводится к следующим соотношениям [Бурков, Крапивин, 2009, с. 41]:

$$\underline{U}_a = U_a(V_a, A_0, B_0) = \max_{\{A, |A|\}} \min_{\{B, |B|\}} U(V_a, A, B),$$

$$\underline{U}_b = U_b(V_b, A_0, B_0) = \max_{\{B, |B|\}} \min_{\{A, |A|\}} U(V_b, A, B).$$

Из этих соотношений видно, что для определения цели каждой системе необходимо решить, что для нее более важно: получить ли самой наиболее выгодный  $(U;V)$ -обмен или помешать это сделать другой системе (причем,  $\underline{U}_a$  и  $\underline{U}_b$  ограничены максимально «агрессивным» и наиболее «осторожным» состояниями систем).

Замечательным фактом теории потенциальной эффективности сложных систем при их стохастическом описании является возможность выраже-

ния этой теории в единой форме через вероятность  $P(U;V)$ : при достаточно больших значениях  $U$  и соответствующих им больших значениях  $V$ , вероятность выгодного  $(U;V)$ -обмена имеет следующее асимптотическое поведение:

$$\begin{aligned} P(U;V) &\rightarrow 0, \quad \text{при } V > V_0, \\ P(U;V) &\rightarrow 1, \quad \text{при } V < V_0, \end{aligned}$$

где  $V_0$  – количество ресурса, получаемого оптимальной по данному качеству системой  $A_0$ . Таким образом, системе не выгодно получение величины ресурса  $V > V_0$  (*жадность до добра не доведет*). Общее асимптотическое поведение вероятности  $P(U;V)$  обосновывается глубокой математической закономерностью, лежащей в основе поведения всех стохастических моделей потенциальной эффективности сложных систем, – вероятностями больших уклонений (строгое доказательство приводится в работе [Флейшман, 1971, с. 202-210]).

## 5. Некоторые выводы

Основным преимуществом аналитических моделей над другими моделями сложных систем следует признать их объяснительную силу. Они способны отвечать на вопрос «почему?», в то время как экспериментальные законы (модели, построенные по эмпирической информации) отвечают на вопрос «как?». Действительно, многочисленные эксперименты могут указать как происходит рост, например, некоторой популяции (сначала медленно, потом скорость роста увеличивается и, наконец, популяция практически перестает расти, стабилизируясь на некотором уровне своей численности или биомассы). Не зная внутренних механизмов рассматриваемых процессов, нельзя ответить на вопрос: почему популяция растет именно таким образом и, следовательно, нельзя сделать никаких выводов о характере роста популяции в других условиях, отличных от наблюдаемых.

Объяснительная сила аналитических моделей, прежде всего, связана с относительной простотой и изученностью аналитического языка: математическая символика, возникшая с развитием алгебры, дифференциального и интегрального исчисления, теории вероятностей, дала в руки исследователей мощный аппарат для моделирования реальных объектов. Однако блестящие успехи этого подхода при исследовании простых систем (особенно, в физике) породили иллюзию «всемогущества формул»: казалось, что любую задачу можно решить в аналитическом виде (эта иллюзия еще больше утвердилась после выхода в 1944 г. книги Э. Шрёдингера [1947]). Но еще в XIX в. стало ясно, что существуют задачи, решение которых нельзя записать аналитически (особенно это очевидно при исследовании сложных систем).

В этой главе были рассмотрены, конечно, далеко (даже очень!) не все аналитические модели экосистем – научная литература по качественному анализу подобных моделей огромна и продолжает расти, не достигая пока своего «насыщения». За рамками обсуждения остались многие интересные проблемы устойчивости аналитических



**Шрёдингер Эрвин**  
(Erwin Rudolf Josef Alexander Schrödinger; 1887-1961) – австрийский физик-теоретик, лауреат Нобелевской премии (1933 г.); почетный академик АН СССР.

моделей экосистем (например, [Розенберг, 1986; Краснощек, Розенберг, 1992]), оптимального управления динамикой моделируемых экосистем [Свиричев, 1975; Гурман, 1978а,б] и ряд других задач.

«Математический подход опирается на изучение решений некоторых дифференциальных и интегро-дифференциальных уравнений, поведение которых нужно детально исследовать либо количественно, либо, чаще, только качественно» [Вольтерра, 1976, с. 6]. Простые аналитические модели и их качественный анализ поставляют исследователю информацию о механизмах и закономерностях наблюдаемых явлений, что помогает (опять же, – на качественном уровне) наметить пути эффективного (оптимального) использования и эксплуатации реальных экологических объектов. Действительно, так как аналитические модели сложных систем несут, в основном, объяснительную функцию теории, то трудно ожидать, что полученные с их помощью те или иные оптимальные оценки и результаты смогут сразу найти свое место при выработке конкретных планов эксплуатации реальных объектов и экосистем. Получаемые оптимальные решения позволяют исследователю не только качественно проанализировать моделируемую систему, но и дают возможность строить более реалистические модели экосистем.

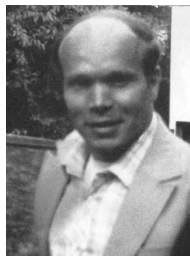
Аналитическая модель строится по незначительному числу основных, с точки зрения исследователя, переменных (выбор этих переменных должен определяться, в первую очередь, целями моделирования), и поэтому трудно ожидать, что все черты модели будут одинаково хорошо соответствовать моделируемой экосистеме. «Построение модели должен осуществлять специалист (математик-модельер или биолог-модельер), который достаточно хорошо знаком с объектом исследований и, самое главное, отдает себе отчет в том, что именно стоит за тем или иным математическим выражением. И это относится не только к тем ситуациям, когда для определенного биологического процесса можно предложить несколько различных математических выражений, но особенно к тем из них, когда математическое выражение выбирается на основе какой-либо гипотезы» [Недорезов, 1997, с. 4].

Особенностями любых биологических объектов, в том числе и экологических, являются [Молчанов, 1975; Буданов, URL]:



- сложность внутреннего строения (динамическая иерархичность, эмерджентность; математическая модель реальной экосистемы должна содержать большое количество переменных);
- полифакторность внешней среды (модель содержит большое количество параметров, задающих среду, в которой функционирует моделируемая система);
- незамкнутость (энергетические, вещественные и информационные потоки из среды в систему и обратно, что заставляет одновременно моделировать и систему, и среду её функционирования; именно открытость позволяет эволюционировать системам от простого к сложному);
- нелинейность реальных экосистем (нелинейность есть нарушение принципа суперпозиции в некотором явлении – результат действия суммы причин не равен сумме результатов отдельных причин);
- неустойчивость (при переходе от одного положения гомеостаза к другому, система обязательно проходит неустойчивые состояния – точки бифуркаций; значимость точек бифуркации еще и в том, что только в них можно «не силовым», информационным способом, т.е. сколь угодно слабыми воздействиями, повлиять на выбор поведения системы; существуют системы, в которых неустойчивые точки почти повсеместны [например, развитая турбулентность, хаос]).

Все эти особенности экосистем, в первую очередь, учитываются при построении прогнозирующих моделей методами эмпирико-статистического, имитационного и самоорганизующегося моделирования и почти всегда нарушаются при построении аналитических моделей [Pielou, 1977]. Эти неизбежные и многочисленные упрощения при построении объяснительных аналитических моделей крайне неутешительно наблюдать практическим экологам. Однако при анализе таких моделей следует четко отдавать себе отчет в том, для каких целей построены эти модели.



**Абросов  
Николай  
Сергеевич**  
(1947–1998) –  
отечественный  
математик,  
биофизик,  
эколог.

**Боголюбов  
Александр  
Григорьевич**  
(1954–2005) –  
отечественный  
математик,  
эколог.



Вслед за **Н.С. Абросовым** и **А.Г. Боголюбовым** [1988] можно констатировать, что, начиная с классических работ А. Лотки, В. Вольтерра, В.А. Костицына и А.Н. Колмогорова, в математической экологии сформировалось направление (**вольтерровская математическая теория конкуренции, ВМТК**), в основе которого лежат представления о примате характера

взаимодействия между популяциями и уравнения вольтерровского типа. При этом следует подчеркнуть [Абросов, Боголюбов, 1988]:

- изученность условий устойчивости, определяемой только характером взаимодействий конкурирующих популяций;
- пределы перекрывания экологических ниш;
- известную абстрактность всех этих построений;
- полезность ВМТК для развития самой математической экологии.

Среди недостатков ВМТК называют:

- наиболее часто используемый линейный вид функции  $K_i(N_i)$ ;
- слабую экологическую обусловленность вводимых в модели нелинейных эффектов;
- отсутствие гарантий того, что при изменении внешних условий вид функции  $K_i(N_i)$  не изменится (более того, было показано, что в результате совместной динамики сообщества и среды может меняться не только интенсивность, но и знак взаимодействий одних и тех же видов [Дегерменджи, Терсков, 1984]);
- наконец, основная причина разного рода несоответствий в ВМТК связана с отрывом рассматриваемых сообществ от динамических процессов внешней среды (иными словами, ВМТК описывает феномены абстрактных биоценозов).

Другой теоретический подход (**математическая теория трофической конкуренции, МТТК**) стал развиваться с конца 60-х – начала 70-х гг. прошлого столетия в работах Р. Мак-Артура [MacArthur, 1960a,b; Rosenzweig, MacArthur, 1963; MacArthur, Connell, 1966] и **И.А. Полетаева** [1973, 1975, 1979; Абросов, Ковров, 1977; Абросов, Боголюбов, 1988; Боголюбов, 1989; Ризниченко, Рубин, 1993]. В основу МТТК положен принцип Либиха, и, следовательно, предполагается, что скорость роста популяции лимитируется концентрацией некоторого элемента питания в среде. При этом подчеркивается, что «лимитирование некоторым ресурсом скорости роста и возобновления популяции не исключает потребления остальных ресурсов, необходимых для жизнедеятельности особей» [Боголюбов, 1989, с. 7]. Пространственное перераспределение особей и популяций приводит к потере устойчивости точечных моделей, однако при этом возможно возникновение устойчивости особого рода – пространственно равновесных структур. Особенностью МТТК, выгодно отличающей ее от ВМТК, является возможность постановки парал-



**Полетаев  
Игорь  
Андреевич**  
(1915-1983) –  
отечественный  
математик,  
кибернетик.

лельных экспериментов для проверки теоретических выводов (путем изменения внешних условий).

В последние годы для аналитического моделирования экосистем все чаще привлекаются методы **фрактальной теории** и **фрактальной геометрии (ФТ и ФГ)**. Триада «симметрия – фракталы – перколяция» основана на понятийных соотношениях, играющих фундаментальную роль в современной физической парадигме. Так, например, рассматривая симметрию относительно преобразований подобия, мы сталкиваемся с фрактальными свойствами объектов. С другой стороны, при перколяционных переходах, являющихся геометрическими фазовыми переходами второго рода, наблюдается нарушение симметрии. Наконец, возникающие в явлениях перколяции кластеры являются фрактальными объектами. Таким образом, рассмотренные фундаментальные понятия и связанные с ними геометрические образы ФТ и ФГ могут играть конструктивную роль и при анализе таких сложных биологических объектов, как популяции и сообщества.

Еще раз подчеркну фундаментальное различие между жертвой и хищником: «рысь гонится за обедом, заяц – за жизнью». Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы – это распределения редких событий (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищников – распределение ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах [Маргалев, 1992].

Наконец, нельзя сбрасывать «со счетов» и закон конгруэнтного притяжения – «реализованные ниши конгруэнтных популяций (*соразмерных, соответствующих, совпадающих; представления о конгруэнтных популяциях развивал С.А. Северцов. – Г.Р.*), разошедшиеся по одной или нескольким осям фазового пространства (*экологической ниши. – Г.Р.*), характеризуются

максимальным перекрыванием своих проекций на все остальные оси, включая физическое пространство и время» [Михайловский, 1988, с. 47]. Система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (принцип конкурентного исключения Гаузе), не может быть устойчивой, и обречена на гибель. Для её стабилизации должны существовать и

противоположные силы (принцип сосуществования). «Таким образом, если конкурентные отношения есть следствие борьбы за общий ресурс, то отношения конгруэнтные представляют собой своеобразную эстафету ресурсов, когда продукт одного из конгруэнтных партнеров является ресурсом для другого» [Михайловский, 1988, с. 47].



**Северцов  
Сергей  
Алексеевич**  
(1891-1947) –  
отечественный  
зоолог.

И последнее. Численность или общая биомасса популяции всегда конечны и на динамику этих параметров в той или иной степени всегда оказывают влияние случайные факторы. Таким образом, формально модели динамики популяций должны быть стохастическими и, зачастую, дискретными (в частности, для описания динамики численности популяции необходимо иметь дело с целочисленными величинами); однако на практике, исследователь чаще всего строит детерминированные и непрерывные модели. При этом он предполагает, что количество особей (или биомасса) в популяции в целом или в отдельных ее группах (возрастных, половых и пр.) настолько велико, что отказ от целочисленности не приводит к заметным ошибкам. Поскольку при возрастании численности популяции имеет место сходимость по вероятности этой случайной численности к своей средней величине [Свирижев, Логофет, 1978], то поведение популяции высокой численности (биомассы) удовлетворительно описывается детерминированной динамикой средних величин. Кроме того, целью построения экологической теории в рамках аналитических моделей является объяснение лишь основных механизмов моделируемых явлений и тенденций развития экосистем, что также позволяет описывать их детерминировано (например, в виде систем дифференциальных уравнений). Наконец, выбор того или иного математического аппарата для построения аналитической модели «во многом зависит от уровня интеллектуального эстетизма» [Налимов, 1971, с.15], т.е. исследователь лучше знакомый с дифференциальными уравнениями будет строить непрерывную и детерминированную модель, а с теорией вероятностей – стохастическую.

Среди примеров, призванных подтвердить вышеизложенные положения, **В. Гримм** [Grimm, 1994, p. 646] называет модели, связанные с концепцией



**Гримм  
Волкер**  
(Volker  
Grimm;  
г.р. 1958) –  
немецкий  
эколог,  
математик.

экологической ниши: поток теоретических работ вызвал и поток экспериментальных исследований. Если число эмпирических работ принять в качестве меры успеха теоретической модели, то модель экологической ниши должна быть признана одной из наиболее удачных. Однако многочисленные дискуссии вокруг этой концепции позволяют заключить лишь

следующее: сегодня формулируются более дифференцированные вопросы, что косвенно подтверждает и высказывание 35-летней давности Р. Макинтоша [McIntosh, 1974, p. 138] «порой думается, что поднято вопросов больше, чем получено ответов, и плодотворное соотношение между математикой и биологией до сих пор не достигнуто». Это позволяет Гримму различать модели «свободного стиля» (англ. *free-style models*) – модели высокого уровня

общности с отсутствием требования контролируемости, и модели «ориентированные на образец» (англ. *pattern-oriented models*) – меньшая общность и получение поддающихся проверке прогнозов. Выбор «образца» из реальных экологических систем автоматически ограничивает общность модели и в то же время увеличивает ее прогностическую силу: классические модели В. Вольтерра [1976] «хищник–жертва» и конкуренции – это модели «фристайла», модели системы «зайцы–рыси» [Gilpin, 1973] и конкуренции *Trifolium repens* и *T. fragiferum* [Розенберг, 1984, с. 207] – модели «ориентированные на образец». Реалистичность такого деления подтверждает и высказывание Ю.М. Свирижева [1976, с. 250]: «целью Вольтерра являлось не точное описание какой-либо конкретной ситуации.., а исследование общих свойств этих систем».

Действительно, в самом широком плане вопрос формализации основных теоретических конструкций современной экологии неизбежно упирается в выбор соответствующего аппарата математического моделирования. Правда, обсуждение роли моделирования в экологических исследованиях (особенно, при создании экологической теории) встречает как резкий пессимизм и критицизм (например, [Pielou, 1981; Simberloff, 1981]), так и преувеличенный оптимизм [Yodzis, 1989]. Эта ситуация, фактически, отражает то сложившееся в экологии положение, согласно которому существующая методология математического моделирования за последние 30–40 лет не смогла убедить практиков в постулируемых широких возможностях моделирования, а теоретиков-модельеров во многом привела к потери связи с практиками (современная «математическая экология» это в большей степени раздел математики, чем экологии).

В этом контексте интересны рассуждения **В.Г. Ильичева** [2009, с. 6-7], который видит резерв совершенствования технологии моделирования



**Ильичев  
Виталий  
Григорьевич**  
(г.р. 1950) –  
отечественный  
математик,  
эколог.

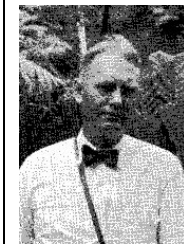
экологических систем «путем включения в их структуру механизмов стабилизации или механизмов адаптации, имеющих естественную биологическую природу». При этом первые из них ассоциируются с известной проблемой «сложность – устойчивость» биологических систем и некоторым стабилизирующим действием пространственной и временной неоднородности среды, а вторые – необходимостью

учета микроэволюции параметров моделей экосистем. «Поэтому, если в модели соединить экологические и эволюционные процессы, то параметры будут "автоматически" идентифицироваться в результате долговременной

работы такой модели. Финальные значения данных (эволюционно-устойчивых) параметров присущи популяциям, которые способны выдержать конкурентное давление своих мутантов – носителей других значений параметров. В результате биологической эволюции могут реализовываться только эволюционно-устойчивые параметры» [Ильичев, 2009, с. 7]. Сравнивая подходы к описанию механизмов адаптации (прямое «копирование» эколого-генетических процессов, «навязывание» некоторых целевых функций [например, максимизация продуктивности или численности популяции] и пр.), Ильичев отдает предпочтение подходу на основе идей эволюционного моделирования (см. главу 4 и публикации [Фогель и др., 1969; Букатова, 1979, 1981; Ильичев, 1990; Букатова и др., 1991; Fogel, 1999]).

Анализ методов моделирования, используемых в экологических исследованиях (см. выше главы 2-5), позволяет предложить для формализации экологических концепций построение аналитических («концептуальных», «стратегических», «феноменологических») моделей, которые претендуют на выполнение объяснительной функции теории (они понятны, управляемы и позволяют проведение полного анализа [Терехин, 2006]). Это исключает использование как эмпирико-статистических и самоорганизующихся регрессионных моделей (получение корреляций и построение регрессий мало что дает для объяснения), так и сложных имитационных моделей (поведение таких моделей не может быть исследовано полностью). Построение аналитической модели – это решение задачи «об упрощении» – «в будущем теоретик систем должен стать экспертом по упрощению» [Эшби, 1966, с. 177]. Желание понять (объяснить) сложные, запутанные системы подразумевает их упрощение посредством абстракции до тех пор, пока их нельзя будет «охватить одним взглядом». Но на этом пути есть опасность «выплеснуть с водой ребенка» и уйти от реальности в сторону теоретизирования с той или иной степенью приближения к этой реальности.

Завершу эту главу, традиционно, двумя цитатами. Первая из них, – это высказывание У. Олли [Allee, 1932, р. 406-407] в рецензии на книгу **Р. Чепмена** [R. Chapman, 1931]: «Математика Вольтерра сложна, и она такого же типа, что и математика Лотки; рецензент и все другие, уважение которых к математике больше, чем умение её применять, были бы более благодарны доктору Чепмену, если бы этот материал был более тесно связан со сложными популяционными проблемами, имеющими место в экологическом сообществе. Однако рецензент полагает, что сложность [модели], связанная с математикой такого типа, достаточно велика,



**Чепмен Роял**  
(Royal Norton  
Chapman;  
1889-1939) –  
американский  
энтомолог,  
эколог.

---

чтобы искать другие более простые математические решения этих проблем». И совершенно логично в этом контексте звучат слова Г.Ф. Гаузе [2002, с. 15-16], написанные еще в 1934 г.: «Все это убеждает нас в том, что, как только широкие круги биологов преодолеют затруднение, связанное с применением некоторых количественных методов, мы будем иметь блестящий расцвет учения о борьбе за существование, так как только биологи, вооруженные математикой, смогут создать здесь новую область точного знания».

## Глава 6

# СРАВНЕНИЕ МОДЕЛЕЙ ЭКОСИСТЕМ

*Не хвастаясь, могу сказать, что я очень наблюдательный и остроумный. Вот, например, если взять Леонида Савельева, Юлия Берзина и Вольфа Эрлиха и поставить их вместе на панели, то можно сказать «мал мала меньше». По-моему, это остроумно, потому что в меру смешно.*

Даниил Хармс,  
«Я решил растрепать одну компанию...»,  
1930-е гг. (Хармс, 1988, с. 446-447)

Приведенный в главах 2-5 материал подтверждает уже избитую истину о том, что экологи и специалисты-природоохранники все более и более опираются на результаты математического моделирования структуры и динамики экосистем разного масштаба. Более того, сегодня уже можно говорить о наличии «рынка моделей», т. к. экологи не только разрабатывают собственные оригинальные модели, но и достаточно широко используют в своих интересах уже существующие (чаще всего, это относится к имитационным моделям, базам знаний и данным). Однако на этом сравнительно новом пути отмечается ряд проблем. Так, имитационные модели редко сопровождаются ясными и точными письменными руководствами по их использованию (цели, допущения, требования к данным, масштаб и пр.): без такой документации потенциальные пользователи ограничены в своих притязаниях и даже могут получать ошибочные результаты. Очень интересное сравнение моделей по их использованию («тиражированию») дано в статье [Kettenring et al., 2006] и показано в **табл. 6.1**. Все модели, использованные в исследованиях, которые опубликованы в журналах "Ecological Modelling" и "Ecological Applications" (а также в двух специальных номерах в журналах "Известия Самарского научного центра РАН" и "Журнал общей биологии", посвященных вопросам математического моделирования), объединены в три категории:

1. доступные и хорошо поддержанные модели, которые, можно сказать, стали частью экологической культуры (например, модель агроэкосистемы CENTURY [[www.nrel.colostate.edu/projects/century5](http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5)]; RAMAS [Ачкаева et al., 1999; [www.ramas.com/software.htm](http://www.ramas.com/software.htm)] – мощное программное средство для анализа рисков, популяционной экологии, динамики лесных ресурсов и пр.; модели лесных экосистем JABOWA [Botkin et al., 1972] и



FORET [Shugart, West, 1977; Shugart, 1998]; программная система CARDINAL [Coastal ARea Dynamics INvestigation ALgorithm] для моделирования и расчетов течений, уровней воды, распространения растворенных и взвешенных примесей и размыве дна в произвольном водном объекте [река, море, водохранилище; Вольцингер и др., 1989; Клеванный, Матвеев, 1994, 1996; Klevanny et al., 1994; Селезнёв и др., 1999; Рахуба, 2007; Селезнёва, 2007]).

2. модели с ограниченной поддержкой и использованием (испытывают недостаток в обширной документации по сравнению с моделями категории 1; они опубликованы и информация о базовой модели обычно доступна только как часть публикации; такие модели, чаще всего, тиражируются путем привлечения разработчиков; например, экспертная информационная система REGION для анализа социо-эколого-экономических пространственно распределенных систем [Розенберг, Шитиков, 1992; Шустов и др., 1993; Розенберг, Краснощеков, 1997; Костина и др., 2003; Костина, 2005; Розенберг, 2009]);
3. одноразовые модели (модели, которые, очевидно, не предназначены для использования другими; это либо совершенно новые исследовательские модели, либо очень конкретные ГИС-системы).

Таблица 6.1

## Количество моделей по категориям, используемых в исследованиях

Журнал	Категория 1: (%)	Категория 2: (%)	Категория 3: (%)	Общее количество статей
<i>Ecological Modelling</i> , 2004-2005 гг.	55 (21)	86 (33)	120 (46)	261
<i>Ecological Applications</i> , 2004 г.	24 (25)	27 (28)	45 (47)	96
Всего	79 (22)	113 (32)	165 (46)	357
<i>Журн. общ. биол.</i> , 1991 г. (т. 52, № 6)	1 (7)	2 (14)	11 (79)	14
<i>Изв. СамНЦ РАН</i> , 2009 г. (т. 11, № 1/7)	12 (27)	9 (19)	24 (54)	45
Всего	13 (22)	11 (19)	35 (59)	59
<b>Совсем всего</b>	<b>92 (22)</b>	<b>124 (30)</b>	<b>200 (48)</b>	<b>416</b>

Результаты, приведенные в табл. 6.1, свидетельствуют о том, что только пятая часть имитационных моделей может быть и уже тиражируется. При этом авторы [Kettenring et al., 2006] подчеркивают, что процесс модели-

рования продолжает оставаться искусством [Р. Шеннон, 1978; Getz, 1998] в меньшей степени, чем наукой. Поэтому в процессе адаптации «чужой» модели к решению «своих» задач исследователь должен ответить на ряд вопросов:

- совпадают ли цели его исследования и той модели, которую он хочет использовать?
- совместимы ли ключевые предположения и гипотезы разработчика и пользователя?
- каковы должны быть требования к исходной информации, чтобы верифицировать модель?
- каковы и существенны ли различия реальной моделируемой экосистемы от предлагаемой в модели по времени и пространству?
- детерминированный или стохастический процесс моделируется?
- стоит ли вообще «городить огород» и не проще ли заняться построением оригинальной модели (как видим из табл. 6.1 почти половина исследователей идет именно таким путем)?

Любая модель всегда более проста, чем отражаемая ею реальность. Основная задача эколога-модельера сводится к четкому определению того, что и м е н н о он отразил той или иной математической моделью, от чего в процессе моделирования пришлось абстрагироваться и что можно «требовать» от этой модели. **Д. Бокс** [1979, р. 202] сформулировал парадокс: «Все модели неправильны, но некоторые полезны – *All models are wrong but some are useful*». Оценивая современное состояние проблемы адекватности математических моделей экосистем, следует признать, что создание конструктивной комплексной методики верификации моделей, учитывающей как объективные особенности моделируемых объектов, так и особенности их познания, по-прежнему является одной из наиболее актуальных задач эколого-математических исследований. Решение этой задачи возможно лишь при соблюдении ряда методологических принципов применения математических методов в экологическом исследовании – здесь требуется тесный контакт эколога и математика.



**Бокс Джордж**  
(George Edward Pelham Box; 1919-2013) – британский, американский статистик.

## 1. Адекватность моделей реальным экосистемам

Выше я рассмотрел достаточно большое число математических моделей экосистем, в том числе и оригинальных, выделенных в примеры. Все модели с разной степенью подробности и точности описывают реальные экоси-

стемы. Естественно, возникают вопросы: насколько «удачны» те или иные модели, что понимать под «качеством модели» и как оценить это качество?

Прежде всего, еще раз подчеркну, что математической моделью сложной системы «нельзя объять необъятное», т. е. ни одна математическая модель не несет одновременно всех функций теории изучаемого класса сложных систем (см. главу 1, раздел 6). Поэтому в практических ситуациях выбор той или иной математической модели (в силу *принципа множественности моделей* сложных систем) должен определяться целями исследования. Таким образом, математическая модель должна адекватно отражать не какую-то конкретную экосистему, а проблему, которая возникает при ее изучении. Напомню, что, прежде всего, математические модели экосистем должны способствовать выполнению двух основных функций теории – объяснению и прогнозированию наблюдаемых в природе феноменов. При этом неизбежно возникает задача оценки соответствия этих моделей реальным экосистемам [Хеджпет, 1978; Брусиловский, Розенберг, 1981б,в; Розенберг, Брусиловский, 1982; Розенберг, 1984; 1989а; Селютин, 1987; Смиряев и др., 2002; Белотелов, 2010 и мн. др.].

Что касается термина «адекватность» (от лат. *adaequatus* – приравненный, соответствующий), то его многозначность и размытость всякий раз требует комментариев при обсуждении свойств той или иной модели. Следовательно, говорить об адекватности моделей вообще, как о некотором едином и присущем всем моделям качестве, нельзя. Поэтому имеет смысл ввести некоторые уточнения к этому ёмкому понятию.

В настоящее время существует много работ, посвященных вопросам оценки адекватности математических моделей изучаемым сложным системам; так, например, **В. Гаспарский** [1978; Gasparski, 1987], различает *гносеологические* и *праксеологические* свойства моделей. Соответственно, далее будем говорить о *собственно адекватности* модели (качественная адекватность – соответствие отображения и модели структуры и механизмов функционирования экосистем) и о *праксеологичности* (количественная адекватность – применимость модели для практических действий: прогнозирования,



**Гаспарский  
Войцех**  
(Wojciech W.  
Gasparski;  
г.р. 1936) –  
польский  
философ,  
социолог,  
экономист.

управления и пр.). Подобное разделение обусловлено различиями технологий конструирования моделей, характером используемой информации, целями моделирования и пр.

Учитывая, что все многообразие математических моделей можно свести к четырем основным парадигмам (вербальной, функциональной, эскизной

и имитационной; см.: [Флейшман и др. 1982; Розенберг, 1984; Брусиловский, 1985]), то для функциональных моделей (эмпирико-статистические и самоорганизующиеся модели) целесообразно говорить только об их *праксеологичности*, так как в моделях типа «вход – выход» зачастую вообще не отражаются ни структура, ни механизмы функционирования экосистем. Такие модели могут быть полезными для практики в силу точности своих прогнозов, но они не адекватны реальным объектам в гносеологическом смысле. Для аналитических (эскизных) моделей, напротив, нельзя говорить о праксеологичности, поскольку при их построении исследователь сознательно идет на ряд упрощений исходной экосистемы (порою значительных) с тем, чтобы выделить наиболее существенные (с его точки зрения) компоненты и связи. Эти модели основаны только на априорной информации и призваны объяснять наблюдаемые в природе феномены; поэтому для аналитических моделей имеет смысл говорить лишь о *гносеологической адекватности*. Наконец, обе стороны адекватности как общей характеристики моделирования проявляются в имитационных моделях, где точность прогнозирования достигается за счет отображения в модели структуры и механизмов функционирования экосистем.

Критерии оценки собственно адекватности и праксеологичности весьма многочисленны и также могут быть разделены на два основных класса – *внутренние* и *внешние*. Для оценки праксеологичности моделей такое разделение достаточно очевидно: внутренние критерии основаны на той же информации, по которой строилась модель, а внешние – на новой. Для оценки собственно адекватности моделей различение критериев более сложное. Например, можно считать внутренними критериями теоретические предпосылки самой экологии (модель роста численности или биомассы некоторой популяции, приводящая к отрицательным значениям этих характеристик, должна быть признана неадекватной). В этом случае внешние критерии следует искать в области математики и математического анализа моделей экосистем. Так, нельзя признать адекватным объяснение случайности наблюдаемых колебаний численности некоторой популяции, если в математическую модель ее роста непосредственно введен случайный фактор; другое дело, если такое квазислучайное поведение возникает при анализе детерминированной математической модели (всякого рода турбулентности или «странные аттракторы»). Синтезом внешних и внутренних критериев качественной адекватности является анализ устойчивости точек равновесия аналитических моделей экосистем: внешним будет сам процесс определения этих точек равновесия и условий их устойчивости, а внутренним – содержательное экологическое толкование этих результатов математического анализа модели.

**Критерии праксеологичности моделей.** *Внутренними критериями* праксеологичности моделей являются различные оценки точности классических и самоорганизующихся регрессионных уравнений (см. выше, например, главы 2 и 4). Повторюсь (хуже от этого не будет), наиболее широкое распространение имеют:

- средняя относительная ошибка (отклонение)

$$S_1 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{x_i^{(\ominus)} - x_i^{(M)}}{x_i^{(M)}} \right|;$$

- максимальная относительная ошибка (отклонение)

$$S_2 = \max \sum_{i=1}^n \left| \frac{x_i^{(\ominus)} - x_i^{(M)}}{x_i^{(M)}} \right|;$$

- средняя квадратичная ошибка

$$S_3 = \left[ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[ \frac{x_i^{(\ominus)} - x_i^{(M)}}{x_i^{(M)}} \right]^2 \right]^{0,5};$$



**Тейл Генри**  
(Henri Theil;  
1924-2000) –  
нидерландский  
экономист,  
статистик.

- «коэффициент несовпадения»  
**Тейла**

$$S_4 = \frac{\left[ \sum_{i=1}^n [x_i^{(\ominus)} - x_i^{(M)}]^2 \right]^{0,5}}{\left[ \sum_{i=1}^n [x_i^{(\ominus)}]^2 \right]^{0,5} + \left[ \sum_{i=1}^n [x_i^{(M)}]^2 \right]^{0,5}},$$

где  $x_i^{(\ominus)}$  – экспериментальное значение,  $x_i^{(M)}$  – значение, рассчитанное по функциональной модели,  $n$  – число экспериментальных значений, которые использовались для синтеза модели.

Недостатком этих показателей является субъективность выбора пороговых значений, превышение которых должно свидетельствовать о непраксеологичности модели. Другая особенность внутренних критериев, снижающая их эффективность, состоит в том, что они были созданы для решения задачи интерполяции, и при необходимости дать прогноз значений из другой области (задача экстраполяции), их результат оказывается крайне неточным. С этих позиций «доказательство» правильности теории или регрессионной зависимости только на основе того, что теоретическая кривая весьма близко проходит через экспериментальные точки, нельзя принимать серьезно.

Определение тех же показателей  $S_1, S_2, S_3, S_4$  на новой информации, «свежих» экспериментальных точках, не использованных при синтезе модели, и составляет суть применения *внешних критериев* для оценки пригодности

сти моделей. Для самоорганизующихся моделей эти критерии выступают в роли внешнего дополнения [Ивахненко, 1975; 1982]. При постепенном усложнении модели внешний критерий проходит через минимум, что позволяет найти единственную для данного критерия оптимальную модель.

Подчеркну, что выявление причин непраксеологичности модели требует привлечения оценки её собственно адекватности. В частности, для имитационных моделей внутренние и внешние критерии праксеологичности используются на равных в процедурах анализа чувствительности [Р. Шеннон, 1978; Schreiber et al., 1978; Steinhorst et al., 1978], а ряд качественных критериев позволяет получить внутреннюю оценку собственно адекватности [Брусилловский, Розенберг, 1981б].

**Критерии адекватности моделей.** Как уже отмечалось выше, о собственно адекватности математических моделей экосистем следует говорить в основном только для аналитических моделей, хотя некоторые черты объяснительной функции присутствуют и в других способах моделирования (в первую очередь, в имитационном).

Выше (пример 5.3.3) и в ранее опубликованной работе [Розенберг, Брусилловский, 1982] была подробно исследована адекватность модели пространственной и временной неоднородности развития сообществ с доминированием клевера ползучего (*Trifolium repens*) и райграса многолетнего (*Lolium perenne*) и аналогичной по своей структуре модели аллелопатического взаимодействия видов. Взаимодействие популяций растений описывается традиционной моделью конкуренции Лотки–Вольтерра с учетом стимулирующего (соответственно, ингибирующего) действия одной популяции на другую. *Внутренним критерием* адекватности выступает факт неотрицательности фитомассы популяций в точках равновесия. На основе только этого критерия, обе модели должны быть призваны внутренне адекватными и для дальнейшей оценки их адекватности следует привлекать внешние критерии.

Еще один пример сравнения теоретических построений с экспериментальными описан в статье **Л.Р. Гинзбурга** с соавторами [1974]. При выборе явного вида функций приспособленности в модели взаимодействия популяций ( $G_1(x_1, x_2)$  и  $G_2(x_1, x_2)$ ; см. главу 5, формулу 3.4.), авторы исходили из предположения, что интенсивность взаимодействия пропорциональна не численности видов, а их частотам в сообществе:



**Гинзбург  
Лев  
Рувимович**  
(Lev R.  
Ginzburg;  
г.р. 1945) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
эколог.

$$G_1 = \varepsilon_1 + \alpha_1 \frac{x_2}{x_1 + x_2} + k_{11}x_1 + k_{12}x_2$$

$$G_2 = \varepsilon_2 + \alpha_2 \frac{x_1}{x_1 + x_2} + k_{21}x_1 + k_{22}x_2$$

Здесь параметры  $\varepsilon_i$  имеют смысл собственных коэффициентов размножения каждой популяции в отсутствии партнера,  $\alpha_i$  характеризуют интенсивность межпопуляционных взаимоотношений; знаки параметров  $k_{ij}$  соответствуют характеру среды, в которой обитает сообщество ( $k_{ij} = 0$  – среда не влияет на развитие популяций;  $k_{ij} \leq 0$  – «лимитирующая» среда;  $k_{ij} \geq 0$  – «стимулирующая» среда).

При этих предположениях модель охватывает все известные исходы взаимодействия, в том числе и существование устойчивых колебаний численности (предельного цикла). Именно эти модели и были проверены на адекватность экспериментальным данным **Г.Ф. Гаузе** [1934а,б; 1935; 2002]; результат сравнения дал удовлетворительное совпадение теории и эксперимента.



**Гаузе  
Георгий  
Францевич**  
(1910-1986) –  
отечественный  
микробиолог,  
эколог.

В качестве внутренних критериев могут фигурировать списки факторов, задействованных в моделях [Брусиловский, Розенберг, 1981б; Розенберг и др., 1994]. Так, если  $F_X$  – полный список факторов, с помощью которых задается динамика некоторой экосистемы в имитационной модели, а  $F_Y$  – список факторов, использованных в самоорганизующейся модели той же экосистемы, то возможны четыре ситуации.

*Ситуация 1.*  $F_X \subset F_Y$ , т. е. в имитационной модели отсутствуют некоторые существенные факторы. Здесь и далее под существенными понимаются факторы, включенные ЭВМ (без субъективного выбора исследователем) в оптимальную по сложности самоорганизующуюся модель, построенную по результатам натуральных наблюдений над экосистемой. Таким образом, имитационная модель считается недоусложненной и признается внутренне неадекватной.

*Ситуация 2.*  $F_X \supset F_Y$ , т. е. в имитационной модели присутствуют «лишние» факторы (несущественные по результатам самоорганизации). Имитационная модель считается переусложненной, но может быть признана внутренне адекватной.

*Ситуация 3.*  $F_X \cup F_Y \neq \emptyset$ , т. е. в имитационной модели одновременно отсутствует часть существенных факторов и присутствует часть несущественных факторов. В этом случае имитационная модель одновременно явля-

ется недо- и переусложненной по сравнению с соответствующей самоорганизующейся моделью и также должна быть признана внутренне неадекватной.

*Ситуация 4.*  $F_X = F_Y$ , т. е. списки факторов, характеризующих состояние экосистемы в имитационной и самоорганизующейся моделях, совпадают (фактически этой ситуации соответствует рассмотренный выше вариант сравнения аналитических моделей взаимодействия популяций растений). Имитационная модель должна быть признана, в целом, внутренне адекватной. Однако, именно в этой ситуации возможна дальнейшая детализация неадекватности имитационной модели по уже её структуре и закладываемых в нее механизмам функционирования. Допустим, что весь список факторов можно разбить на два непересекающихся множества так, что для части параметров  $i$   $F_{X_i} = F_{Y_i}$  (списки факторов совпадают; они одинаково описаны и самоорганизующимися, и имитационными моделями), а для оставшихся параметров эти списки различаются.

*Ситуация 4.1.*  $F_{X_i} = F_{Y_i}$  и  $F_{X_j} \subset F_{Y_j}$ . Это означает, что в описании динамики второй группы параметров в имитационной модели отсутствуют некоторые существенные факторы. Подобные имитационные модели оказываются недоусложненными по сравнению с соответствующей самоорганизующейся моделью оптимальной сложности.

*Ситуация 4.2.*  $F_{X_i} = F_{Y_i}$  и  $F_{X_j} \supset F_{Y_j}$ . Это означает, что в описании динамики второй группы параметров в имитационной модели участвуют несущественные факторы (т. е. гипотеза об их существенности не подтверждается экспериментальными данными). Такие имитационные модели оказываются переусложненными по сравнению с соответствующей самоорганизующейся моделью оптимальной сложности.

*Ситуация 4.3.*  $F_{X_i} = F_{Y_i}$ ,  $F_{X_j} \subset F_{Y_j}$  и  $F_{X_k} \supset F_{Y_k}$ . Это означает, что в описании динамики второй группы параметров в имитационной модели некоторые существенные факторы отсутствуют, а некоторые несущественные факторы – присутствуют. Такие имитационные модели одновременно оказываются недо- и переусложненными по сравнению с соответствующей самоорганизующейся моделью оптимальной сложности. Таким образом, в ситуациях 4.1-4.3 имеет место неравномерная детализация в имитационной модели структуры и процессов, протекающих в экосистеме.

*Ситуация 4.4.*  $F_{X_i} = F_{Y_i}$  для всех  $i = \overline{1, n}$ . Это означает, что структура изучаемой экосистемы адекватно отображена в имитационной модели (естественно, при сравнении с самоорганизующейся моделью, построенной при минимальном участии исследователя). Неудовлетворительный прогноз,



который может быть получен с помощью этого имитационного предиктора, будет следствием уже неадекватного отображения в имитационной модели самого механизма функционирования изучаемой экосистемы.

Дальнейшая оценка адекватности моделей в ситуациях 2 и 4.4 должна осуществляться с привлечением внешних критериев. Пусть  $X = X(P, t)$  – прогноз по имитационной модели ( $P$  – вектор параметров экосистемы, включенных в имитационную модель),  $Y = Y(t)$  – прогноз по самоорганизующейся модели; тогда можно принять в качестве мера расстояния между этими решениями следующее выражение:

$$\rho = \max_{t \in [0, T]} \min_{P \in \Omega} |X(P, t) - Y(t)|.$$

Если не существует такого значения вектора параметров  $P$  из области допустимых значений  $\Omega$ , при котором максимальное по времени  $t$  расстояние между данными решениями в  $n$ -мерном пространстве достаточно мало ( $\rho < \varepsilon$ ), то характер взаимосвязи факторов в имитационной модели существенно отличается от характера взаимосвязи факторов в самоорганизующейся модели. Таким образом, здесь имеет место еще один тип неадекватности – неадекватность отражения в имитационной модели механизма функционирования изучаемой экосистемы.

Иногда оказывается необходимым в имитационную модель включать факторы, с помощью которых описываются явления, значимость которых, по мнению модельера, со временем существенно возрастает (омnipotentность факторов [англ. *omnipotence* – всемогущий; Налимов, 1983; Брусиловский, 1987]) и которые по имеющейся в данный момент экспериментальной информации нельзя отнести к существенным. Тогда имеет место ситуация 2, но говорить о неадекватности отображения в имитационной модели структуры изучаемой экосистемы, в этом случае, не следует (как и в ситуации 4.4, здесь имеет смысл рассматривать неадекватность отражения в имитационной модели механизма функционирования моделируемой экосистемы).

Рассмотренный подход позволяет с помощью методов самоорганизации идентифицировать тип неадекватности отражения в имитационной модели структуры (ситуации 1-3, 4.1-4.3) и поведения (ситуации 2 и 4.4) исследуемой экосистемы на данном уровне имеющейся информации о её строении и функционировании, а также наметить пути устранения такого положения дел путем более равномерной (адекватной конкретной ситуации) детализации различных процессов и явлений, отражаемых в имитационной модели.

Для аналитических моделей взаимодействия популяций *внешним критерием* адекватности можно принять анализ устойчивости точек равновесия модели (в этом случае «устойчивость» системы взаимодействующих популяций должна интерпретироваться как «наблюдаемость» феномена в при-

роде). Такой анализ для модели системы «клевер–райграс» [Розенберг, Брусиловский, 1982] позволил получить условия качественной адекватности модели, а для аллелопатического взаимодействия популяций точки равновесия оказались неустойчивыми. Учитывая, что явление аллелопатии реально существует, следует констатировать качественную неадекватность модели по внешнему критерию (при её адекватности по внутреннему).

Таким образом, выбор самоорганизующегося моделирования в качестве внешнего критерия как для оценки праксеологичности моделей, так и собственно адекватности связан с целым рядом его особенностей. Построенная при минимальном вмешательстве исследователя только по эмпирическим данным самоорганизующаяся модель способна «выбрать» наиболее существенные для прогноза переменные (что способствует развитию интуиции исследователя). Это служит основанием для использования самоорганизации в качестве внутреннего критерия. С другой стороны, самоорганизующаяся модель, являясь наиболее объективной (без «навязывания» представлений исследователя о характере моделируемого явления), выступает в качестве авторитетного арбитра при сравнении моделей, построенных на дедуктивной основе, что позволяет использовать ее как внешний критерий.

В заключение можно сделать вывод о том, что для оценки как праксеологичности, так и собственно адекватности математических моделей экосистем приемлемое значение внутреннего критерия следует считать необходимым, а внешнего – достаточным условием на данном уровне знаний и в рамках имеющейся у исследователя информации.

## 2. Сравнение имитационных моделей

**Четыре модели запаса углерода почвы.** Цель исследования [Faubert et al., 2005] состояла в том, чтобы оценить, прогнозируемые разными моделями (соответственно, построенных на разных представлениях и пользующихся разной информацией), запасы углерода почвы на общем для всех моделей, но «не знакомым» для них объекте. В качестве такого объекта выступили четыре участка в южной Финляндии и два – в южной и северной Германии (с доминированием сосны обыкновенной [*Pinus sylvestris* L.] и ели европейской [*Picea abies* L.]), различающиеся богатством почвы.

Для сравнения были «приглашены» четыре модели (подробнее см. табл. 6.2):

- 4C (FORESEE – Forest Ecosystems in a Changing Environment [Lasch et al., 2002]),
- EFIMOD/ROMUL [Chertov, Komarov, 1997; Комаров, 2004 и др.],
- RothC (Rothamsted Carbon Model [Post et al., 1982; Jenkinson et al., 1991]),
- Yasso [Liski et al., 2005].

**Особенности сравниваемых моделей** [Faubert et al., 2005, p. 39-41]

	<b>4C</b>	<b>EFIMOD / ROMUL</b>	<b>RothC</b>	<b>Yasso</b>
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
Модельные допущения: древостой	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Лесной блок описан когортами деревьев.</li> <li>• Предполагается однородность древостоя по пространству.</li> <li>• Возможно моделирование различных режимов лесоводства.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Описание отдельных деревьев (индивидуально-ориентированный подход).</li> <li>• Рост дерева зависит от доступности азота.</li> <li>• Возможно моделирование различных режимов лесоводства.</li> </ul>	Нет допущений (чисто почвенная модель).	Нет допущений (чисто почвенная модель).
Модельные допущения: почва	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Углерод почвы – функция опада.</li> <li>• Различие опада по компонентам (листья, хвоя, стебли, ветви, толстые и тонкие корни).</li> <li>• Каждый пул разлагается со своей скоростью на органическое вещество и CO<sub>2</sub>.</li> <li>• Скорость разложения находится под воздействием температуры, влажности и pH почвы.</li> </ul>	Разложение органического вещества в почве зависит от поступления опада от живых деревьев, разложения мертвых деревьев, температуры и влажности почвы.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Углерод почвы – функция опада.</li> <li>• Различают пять пулов с разной скоростью разложения (легко и трудно разложимый растительный материал, биомасса, гумус и инертный органический материал, который, как предполагают, не разлагается).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Углерод почвы – функция опада.</li> <li>• Различают пять пулов с разной скоростью разложения.</li> <li>• Каждый пул уменьшает свою скорость пропорционально массе в единицу времени.</li> <li>• На скорость разложения влияют температура и влажность почвы.</li> </ul>

1	2	3	4	5
Шаг по времени	<ul style="list-style-type: none"> <li>Ежедневный для динамики почвенной влаги, теплопередачи, почвенного азота и углерода.</li> <li>Еженедельный для чистой первичной продуктивности.</li> <li>Ежегодный для древостоя и распределения углерода.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Ежемесячный для почвенного органического вещества и азота.</li> <li>Ежегодный для роста деревьев и параметров продуктивности экосистемы.</li> </ul>	Ежемесячный.	Ежегодный.
Инициализация (исходная информация)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Древостой (данные инвентаризации или научных исследований).</li> <li>Почва (данные о содержании азота и углерода).</li> </ul>	Данные относительно параметров древостоя, поступления в почву органического вещества и азота, метеорологические данные.	Ежемесячные климатические данные, проникаемость на глубину до 40 см пула органического вещества почвы.	Начальное состояние, определяемое аналитически как равновесное при поступлении опада и изменениях климата.
Входные переменные: почва	Физические параметры почвы, рН, углерод и азот (для всех органических и минеральных слоев почвы)	Гидротермические условия, органическое вещество почвы, азот и углерод.	Содержание глины, покрытие почвы, подстилка.	-
Входные переменные: древостой	Виды деревьев, высота, возраст и пр.	Виды деревьев, высота, возраст, тип пространственной структуры (случайный, регулярный) и пр.	-	-
Переменные блоков: растительность	Ежегодный опад (листья, ветви и пр.).	Ежемесячные остатки растений (вклад в опад) в ROMUL или как выход от блока EFIMOD.	Ежемесячный опад.	Ежегодный опад.

1	2	3	4	5
Переменные блоки: климат	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ежедневные температуры воздуха, давление, скорость ветра, объемы выбросов азота и пр.</li> <li>• Испарение растений.</li> <li>• Освещенность.</li> </ul>	Ежемесячные средние температуры воздуха, объемы выбросов азота.	Ежемесячные средние температуры воздуха, осадки и испарение.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Число дней с температурой более 0 °С, среднемесячные температуры воздуха, общий объем осадков.</li> <li>• Индекс засухи (май – сентябрь).</li> </ul>
Выходные параметры продуктивности: почва	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Углерод в опаде, органических и минеральных слоях почвы, общий углерод.</li> <li>• Температура и влажность почвы.</li> </ul>	Ежегодные пулы продукции опада, почвенного органического вещества, азота в органическом слое, лабильного и устойчивого гумуса, ежемесячно / ежегодные значения CO <sub>2</sub> и доступного азота.	Общий органический углерод в минеральном слое почвы.	Углерод содержащейся в экстрактивном веществе, целлюлозе, лигниноподобных и гумусовых структурах.
Выходные параметры продуктивности: древостой	Биомасса, число деревьев, высота, ежегодная чистая первичная продукция, опад.	Биомасса, число деревьев, высота, ежегодная чистая первичная продукция, опад (по фракциям), карта распределения деревьев по участку.	-	-

Все четыре модели значительно отличаются по подходам к их построению, что делает прямое сравнение прогнозов достаточно сложным. Следует учитывать, что модель RothC не оценивает полный углерод почвы, Yasso, наоборот, дает на выходе только полное содержание углерода. Следовательно, только 4C и EFIMOD/ROMUL дифференцируют несколько слоев почвы и могут быть достаточно подробно сравнены.

Моделирование опада на участке с сосной в условия умеренного увлажнения (одна из точек в Финляндии) по моделям 4C и EFIMOD дало почти постоянное накопление опада (этот участок был одним из самых старых древостоев, имел низкую плотность деревьев). Распределение опада, полученное по моделям 4C и EFIMOD, демонстрировало ярко выраженную неоднородность по времени, которая поддается некоторой разумной интерпретации, – обе модели давали такую картину под влиянием нерегулярной смертности деревьев.

Начальная оценка запасов углерода в почве оказалась заниженной по модели RothC, что объясняется особенностями калибровки модели только до глубины 40 см (для богатых почв юга Германии это явно мало). В этом направлении модель RothC может быть модифицирована. Модель Yasso также дала отличные от 4C и EFIMOD начальные запасы углерода (только на одном участке ошибка была меньше 10%, на трех – 12%; другие участки различались до 105%). Это связывается авторами с тем, что модель Yasso не использует в качестве входных переменных результатов прямых измерений в разных типах почвы.

Имитация запасов углерода почвы и характера изменения этих запасов показали высокую степень совпадаемости результатов моделирования по 4C и EFIMOD/ROMUL (только в одном случае – сосна в условиях умеренного увлажнения [Финляндия] для углерода в минеральном слое почвы – 4C почти в два раза превысил значения EFIMOD/ROMUL). В условиях «молодых» участков, на начальных стадиях накопления углерода, самый большой разброс прогнозируемых значений демонстрировала модель Yasso (скорее всего, это связано с тем, что в модели не очень проработаны механизмы накопления углерода под воздействием опада). Модели 4C и EFIMOD/ROMUL различались и по прогнозу накопления азота в почве (в 4C содержание азота было выше). Более детальная структура опада (особенно, различие ветвей и грубых корней), учитываемая в модели EFIMOD/ROMUL, делает эту модель предпочтительнее при прогнозировании накопления углерода в почве.

Лесные почвы Европы – далеки от устойчивого состояния из-за возрастания антропогенных воздействий. Прогноз на 200 лет содержания органического вещества в лесных почвах по EFIMOD/ROMUL [Chertov et al.,

2005] показал, что оно остается неизменным и даже несколько уменьшается в условиях сохранения современного уровня воздействия на леса; при уменьшении воздействия начинается процесс реабилитации почв. Анализ межгодовых колебаний содержания органического вещества в почве показал, что Yasso моделирует большие колебания из года в год, чем другие модели; однако реакция на величину опада для некоторых участков была меньше, чем в ROMUL или RothC.

Оценка прогноза запаса углерода в почве проводится авторами весьма оригинально: для каждого параметра на каждом участке усредняются прогнозы по всем четырем моделям и с этими средними величинами осуществляется сравнение. Фактически, авторы оценивают, какая из моделей оказывается «ближе» этой средней величине (?) Тогда, например, для уже не раз указанного здесь участка с сосной в условия умеренного увлажнения (участок в Финляндии) можно свести воедино все оценки (см. табл. 6.3).

Для данного конкретного участка «дальше» от средней оказались модели: 4C – 2 раза, ROMUL – 3, RothC – 2, Yasso – 5. Аналогичные результаты по всем участкам таковы: 4C – 5 раз, ROMUL – 17, RothC – 16, Yasso – 29. Это свидетельствует только о большей устойчивости прогнозов по модели 4C и меньшей – по Yasso.

Таблица 6.3

**Статистические оценки прогнозов по имитационным моделям для участка с сосной в условиях умеренного увлажнения (Финляндия)**

Особенности моделирования	Статистические оценки	Начальная величина общего запаса углерода в почве	Величина изменения общего запаса углерода в почве	Величина межгодовых изменений абсолютного запаса углерода в почве
Опад по модели 4C	Средняя	3,95	0,75	0,047
		3,65	0,05	0,032
	min	Yasso	Yasso	Yasso
		4,07	1,12	0,059
max	max	ROMUL	4C	4C
	Средняя	5,24	0,37	0,035
		4,06	0,19	0,023
min	RothC	Yasso	RothC	
	7,58	0,92	0.043	
max	max	Yasso	ROMUL	ROMUL

**Пример 6.2.1. Три модели растительных экосистем.** Ниже в обобщенной форме (без раскрытия конкретной формы зависимостей) приведены гипотезы, формализованные в имитационных моделях при описании динамики основного параметра близких по своей структуре экосистем – надземной фитомассы растений  $z(t)$ . Причем, все переменные даны «общим списком», что легко позволяет проследить, какие из них включены в ту или иную модель.

*Степная экосистема* – модель **И.А. Башалханова**<sup>1</sup> [1978].

$$\frac{dz}{dt} = y_1(t) - y_2(t) + y_3(t),$$

где  $y_1(t) = y_1(f_1, f_2, f_3, x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_7)$  – прирост органического вещества за счет фотосинтеза;  $f_1(t) = f_1(x_5)$  – проективное покрытие фитоценоза;  $f_2(t) = f_2(z)$  – высота травостоя;  $f_3(t) = f_3(f_2, z)$  – удельная листовая поверхность;  $y_2(t) = y_2(f_3, f_4, x_6)$  – часть органического вещества, расходуемого на функционирование компонентов фитоценоза;  $f_4(t) = f_4(x_2)$  – дыхание растений;  $y_3(t) = y_3(x_5, x_7)$  – поступление органического вещества из подземной части растений;  $x_1$  – концентрация  $\text{CO}_2$  в растительном покрове,  $x_2$  – температура воздуха ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $x_3$  – влажность почвы в слое 0-20 см,  $x_4$  – доступная ФАР (фотосинтетически активная радиация) на верхней границе растительного покрова ( $\text{кал}/\text{см}^2$ ),  $x_5$  – сумма температур, накопленных к моменту времени  $t$  ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $x_6$  – возраст растения, влияющий на его метаболизм,  $x_7$  – запас продуктов фотосинтеза в подземной части растений.

*Лугово-степная экосистема* – модель **Т.Г. Гильманова** [1978a].

$$\frac{dz}{dt} = y_4(t) - y_5(t) - y_6(t) - y_7(t),$$

где  $y_4(t) = y_4(f_5, f_6, f_7, f_8, f_9)$  – скорость истинной ассимиляции единицы площади растительного покрова;  $f_5(t) = f_5(x_8, x_9, x_{10}, x_{11}, x_{12}, x_{13}, x_{16})$  – фактор водообеспеченности травяной экосистемы;  $f_6(t) = f_6(x_2)$  – фактор температуры воздуха, задаваемый кривой Пирсона типа I относительно  $x_2$ ;  $f_7(t) = f_7(x_2)$  – фактор фенологического состояния фитоценоза;  $f_8(t) = f_8(z)$  – фактор конкуренции между растениями, зависящий от плотности растительности;  $f_9(t) = f_9(z, x_{12}, x_{15})$  – за-



**Гильманов  
Тагир  
Габдулнурович**  
(Tagir Gilmanov;  
г.р. 1947) –  
отечественный,  
американский  
эколог.

<sup>1</sup> **Башалханов Иннокентий Александрович** (г.р. ?) – отечественный географ, эколог.



зависимость фотосинтеза от доступной радиации;  $y_5(t) = y_5(y_1, x_2)$  – скорость дыхания надземной фитомассы;  $y_6(t) = y_6(z, f_5, f_6, f_7)$  – скорость отмирания зеленой фитомассы;  $y_7(t) = y_7(f_5, f_6, x_{13}, x_{14})$  – скорость ассимиляции корней;  $x_8$  – интенсивность суммарной солнечной радиации (ккал/см<sup>2</sup>/сут),  $x_9$  – интенсивность атмосферных осадков (мм/сут),  $x_{10}$  – относительная влажность воздуха (%),  $x_{11}$  – скорость ветра (м/сек),  $x_{12}$  – среднесуточная облачность (в долях ед.),  $x_{13}$  – объемная влажность почвы (см<sup>3</sup>H<sub>2</sub>O/см<sup>3</sup> почвы),  $x_{14}$  – температура почвы (°C),  $x_{15}$  – интенсивность ФАР (кал/см<sup>2</sup>/сут),  $x_{16}$  – функция плотности распределения живой подземной фитомассы по глубине почвы (Г<sub>сух.в-ва</sub>/М<sup>2</sup>/см).

*Низкотравная прерия* (блок динамики зеленой фитомассы модели ELM [Sauer, 1978]).

$$z(t) = y_1(t) - y_8(t) - y_9(t) - y_{10}(t) - y_{11}(t),$$

где  $y_1(t) = y_1(z, f_7, x_2, x_4, x_{17}, x_{18}, x_{19}, x_{20})$ ;  $f_7(t) = f_7(x_2, x_4, x_{17})$ ;  $y_8(t) = y_8(z, x_2)$  – потери органического вещества на дыхание;  $y_9(t) = y_9(z, y_1, x_{21})$  – фактор влияния выпаса;  $y_{10}(t) = y_{10}(z, y_9, f_7, x_{17}, x_{18}, x_{19}, x_{22})$  – отток органического вещества в подземную часть растений;  $y_{11}(t) = y_{11}(z, f_7, x_{17})$  – смертность (подземной и надземной части растений) и опад;  $x_{17}$  – водный потенциал почвы,  $x_{18}$  – воздействие на растение азота,  $x_{19}$  – воздействие на растение фосфора,  $x_{20}$  – световое насыщение фотосинтеза (люкс),  $x_{21}$  – скорость поедания растенных животными,  $x_{22}$  – плотность корней (г/м<sup>2</sup>).

Анализ этих гипотез позволяет сделать ряд выводов. Прежде всего отмечу, что хотя моделируемые объекты и близки друг к другу по своей структуре, описание одного и того же параметра сильно различается у разных авторов. Правда, часть переменных и факторов окружающей среды, доступных измерению и моделируемых (температура воздуха [ $x_2$ ], доступная ФАР [ $x_4$ ], фактор фенологического состояния фитоценоза [ $f_7$ ]) фигурируют в разных моделях. При этом, например, в модели Гильманова  $f_7(t) = f_7(x_2)$ , а в модели ELM –  $f_7(t) = f_7(x_2, x_4, x_{17})$  – процесс более детализирован, так как учитывается не только характеристика температуры воздуха, но и параметры радиационного баланса и влажности почвы. Привлечение других параметров, как и предположения о большей или меньшей значимости тех или иных воздействий при общей правдоподобности этих гипотез, большей частью связано с субъективными представлениями авторов моделей о характере протекания моделируемого явления (в модели Башалханова подчеркивается важность поступления органического вещества из подземной части растений в период экстремальных условий среды, а в моделях Гильманова и ELM, напротив, – постоянный отток органического вещества в подземную часть растений).

Даже беглый взгляд на изложенные выше гипотезы (предельно концептивное описание лишь одного уравнения для каждой модели) позволяет судить о сложности всей имитационной модели в целом. Все это вновь подтверждает тезис о том, что *имитационная модель не осуществляет объяснительной функции теории моделируемого класса систем*.

Что касается точности прогноза по трем моделям, то она достаточно высока и примерно одинакова во всех случаях. Правда, ряд прогнозируемых параметров ELM, как отмечают и сами авторы модели [Sauer, 1978; Woodmansee, 1978], оказываются либо завышенными (значение фитомассы летних трав – *Bouteloua gracilis* и др.), либо заниженными (значение фитомассы трав холодного сезона – *Agropyron smithii* и др., ночное дыхание растений). В модели Гильманова средняя относительная ошибка прогноза за 1971 г. динамики запасов органического вещества в подстилке составляет 6,5%, запасов зеленой фитомассы – 12,9%, ветоши – 42,2%. Последнее значение явно указывает (как отмечает и сам автор модели) на недостаточно точное отражение в модели процессов накопления и разложения ветоши. Анализируя динамику запасов ветоши, Гильманов делает вывод о необходимости увеличения скорости минерализации ветоши, так как эта кривая в течение всего сезона проходит выше эмпирических данных (сравни с выводами примера 4.3.3).

Таким образом, имитационная модель может выступать в интересном качестве – она способна формировать интуицию исследователя. **Р. Шеннон** [1978] и **Р. Вудменси** [Woodmansee, 1978], в частности, указывают на полезность имитационной модели как средства организации разнообразной информации, меж- и внутридисциплинарного обмена этой информацией, изучения малознакомых механизмов функционирования экосистем и проверки разного рода гипотез. Все эти положительные стороны имитационной модели способствуют развитию интуиции и разработчика модели, и её пользователя, который в конечном итоге и принимает решение о возможности использования того или иного воздействия на экосистему на основе модельных прогнозов.



**Шеннон  
Роберт**  
(Robert E. Shannon;  
г.р. 1933) –  
американский  
математик.

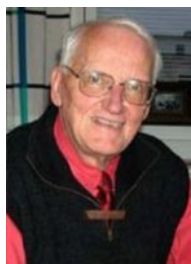
**Вудменси  
Роберт**  
(Robert [Bob] G.  
Woodmansee;  
г.р. 1941) –  
американский  
эколог.



Еще одно интересное свойство имитационных моделей названо «гибкостью» модели по отношению к новым ситуациям (т. е. условиям функцио-

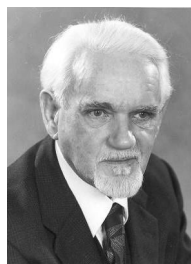
нирования экосистемы [Брусиловский, Розенберг, 1979б, 1981в)]. Под «гибкостью» понимается свойство модели некоторой системы сохранять адекватность описания функционирования этой системы в новых условиях (после соответствующей доработки модели). Гибкость имитационной модели достигается, прежде всего, *блочным принципом* её построения, использованием проблемно-ориентированных алгоритмических языков, смысловой нагрузкой большинства коэффициентов модели. Таким образом, любая из имитационных моделей позволяет проведение разного рода «доработок» – создание новых блоков (например, для модели Гильманова – учет почвенных животных и микроорганизмов, птиц и пр.), различные перекомбинации блоков и т. д.

**Сравнение моделей эвтрофикации озер.** В своей монографии **С. Йоргенсен** [1985, с. 87] приводит результат сравнения нескольких моделей эвтрофикации озер по шести параметрам (см. **табл. 6.4**). Можно предположить, что модели расположены по степени их «усложнения»: от сравнительно простой и широко используемой модели **Р. Волленвейдера** [Vollenweider, 1968, 1975] до моделей самого автора и его коллег [Jørgensen, 1976, 1983; Nyholm, 1978]. Эта таблица достаточно наглядна и не требует комментариев.



**Йоргенсен  
Свен**  
(Sven Erik  
Jørgensen;  
г.р. 1934) –  
датский  
химик,  
эколог.

**Волленвейдер  
Ричард**  
(Richard Albert  
Vollenweider;  
1922-2007) –  
швейцарский,  
канадский  
лимнолог.



**87 моделей параметров пресноводных (заболоченных и мелководных) экосистем.** В середине 80-х годов **Р. Костанца** с коллегами [Costanza et al., 1983; Costanza, Sklar, 1985] выполнил сравнение 59 имитационных и квазиимитационных моделей (48 моделей были построены специалистами США, остальные – Венгрии, ГДР, Дании, Канады, Нидерландов, Чехословакии, Уганды, Финляндии и СССР [Bazilevich, Tishkov, 1982; Svirezhev, Voinov, 1982]). Основные усилия исследователей были сосредото-



**Роберт  
Костанца**  
(Robert  
Costanza;  
г.р. 1950) –  
американский  
экономист,  
эколог.

ны на изучении неглубоких водоемов (до 3 м) – 30 смоделированных параметров (principal modeling unit; качество воды, биомасса, содержание фосфора и пр.) в 19 моделях, зарастающих болотах (18 параметров в 15 моделях) и болотах на ранних стадиях сукцессии (14 параметров в 9 моделях). Остальные модели описывали единичные объекты в тундре, трясины и мозаичные комбинации этих типов.

Таблица 6.4

## Характеристика некоторых моделей эвтрофикации

Автор модели	Число переменных состояния, описывающих каждый слой или сегмент	Рассматриваемый биогенный элемент	Число сегментов	Размерность (D) или число слоев (L)	Модель откалибрована (С) и (или) подтверждена (V)	Число реализаций
Vollenweider*	1	P(N)	1	1L	C + V	Много
Imboden	2	P	1	2L, 1D	C + V	3
O'Melia	2	P	1	1D	C	1
Larsen	3	P	1	1L	C	1
Lorenzen	2	P	1	1L	C + V	1
Thomann (1)	8	P, N, C	1	3L	C + V	1
Thomann (2)	10	P, N, C	1	7L	C	1
Thomann (3)	15	P, N, C	67	7L	-	1
Chen & Orlob	15	P, N, C	Несколько	7L	C	Минимум 2
Patten	33	P, N, C	1	1L	C	1
Di Toro	7	P, N	7	1L	C + V	1
Biermann	14	P, N, Si	1	1L	C	1
Canale	25	P, N, Si	1	2L	C	1
Jørgensen	17	P, N, C	1	1-2L	C + V	3
Nyholm	7	P, N	1-3	1-2L	C + V	13
Cleaner	40	P, N, C, Si	Несколько	Несколько	C	Много

Примечание. \* – публикации авторов моделей см. [Йоргенсен, 1985].

Авторами [Costanza, Sklar, 1985] были предложены новые индексы для сравнения моделей и результатов моделирования – показатели артикуляции (*articulation indices*), дескриптивной [описательной] точности и эффективности [результативности].

Артикуляция в фонетике – это отделимость звуков, четкость их звучания. В этом контексте артикуляция при сравнении моделей – это степень упрощения (дискретизации) континуума природы при моделировании в трех основных направлениях: по элементам экосистемы, пространству и времени. Для сравнения «степени артикуляции моделей» были построены индексы в каждом из главных направлений. При этом была выбрана форма «убывающей доходности», чтобы отразить тот факт, «что начальное усилие по артикуляции является более производительным, чем более позднее усилие, и что бесконечное усилие асимптотически приближается к максимальной артикуляции» [Costanza, Sklar, 1985, p. 49]. Следует отметить еще один важный момент: индекс артикуляции вычислялся и для модели, и для данных во всех случаях-направлениях, т. к. можно построить достаточно «членораздельную модель» с очень невнятными (или даже несуществующими) данными. **Индекс артикуляции** ( $A_i$ ) имеет следующий вид:

$$A_i = \frac{(N_i - 1)}{k_i + (N_i - 1)} * 100 ,$$

где  $N_i$  – число дискретных блоков в каждом из основных направлений  $i$ ;  $k_i$  – коэффициент масштабирования для направления  $i$  (коэффициенты масштабирования задаются субъективно для отражения относительной сложности увеличения чила блоков в каждом из направлений; были предложены следующие значения:  $k_1 = 50$ ,  $k_2 = 1000$  и  $k_3 = 5000$  [1 – число элементов экосистемы в модели, 2 – дискретизация по времени и 3 – по пространству]).

**Индекс дескриптивной точности** вычисляется (при наличии, естественно, информации) стандартно с использованием того или иного критерия праксеологичности модели (см. выше раздел 1 в этой же главе). При этом при интерпретации результатов не следует забывать, что ни один из этих критериев не является «абсолютным» и не дает «совершенно точные» оценки.

Наконец, лучшей следует признать ту модель, которая и объясняет больше по сравнению с другими, и более точна. «Например, однокомпонентная модель может иметь высокую описательную точность для этого одного компонента, но ничего не говорить о всей системе. Точно так же чрезвычайно четко сформулированная модель, которая не соответствует реальным данным наблюдений, объясняет немного» [Costanza, Sklar, 1985, p. 50]. Для этой оценки используется **индекс эффективности** (index of effectiveness or explanatory power), который представляет собой среднюю величину произведения средней точности на индекс артикуляции по каждому направлению. «Самая эффективная модель, в соответствии с этой схемой, – та, которая уравнивает затраты добавленной артикуляции с выгодой увеличенной точности, чтобы сделать лучше работу по описанию системы» [Costanza, Sklar, 1985, p. 51].

Костанца с коллегами в рамках предложенной схемы провел полное сравнение только 26 из 87 моделей параметров экосистем, т. к. только они позволяли определить все предложенные показатели. Основным вывод, который был сделан, состоит в том, что «наиболее эффективными оказались те модели, для которых был достигнут баланс между артикуляцией и точностью» [Costanza, Sklar, 1985, p. 60].

В целом, желание «одним числом» оценить качество той или иной модели, как я уже отмечал, присуще большинству специалистов-экологов, хотя такой подход противоречит основным принципам системологии. Да, наверное, можно спекулировать о сходстве ограничивающей кривой на графике «точность – артикуляция (подробность моделирования)» с термодинамической эффективностью и скоростью процессов преобразования энергии [Costanza, Sklar, 1985, p. 62]. Более того, если индекс эффективности является произведением точности на артикуляцию, то не надо проводить сравнение моделей, чтобы показать, что такой коэффициент будет иметь максимум. Просто такого рода рассуждения, как мне представляется, мало что дают для построения теоретической экологии. Принятие *принципа множественности моделей сложных систем* (глава 1, раздел 5) и разделение *собственно адекватности и праксеологичности* моделей (глава 6, раздел 1), опять же с моей точки зрения, продвигает нас в этом направлении куда более активно.

### 3. Сравнение имитационных и самоорганизующихся моделей

Характеризуя ошибки, наиболее часто встречаемые при использовании математических методов в экологии, **А.А. Любищев** [1969а,б], **И.Я. Лиєпа** [1978, с. 6-8], **В.П. Леонов** [2007] и ряд других исследователей выделяют несколько наиболее типичных групп ошибок:



**Любищев Александр Александрович**  
(1890-1972) – отечественный энтомолог, эволюционист, философ, ученый-энциклопедист.



**Лиєпа Имант Яковлевич**  
(Imants Liepa; г.р. 1937) – отечественный, латвийский эколог.



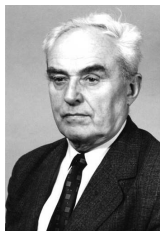
**Леонов Василий Петрович**  
(г.р. 1945) – отечественный математик, статистик.

- ошибки, связанные с недостаточной теоретической обоснованностью, целенаправленностью и экономичностью работы;
- ошибки, связанные с игнорированием систематических ошибок;
- ошибки, вызванные неоправданным подбором изучаемых факторов воздействия на объект исследования;
- ошибки, вызванные небрежным отношением к выбору формы связи между изучаемой характеристикой системы и факторами воздействия;
- ошибки, связанные с «избытком энтузиазма».

Две из этих групп (ошибки, вызванные «неоправданным подбором исследуемых факторов воздействия на объект изучения» и «небрежным отношением к выбору формы связи между изучаемой характеристикой системы и факторами воздействия») имеют непосредственное отношение к детерминистским подходам к моделированию (построение классических регрессионных уравнений и «навязывание» интуиции исследователя поведению системы при имитационном моделировании).

При построении самоорганизующихся моделей (например, по алгоритмам МГУА) можно преодолеть вторую группу ошибок, связанную с выбором формы зависимости между переменными регрессии, так как сама методика позволяет построить регрессионную модель оптимальной сложности без привлечения интуиции исследователя. Кроме того, результаты самоорганизующегося моделирования формально указывают и на наличие ошибок, связанных с недостатком ведущих факторов в исходном списке или большой «зашумленностью» исходной информации (в частности, об этом свидетельствует «плохой» прогноз экзаменационной последовательности по модели оптимальной сложности [Ивахненко и др., 1976]).

Кроме преодоления субъективных моментов моделирования (при самоорганизации по МГУА они сводятся к заданию пространства переменных и критерия селекции, формализующего цели моделирования), положительной чертой самоорганизующегося моделирования следует признать достаточность для построения удовлетворительной модели сравнительно небольшого объема экспериментальной информации (причем, по легко доступным переменным) и высокую общность алгоритмов построения модели (как эволюционных, так и МГУА; в частности, при моделировании трех различных экосистем в примерах раздела 3 главы 4, использовалась одна и та же программа для ЭВМ, реализующая алгоритм МГУА с квадратичным полиномом в качестве опорной функции). **А.Г. Ивахненко**



**Ивахненко  
Алексей  
Григорьевич**  
(1913-2007) –  
отечественный,  
украинский  
кибернетик.

ко с соавторами [1976] разработано большое число вычислительных программ для решения методами самоорганизации весьма широкого круга задач.

Однако не следует думать, что самоорганизующееся моделирование является «панацеей от всех бед» – как и любой другой вид математического моделирования этот подход имеет свою область применения, в которой он наиболее эффективен. Самоорганизующееся моделирование является примером апостериорного моделирования [Беляев, 1978], т. е. моделирования, преимущественно основанного на эмпирической информации о сложной системе. Как уже я отмечал в главе 4, модели, построенные на принципах самоорганизации не в состоянии дать удовлетворительный прогноз случайного или псевдослучайного (носящего «турбулентный» характер) поведения параметров сложной системы. В этом случае критерии селекции (например, в алгоритмах МГУА) не будут иметь четко выраженного «острого» экстремума, что не позволит выбрать единственную модель оптимальной сложности. Еще одним недостатком самоорганизующегося моделирования является необходимость использования в вычислительных процедурах алгоритмов полного (или «усеченного») перебора или случайного поиска: оба эти метода связаны с большими временными затратами, а зачастую – просто неосуществимы.

Сравнение имитационных и самоорганизующихся моделей целесообразно проводить лишь в полосе перекрытия их областей применения [Беляев, 1978] – при апостериорном моделировании при наличии достаточной как априорной, так и апостериорной информации. Все дальнейшие рассуждения я буду вести только для подобной ситуации, т. е. когда для решения поставленной задачи возможно построение как имитационной, так и самоорганизующейся модели. Сравнение этих подходов к моделированию проведем по ряду эмпирических качественных критериев [Брусиловский, Розенберг, 1979б, 1981в; Страшкраба, Гнау, 1989, с. 69], которые сведены в **табл. 6.4** (некоторые из критериев этой таблицы очевидны и уже обсуждались выше); рассмотрим их лишь в конспективной форме.

Таблица 6.4

**Некоторые качественные параметры имитационных и самоорганизующихся моделей экосистем**

Параметры моделей	Оценка параметров моделей	
	имитационные	самоорганизующиеся
1	2	3
Точность прогноза	Высокая (при условии адекватности описания моделью исходной системы)	Высокая (при условии наличия в списке переменных всех существенных факторов)



1	2	3
Гибкость модели по отношению к новым ситуациям	Высокая (благодаря блочному принципу построения модели)	Высокая
Качество формирования интуиции исследователя	Высокое (при условии адекватности описания моделью исходной системы)	Низкое (однако, имеется возможность «наведения» интуиции исследователя)
Разнообразие «репертуара» модели (критериальная функция)	Высокое	Высокое
Возможность описания поведения системы	Высокая (диаграммы причинно-следственных связей)	Отсутствует
Возможность объяснения поведения системы	Низкая	Отсутствует
Осуществимость моделирования	Низкая	Высокая (общность алгоритмов)
Стоимость разработки модели	Очень высокая	Низкая
Объем эмпирической информации, необходимый для построения модели	Достаточно большой	Небольшой

**Точность прогноза.** Прогноз, полученный с помощью самоорганизующейся модели, может оказаться неудовлетворительным в силу следующих причин [Ивахненко, 1975]:

- мал объем выборки данных наблюдений;
- эти данные сильно «зашумлены»;
- в списке переменных отсутствуют некоторые существенные факторы;
- недостаточно свобода выбора для самоорганизации.

При прогнозировании с помощью имитационной модели к этим причинам добавляется еще и

- неадекватность отображения в модели структуры и механизма функционирования системы.

Таким образом, при прочих равных условиях можно ожидать, что в большинстве случаев долгосрочный прогноз, полученный с помощью имитационной модели, не будет точнее прогноза, построенного по самоорганизующейся модели.

**Гибкость моделей по отношению к новым ситуациям (условиям функционирования системы).** Свойство «гибкости модели» поясню сначала

на примере. Предположим, что некоторая травяная экосистема испытывает воздействие выпаса крупного рогатого скота и имеется достаточно «хорошая» модель этой экосистемы. Пусть в некоторый момент времени в той же экосистеме начат выпас других животных (например, овец). Требуется на основании новых экспериментальных данных доработать модель так, чтобы она также «хорошо» описывала динамику экосистемы в новой ситуации – в условиях «комбинированного» выпаса. Свойство модели некоторой системы сохранять адекватность описания функционирования этой системы в новых условиях после соответствующей доработки модели назовем *гибкостью модели*.

Получение новой информации о функционировании системы может потребовать пересмотра структуры имитационной модели, для которой гибкость означает возможность дополнить её новым блоком и (или) новыми связями внутри и между блоками так, чтобы полученная модель была адекватна новой ситуации. *Гибкость имитационной модели* достигается модульным (блочным) принципом её построения, использованием проблемно-ориентированных языков, смысловой нагрузкой большинства коэффициентов (т. е. развитостью имитационной системы). При доработке имитационной модели наблюдаемой системы может возникнуть такая ситуация: для адекватности описания функционирования этой системы в новых условиях потребуется отразить новое явление (процесс, подсистему), но отсутствие достаточной априорной информации делает разработку нового блока методами имитации невозможной. Тогда на помощь могут прийти методы самоорганизации: по данным наблюдений можно синтезировать самоорганизующуюся модель этого явления (процесса, подсистемы) и использовать её в качестве нового блока имитационной модели.

Самоорганизующаяся модель будет гибкой, если после дополнения списка переменных системы новыми факторами критерий селекции по-прежнему будет достигать глубокого минимума. *Гибкость самоорганизующихся моделей* достигается высокой общностью алгоритмов методов самоорганизации.

Отдать предпочтение той или иной модели (имитационной или самоорганизующейся) по этому критерию очень трудно, так как практически нет примеров, которые позволили бы сравнить гибкость этих моделей.

***Качество формирования интуиции.*** Одна из наиболее распространенных причин, по которой приходится строить модель системы, – это выбор рациональных воздействий. Например, в силу уникальности экологических объектов и значимости многих антропогенных факторов, влияющих на них, задача управления развитием экосистемы приобретает первостепенное значение. Если модель экосистемы достаточно адекватна самой системе, то, выбирая определенные воздействия, с помощью модели на ЭВМ получают оценки

последствий применения к экосистеме этих воздействий. Это позволяет формировать интуицию у пользователя модели. Однако процесс формирования интуиции будет различным при использовании в качестве «репетитора» имитационной и самоорганизующейся модели.

В силу того, что в самоорганизующейся модели структура и механизм функционирования системы практически не отражаются, а точность прогноза достаточно высока, такая модель будет аналогична знающему, но не умеющему объяснять репетитору. Имитационная модель будет аналогична репетитору, умеющему хорошо объяснять. Если структура и механизм функционирования системы отображены в модели изоморфно, то имитационная модель будет играть роль и знающего, и хорошо объясняющего репетитора. В такой ситуации качество формирования интуиции будет значительно лучше, чем, если бы она формировалась с помощью самоорганизующейся модели.

Однако самоорганизующаяся модель может выполнять функцию «наведения» интуиции исследователя: если в самоорганизующуюся модель вошли некоторые переменные, которые не учитываются в имитационной модели (т. е. разработчик имитационной модели посчитал их несущественными), то это должно заставить исследователя-модельера пересмотреть исходные гипотезы, провести дополнительные теоретические и экспериментальные исследования и учесть новые факторы в имитационной модели.

**Разнообразие «репертуара» модели.** Под *репертуаром модели* я понимаю совокупность различных «сценариев», которые можно проигрывать на ЭВМ с помощью этой модели; разнообразие репертуара модели свидетельствует о диапазоне вопросов, которые можно ей «задавать».

Имитационные модели сложных систем строятся путем отображения в них представлений исследователя о структуре и механизмах функционирования этих систем. Большая часть коэффициентов имитационной модели имеет физический (биологический, экологический, экономический и пр.) смысл. Поэтому с помощью имитационной модели можно проверять гипотезы о механизме функционирования исследуемой системы, о её поведении в различных (в том числе и экстремальных) ситуациях и т. д. Самоорганизующиеся модели синтезируются, как правило, без каких-либо предположений относительно структуры и механизма функционирования изучаемой системы; большая часть коэффициентов самоорганизующейся модели не имеет никакого физико-биологического смысла.

Это позволяет сделать вывод о том, что разнообразие репертуара имитационных моделей выше, чем самоорганизующихся.

**Осуществимость решения задачи моделирования.** Принцип осуществимости моделирования сложных систем уже обсуждался в главе 1, раз-

дел 5. Отмечу, что любая модель строится под конкретную задачу; поэтому важно, чтобы её решение было осуществимо.

Для успешного решения задачи методами имитационного моделирования (как уже отмечалось в главе 3) необходимо иметь развитую имитационную систему, разработка которой – чрезвычайно сложная и трудоемкая задача, требующая длительного труда большого числа высококвалифицированных специалистов различного профиля. Общность имитационных систем для объектов даже одного класса (например, в силу уникальности экосистем) оказывается очень низкой – практически для каждой новой экосистемы необходимо строить свою собственную имитационную модель (примерами могут служить, модель пустынной экосистемы ARID CROP [Keulen, 1976; Keulen et al., 1976, 1981; Wit, Keulen, 1987] и модель илакового белосаксаульника Репетекского песчано-пустынного заповедника в Туркменистане [Мамихин, 2003], модели озер Дальнего [Крогиус и др., 1969а,б, 1987; Меншуткин, 1971, 1993], Байкала [Зилов, 2006] и Нарочанских озер [Умнов, 1997], разные модели глобальных биосферных процессов [Forrester, 1971; Meadows et al., 1972; Форрестер, 1978; Крапивин и др., 1982; Моисеев и др., 1985; Медоуз и др., 2008]). Когда имитационная модель уже построена, возникает проблема идентификации её многочисленных коэффициентов; часто эта проблема сравнима по сложности с проблемой построения самой имитационной модели.

В самоорганизующихся моделях роль субъективных факторов сведена до минимума: функция выбора вида модели «передана» ЭВМ (тем самым исследователь не может «навязать» системе свои представления о характере взаимодействия её элементов). Машина синтезирует единственную модель оптимальной сложности по исходному массиву эмпирических данных. Необходимость в развитой системе внешнего математического обеспечения, являющейся одним из важнейших компонентов имитационной системы, отпадает. Главная роль при построении самоорганизующейся модели принадлежит системе внутреннего математического обеспечения. Благодаря высокой общности алгоритмов методов самоорганизации и уже достаточно развитой системы внутреннего математического обеспечения, для построения моделей методами самоорганизации не требуется большого числа специалистов. Природа исходных данных не играет роли – алгоритмы самоорганизации одинаково применимы и для сезонного прогноза урожайности травяных экосистем по метеорологическим данным (примеры 4.3.1 и 4.3.3), и для анализа связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями малых рек Среднего Поволжья (пример 4.3.2), и при прогнозировании разногодичной изменчивости фитомассы пустынных экосистем (пример 4.5.1). Проблема идентификации коэффициентов вообще не возникает – при синтезе самоор-

ганизирующей модели одновременно осуществляется и определение её коэффициентов.

Таким образом, осуществимость решения задачи с помощью самоорганизующегося моделирования выше, чем с помощью имитационного. Это означает ( $p_0, t_0$ -осуществимость – решение задачи с заданной вероятностью  $p_0$  за время  $t_0$  [Флейшман, 1982]), что при ограниченном времени вероятность решения задачи с помощью алгоритмов самоорганизации больше вероятности решения задачи путем имитации структуры и поведения экосистемы.

**Описание и объяснение поведения системы.** И самоорганизующиеся, и имитационные модели (как уже отмечалось в главе 1, раздел 6), не осуществляют объяснительной функции теории моделируемого класса объектов. Поточковые диаграммы причинно следственных связей имитационных моделей позволяют выполнять лишь функцию описания экосистем.

**Стоимость разработки моделей.** Как отмечалось в главе 3, стоимость имитационных моделей очень высока (напомню только, бюджет программы по созданию ELM составлял \$16,3 млн. [Van Dyne, 1978; Гильманов, 1978б]). Учитывая особенности построения имитационных и самоорганизующихся моделей, можно констатировать, что стоимость последних значительно ниже стоимости разработки имитационных моделей.

**Объем эмпирической информации, необходимый для построения моделей.** Во всех тех случаях, когда для исследования некоторой наблюдаемой системы строится имитационная модель, может быть построен и ее самоорганизующийся аналог. Это связано, прежде всего, с тем, что для построения последнего достаточно той информации, которая идет на идентификацию и верификацию имитационной модели.

Подводя итог сравнению двух подходов к моделированию сложных систем, можно констатировать, что для прогнозирования поведения экосистем целесообразней применять самоорганизующиеся модели (особенно на ранних этапах изучения этих экосистем), что связано с их низкой стоимостью, высокой точностью и осуществимостью. Имитационные модели претендуют на некоторую «часть» объяснительной функции – точнее, с их помощью можно оценить степень непротиворечивости гипотез о структуре и механизмах функционирования системы, лежащих в основе их построения. Кроме того, имитационные модели имеют преимущество перед самоорганизующимися моделями по разнообразию репертуара и качеству формирования интуиции.

Два этих подхода к изучению структуры и функционирования сложных систем дополняют друг друга [Беляев, 1978; Беляев и др., 1979; Ивахненко, 1979; Брусиловский, Розенберг, 1979б, 1981в] и поэтому в той ситуации, когда по какой-либо причине принято решение о построении имитационной

модели функционирования наблюдаемой экосистемы, целесообразно параллельно строить и её самоорганизующуюся модель, которая будет дополнять имитационную. Кроме того, самоорганизующаяся модель может выступать в качестве блока имитационной модели (для подсистем, механизм функционирования которых не известен исследователю или недоступен для наблюдения).

**Пример 6.3.1. Сезонная динамика лугово-степной экосистемы.**

Имитационная [Гильманов, 1978а] и самоорганизующаяся модели сезонной динамики зеленой фитомассы лугово-степной экосистемы по результатам наблюдений на стационаре «Карачи» в Барабинской низменности лесостепной зоны Западной Сибири обсуждались в примере 4.3.3. Напомню, что имитационная модель представляет собой систему девяти дифференциальных уравнений, описывающих поведение моделируемых параметров, и 65 уравнений связи различных параметров, начальных условий и пр.; модель содержит более 100 коэффициентов. Прирост зеленой фитомассы, по представлениям Т.Г. Гильманова, складывается из валового прироста органического вещества и расходов на дыхание и ассимиляцию корней. Самоорганизующаяся модель (МГУА с критерием несмещенности) построена по 26 точкам (через 4 дня; данные «снимались» с графиков сезонной динамики 1971 г. в используемом автором масштабе [Гильманов, 1978а, с. 147]; экзаменационная последовательность – данные 1972 г.); все параметры в моделях самоорганизации использовались с учетом запаздывания на один шаг.

В табл. 6.5 приведены значения средней относительной ошибки прогноза (см. выше *критерии праксеологичности моделей*) при сравнении трех методов моделирования: классического регрессионного анализа, имитационного и самоорганизующегося моделирования. Анализ этой таблицы позволяет сделать следующие выводы.

Таблица 6.5

**Средняя относительная ошибка прогноза (%) сезонного хода накопления зеленой фитомассы лугово-степной экосистемы**

Параметр	Классический регрессионный анализ	Имитационная модель	Самоорганизующаяся модель
$Y_1$ – запас зеленой фитомассы (г/м <sup>2</sup> )	20,4	12,9	13,0
$Y_2$ – запас ветоши (г/м <sup>2</sup> )	58,3	42,2	10,3
$Y_3$ – запас органического вещества в подстилке (г/м <sup>2</sup> )	12,1	6,5	6,4

Нетрудно видеть, что хуже всего прогноз классическим регрессионным анализом и имитационной моделью сделан для изменения параметра  $Y_2$  – запаса ветоши ( $\text{г/м}^2$ ); самоорганизующаяся модель этого параметра оказалась вполне удовлетворительной. Если проанализировать «внешний вид» уравнений, описывающих  $Y_2$  имитационной

$$\frac{dY_2}{dt} = Y_1 f_2(x_2, x_7, Y_6, Y_7) + a_1 Y_2,$$

и самоорганизующейся моделью

$$\frac{dY_2}{dt} = F_2(x_2, x_3, x_4, x_7, Y_2, Y_6, Y_7),$$

то легко убедиться, что имеет место *ситуация 3* (в имитационной модели по сравнению с самоорганизующейся, одновременно отсутствует часть факторов  $[x_3, x_4]$  и присутствует фактор  $Y_1$ ); обозначения всех переменных в этих уравнениях см. пример 4.3.3. Что касается факторов увлажнения ( $x_3, x_4$ ), то их «участие» в имитационной модели, несомненно, пошло бы ей «на пользу»: их влияние на сезонную динамику запаса ветоши не вызывает возражений (особенно в осенний период, когда происходит их заметное увеличение). А вот вопрос о том, почему запас зеленой фитомассы ( $Y_1$ ), вполне логично учтенный Гильмановым в имитационной модели, не вошел в качестве «существенной» переменной в самоорганизующуюся модель, – требует специального изучения.

Этот пример, еще раз повторюсь, очень хорошо иллюстрирует способность самоорганизующегося моделирования выступать в качестве хорошего репетитора, формирующего интуицию исследователя.

#### 4. МГУА и нейросетевые модели

Модели на основе классических регрессионных уравнений, построенных по *методу «включений с исключениями» Эфроимсона* [Efroymson, 1960;

Дрейпер, Смит, 1973; Gotelli, Ellison, 2002], и самоорганизующиеся модели (МГУА на основе алгоритма многорядной селекции) сравнивались неоднократно (см., например, [Розенберг, Феклистов, 1982; Розенберг, 1989а; Шитиков и др., 2003, 2005]). Далее сравним эти и нейросетевые модели, построенные для одних и тех же объектов.

**Эфроимсон Майк**  
(Mike A. Efroymson; ?) – американский статистик.



**Пример 6.4.1. Анализ связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями.** Выборка, использовавшаяся в этом примере, аналогична выборке примера 4.3.2 (см. выше) и представляет собой 520 проб, которые были получены на станциях за период 1987-2001 гг. на 34 малых реках Самарской области (информация из базы данных, разработанной в ИЭВБ РАН **В.К. Шитиковым** и **Т.Д. Зинченко** [Шитиков, Зинченко, 1997; Шитиков и др., 2007]).



**Шитиков Владимир Кириллович** (г.р. 1946) – отечественный математик, гидробиолог, эколог.

**Зинченко Татьяна Дмитриевна** (г.р. 1947) – отечественный гидробиолог, эколог.



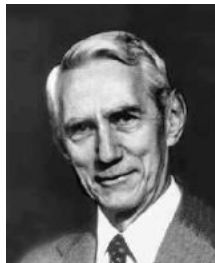
В этих примерах оценивалась взаимосвязь между некоторыми гидрохимическими параметрами качества воды (концентрациями ионов железа, аммонийного азота, минерального фосфора и БПК) и 7 основными гидробиологическими показателями обилия и индексами:  $X_U$  – биотический индекс **Вудивисса**,  $X_P$  – олигохетный индекс **Пареле**,  $X_H$  – информационный индекс **Шеннона**,  $X_{CI}$  – хирономидный индекс **Балушкиной**, число видов  $X_S$ , логарифмы суммарной численности  $X_N$  и биомассы  $X_B$  зообентоса в пробе.



**Вудивисс Фрэнк** (Frank S. Woodiwiss; ? ) – британский гидробиолог.



**Пареле Элга А.** (Elga Parele; г.р. 1938) – отечественный, латвийский гидробиолог.



**Шеннон Клод** (Claude Elwood Shannon; 1916-2001) – американский математик, кибернетик, инженер.



**Балушкина Евгения Владимировна** (г.р. 1946) – отечественный гидробиолог.



Напомню, что для построения моделей МГУА был использован многорядный алгоритм с линейными частными описаниями вида:

$$Y_k = a_0 + a_1 \cdot x_i + a_2 \cdot x_j .$$

Модели, синтезированные для каждого гидрохимического показателя, оказались достаточно лаконичными – количество рядов селекции не превысило 3; в результате селекции отбирались для включения в частные описания три основных индекса – Шеннона, Вудивисса и Пареле (остальные переменные попадали в модели эпизодически).

Для прогнозирования каждого из указанных гидрохимических показателей в ходе перебора многих вариантов была построена наилучшая нейросетевая модель со следующими параметрами:

- для ионов железа – трехслойный персептрон (MLP-сеть) с 5 элементами промежуточного слоя на основе 5 входных переменных, в состав которых не вошли индекс Шеннона  $X_H$  и число видов  $X_S$ ;
- для аммонийного азота – RBF-сеть на основе радиально-базисных функций с 6 входными переменными (исключен индекс Пареле  $X_P$ ) и 9 элементами промежуточного слоя;
- для минерального фосфора – RBF-сеть с 6 входными переменными (исключена биомасса  $X_B$ ) и 27 элементами промежуточного слоя;
- для БПК – MLP-сеть с 9 элементами промежуточного слоя на основе 6 входных переменных, в состав которых не вошел индекс Вудивисса.

Несмотря на известную теоретическую проблематичность корректного сравнения математических моделей, имеющих разную параметричность, количество степеней свободы и пр. [Брусиловский, Розенберг, 1981б,в; Розенберг, 1989а], я счел возможным предложить читателю некоторый анализ эффективности моделирования всеми протестированными методами. Как и в другой работе [Розенберг и др., 1994], сопоставление моделей-претендентов проведено по системе критериев, представленных в **табл. 6.6**.

В целом, определенные преимущества в «соревновании» методов прогнозирования оказались на стороне нейросетевых моделей. Однако даже в ходе перебора более четырехсот версий различных сложных нейросетей, не удалось найти модель для прогноза концентрации аммонийного азота, лучшую, чем простенькое уравнение регрессии (и лишь по одному критерию – модель МГУА). В некоторых случаях с позиций различных критериев эти оценки могут разойтись: например, для прогноза БПК, если принять во внимание коэффициент корреляции, лучшей оказалась модель НС, но меньшую среднюю ошибку имеет уравнение регрессии.

Таблица 6.6

Оценка эффективности различных моделей-претендентов прогнозирования гидрохимических показателей по совокупности критериев  
(сокращения: МШР – модель пошаговой регрессии,  
МГУА – модели самоорганизации, НС – нейросетевые модели)

Химический компонент	Тип модели	Среднеквадратическая ошибка	Средний модуль ошибки	Максимальный модуль ошибки	Критерий регулярности	Коэффициент корреляции	Критерий Дарбина-Уотсона
Железо	МШР	0,317	0,242	1,09	0,847	0,532	1,83
	МГУА	0,322	0,237	1,08	0,840	0,440	2,04
	НС	<b>0,293</b>	0,205	1,27	<b>0,781</b>	<b>0,628</b>	2,18
Аммонийный азот	МШР	<b>0,230</b>	0,169	1,04	0,908	<b>0,418</b>	1,37
	МГУА	0,237	0,177	1,09	<b>0,907</b>	0,364	1,15
	НС	0,233	0,171	1,11	0,920	0,395	1,22
Минеральный фосфор	МШР	0,0756	0,0575	0,269	0,950	0,312	0,98
	МГУА	0,0730	0,0567	0,241	0,932	0,372	1,07
	НС	<b>0,0665</b>	0,0485	0,234	<b>0,836</b>	<b>0,551</b>	1,33
БПК <sub>5</sub>	МШР	<b>1,70</b>	1,19	5,96	<b>0,837</b>	0,546	1,11
	МГУА	2,00	1,44	5,46	0,969	0,247	0,93
	НС	1,71	1,28	4,95	0,828	<b>0,561</b>	1,22

Примечание. Жирным шрифтом выделены «наилучшие» с точки зрения эффективности значения критериев.

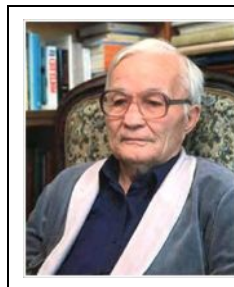
## 5. Некоторые рассуждения о математизации экологии

225 лет тому назад (в 1786 г.) **И. Кант** [1966, с. 38, 59] сформулировал то, что сегодня называется «парадоксом Канта»: «я утверждаю, что в любом частном учении о природе можно найти науки в собственном смысле лишь столько, сколько имеется в ней математики... Чтобы познать возможность определенных вещей, стало быть познать их *a priori*, требуется еще, чтобы было дано соответствующее понятие априорное созерцание, т. е. чтобы понятие было конструировано. Но познание разумом, основанное на конструировании понятий, есть познание математическое»



**Кант Иммануил [Эммануил]**  
(Immanuel Kant; 1724-1804) – немецкий философ; почетный академик Императорской академии наук и художеств в Санкт-Петербурге.

**В.В. Налимов** [1986, с. 105], рассматривая «парадокс Канта» 25 лет тому назад, пришел к выводу: «В биологии математики много, но нет там такой математики, которая создала бы собственно теоретическое знание о Мире живого. Математика не внесла в науку о живом нового конструктивного начала». При этом он выделяет три направления в математизации знаний:



**Налимов  
Василий  
Васильевич**  
(1910-1997) –  
отечественный  
математик,  
философ.

- эмпирико-математическое направление (то, что в данной книге называется эмпирико-статистическим моделированием и, отчасти, самоорганизующимся; «математика здесь выступает, скорее всего, просто как некий новый язык, позволяющий компактно и вразумительно представить экспериментальные данные» [Налимов, 1986, с. 105]);
- параматематическое моделирование (на «моем» языке – имитационное; «такого рода построения иногда могут носить и изящный характер, хотя, как правило, они не имеют глубокого собственно математического значения» [Налимов, 1986, с. 107]);
- метафоро-математическое или даже мифо-математическое направление (аналитическое моделирование; «в этом случае исследователь не придумывает новых математических построений, а берет уже существующую математическую структуру и дает ей новую – неожиданную экспликацию в системе тех или иных представлений эмпирического Мира, вводя для этого лишь одну или несколько аксиом связующего характера. Математическая структура начинает выступать в роли мифа, которому исследователь дает новое раскрытие так же, как когда-то это делал мыслитель древности с мифами своего времени. Так предметная область обогащается идущими от математики новыми идеями, порождающими новое видение Мира» [Налимов, 1986, с. 108]).

Хорошими примерами реализации последнего направления, как мне представляется, могут служить приложение теории фракталов к описанию видовой структуры сообществ (см. выше главу 5, раздел 3) и теории потенциальной эффективности сложных систем (см. далее главу 10, раздел 2). Опять скажу очень осторожно, что за последние 25 лет с использованием именно этих подходов, как мне кажется, наметился некоторый прогресс в теоретической экологии. При этом следует подчеркнуть, что одно из направлений обсуждалось и Налимовым («попытка описать биологическую изменчивость через геометродинамику вероятностного пространства» [Налимов, 1986, с. 110]) – теория фракталов.

Моделирование – это интеллектуальный экзерсис (франц. *exercice*, от *exercer* – упражнять, развивать путем упражнений), реализация которого помогает достичь одну или несколько из перечисленных ниже целей [Kettenring et al., 2006, p. 63]:

- в процессе моделирования исследователь приходит к иному пониманию проблемы;
- он более глубоко задумывается о наблюдаемых процессах и механизмах их взаимодействия;
- происходит индуцирование им новых гипотез;
- он способен лучше объяснить (или осуществить выбор между альтернативными объяснениями) полученную экспериментально информацию<sup>2</sup>;
- модель может оказаться полезной для выбора тех или иных воздействий на реальную экосистему;
- наконец, модель (правда, не очень часто) позволяет сделать достаточно осторожные прогнозы по характеру изменения структуры и динамики экосистем.

Таким образом, процесс создания может быть не менее эффективным, чем реализация и анализ самой модели (полное подтверждение знаменитого анекдота об ученом, для которого важнее всего – поиск). «Процесс столь же важен, как и продукт. Любой интеллектуально более короткий путь, такой как использование чьей-либо модели, без прохождения всего пути её проектирования и создания, не только чреват скрытыми ловушками, но и предполагает потерянные возможности для исследователя проникнуть в суть сложной системы, которую он моделирует (*повысить свой интеллект. – Г.Р.*)» [Kettenring et al., 2006, p. 63]. Возвращаясь к проблеме «тиражирования» моделей, которая была поднята в самом начале этой главы, казалось бы, можно легко стать на позицию, согласно которой исследователь должен быть оригинален и не использовать «чужие» модели. Однако, сравнение моделей, которое было продемонстрировано выше, дает серьезные основания и для иной точки зрения. Некоторая специализация и унификация в науке – полезны; использование уже накопленного опыта своих коллег позволяет сократить усилия по моделированию и время моделирования, избежать ряда ошибок, больше времени уделять собственно экологическим исследованиям и пр. Но за все в жизни надо платить и в этой ситуации эколог-модельер должен «инвестировать» свое время в понимание модели. Эффективность этого процесса – полностью в руках (точнее, в голове) естествоиспытателя.

<sup>2</sup> «...физика непонятное объясняет понятным образом через еще более непонятное. Все остальные области знаний поступают иначе – они пытаются объяснить непонятное через понятное, т. е. через те фундаментальные представления о мироустройстве, которые возникли у человека в процессе антропогенеза...» [Nalimov, 1982; Налимов, 1986, с. 109].

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Введение</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. Системно-методологические проблемы современной экологии</b>	<b>8</b>
1. Что такое «система»	11
2. Что такое «сложная система»?	13
3. Основной объект экологии	19
4. Простые и сложные свойства экосистем	23
5. Основные принципы системологии	28
6. Объяснение и прогнозирование в экологии	36
7. О редукционизме и холистизме в экологии	40
8. О «моделях» и «моделировании»	44
<b>Глава 2. Эмпирико-статистическое моделирование</b>	<b>55</b>
1. Мой вклад в дискуссию о «мнимых повторностях»	60
2. Обзор методов планирования эксперимента	67
Метод функций отклика	71
Планирование объема выборки	73
3. «Все мы вышли из грейг-смитовской "Количественной экологии растений"...»	75
Статистика (числовых) случайных величин	76
Определение средних, дисперсий, ошибок и пр.	76
Размещение видов в пределах сообществ	77
Флуктуирующая асимметрия	77
Флуктуирующая асимметрия признаков разноцветной ящурки <i>Eremias arguta</i>	87
Многомерный статистический анализ	91
Сопряженность между видами	91
Кoeffициенты сходства	92
Биоиндикация	93
Прямой градиентный анализ как основа количественных биоиндикационных исследований	96
Влияние фактора засоления на распределение видов	102
Распознавание образов как метод биоиндикации	104
Пример 2.3.1. <i>Распознавание условий среды по растительности</i>	105
Ординация (методы анализа растительных континуумов).	107
Композиционная ординация по фактору увлажнения	108
Пример 2.3.2. <i>Ординация малых рек Самарской области</i>	108
Автоматическая классификация (выделение однородных групп).	110
Пример 2.3.3. <i>Классификация створов реки Сок (Самарская область)</i>	113

Оценка биоразнообразия	117
Статистика временных рядов и случайных процессов	125
Метод проверки случайности колебаний временных рядов	127
Пример 2.3.4. <i>Случайность колебаний прироста сосны горной (Pinus tugo).</i>	131
Некоторые проблемы дендрохронологии	132
Методы выделения тренда временных рядов	134
Пример 2.3.5. <i>Анализ хроноклинов высоты растений луговых сообществ поймы Средней Лены</i>	138
Интерполяция временных рядов сплайнами	142
Пример 2.3.6. <i>Описание динамики некоторых параметров экосистемы Куйбышевского водохранилища</i>	143
Статистика объектов нечисловой природы	148
Метод бутстрепа	150
Интервальная статистика	150
Нечеткие множества	152
Проблема определения средних величин	153
Проверка гипотез	153
Дискриминантный, кластерный, регрессионный анализы, метод многомерного шкалирования.	154
Детерминационный анализ	156
Программное обеспечение статистической обработки экологической информации	158
4. Некоторые выводы	161
<b>Глава 3. Имитационное моделирование</b>	<b>164</b>
1. Некоторые проблемы экологического прогнозирования	166
2. О содержании метода имитационного моделирования	175
Формулирование целей	182
Качественный анализ	183
Синтез модели	188
Верификация модели	196
Исследование модели	197
Экспериментирование с моделью	199
3. Примеры некоторых имитационных и квазиимитационных моделей экосистем	201
Имитационная модель VS (Ваганова – Шашкина)	201
Модель ABISKO	202
Модель ARID CROP	205
Модель ELM	206
Модель пустынной экосистемы	212
Модель агроэкосистемы	214
Глобальные модели динамики биосферы	216
Модели печорских сиговых рыб	226

Модель оз. Дальнего	228
Модели оз. Байкал	232
Модель Нарочанских озер	239
Модели биоинвазий	243
Модель эвтрофикации датских озер	245
Модель озерной экосистемы	247
Модель трансформации азотосодержащих веществ Куйбышевского водохранилища	250
Модель эколого-экономической системы Азовского моря	255
4. Индивидуально-ориентированное моделирование	259
Модель ценопопуляции <i>Plantago major</i>	273
Программа CompMech.	274
Модель популяции пумы	274
Модель системы «хищник – жертва»	275
Flocking – модель образования стай (птиц, рыб и т. д.).	279
Динамика численности популяции леммингов	280
Модель пространственной динамики системы «потребитель – ресурс»	282
Система моделей EFIMOD для лесных экосистем	284
Модель лесной экосистемы SORTIE	288
5. Квазиимитационное моделирование	289
Детерминированная модель	291
Пример 3.5.1	292
Модель системы «мочевина–хлорелла–коловоротки» в двухступенчатом хемостате	295
Динамика популяций полевок <i>Clethrionomys rufocanus</i> и <i>Cl. rutilus</i> в Северном Приохотье	297
Стохастическая модель	298
Пример 3.5.2	298
Глобальная минимальная модель биосферы	299
Экспертные системы	300
ГИС-технологии земельно-ресурсного потенциала страны	304
6. Некоторые выводы	306
<b>Глава 4. Самоорганизующееся моделирование</b>	<b>313</b>
1. Некоторые аспекты теории самоорганизации	314
2. Эволюционное моделирование	321
3. Метод группового учета аргументов (многорядный алгоритм)	328
Результаты расчетов	336
Пример 4.3.1. Прогноз продуктивности аласных сенокосов Центральной Якутии	336
Пример 4.3.2. Анализ связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями	339
Пример 4.3.3. Сезонная динамика лугово-степной экосистемы	342

Моделирование параметров замедленной флюоресценции растений	344
4. Структурный подход, генетические алгоритмы и нейросетевое моделирование	345
Результаты расчетов	351
Пример 4.4.1. <i>Анализ связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями</i>	352
5. «Гибридизация» самоорганизующихся моделей и процедура «модельного штурма»	359
Результаты расчетов	362
Пример 4.5.1. <i>Модельный штурм при прогнозировании фитомассы сообществ полупустынь</i>	362
6. Некоторые выводы	365
<b>Глава 5. Аналитическое моделирование</b>	<b>368</b>
1. Некоторые механизмы разногодичной изменчивости популяций и сообществ	370
2. Феноменологические модели. Популяционный уровень	379
Модели роста популяций (непрерывные)	379
Модели роста популяций (дискретные)	387
Пример 5.2.1. <i>Модель динамики популяции овсеца Шелля</i>	395
Модель локальной популяции северного морского котика	399
Константы Фейгенбаума для логистического разностного уравнения	401
Модели роста популяций логистического типа	403
Пример 5.2.2. <i>Модель численности наземных животных</i>	405
Модели роста популяций (запаздывание аргументов)	407
Простейшая модель водной экосистемы	411
Модель периодичности процесса прироста леса	412
Динамика промысловых популяций лососевых видов рыб с возрастной структурой	412
Модель аутостабилизации факторов, контролирующих рост популяции	414
Модель самоочищения водных экосистем	415
Модели роста популяций (нелинейная динамика)	417
Пространственно-временная неоднородность в популяционных моделях	420
Модель стаеобразования с учетом популяционного таксиса	421
3. Феноменологические модели. Ценотический уровень	424
Модели системы «хищник–жертва»	424
Учет вида трофической функции	428
Модель Мэя–Холлинга–Тэннера (учет «логистической поправки»)	430



Обобщенная модель А.Н. Колмогорова	433
Модели системы «хищник–жертва» (запаздывание аргументов)	435
Модели конкуренции популяций	439
Пример 5.3.1. <i>Конкуренция двух видов клевера</i>	443
Пример 5.3.2. <i>Зоогенная динамика (полевка Брандта – ковыль – вострец)</i>	446
Модель Э. Ной-Меира (сезонный рост общей фитомассы растительности пастбища).	447
Пример 5.3.3. <i>Модель системы «клевер – райграс»</i>	450
Небольшой философско-исторический экскурс	452
Пример 5.3.4. <i>Модель «цветения воды»</i>	455
Модели теории игр	459
Модели со странными аттракторами	461
Пример 5.3.5. <i>Растительное сообщество на ранней стадии сукцессии</i>	464
Вероятностный подход	465
Пример 5.3.6. <i>Вероятностная модель достижения экосистемой климаксового состояния</i>	467
Пример 5.3.7. <i>Вероятностная модель динамики популяции черного саксаула</i>	471
4. Синергетический подход	474
Компартментальное моделирование	475
Фрактальный анализ	481
Фрактальный анализ структуры экосистем	489
Пример 5.4.1. <i>Структура сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища</i>	498
Фрактальный анализ динамики экосистем	500
Пример 5.4.2. <i>Фрактальная динамика макрозообентоса некоторых малых рек Самарской области</i>	503
Перколяция	505
Пример 5.4.3. <i>Количественная оценка краевого эффекта</i>	507
Биологические аналогии перколяционного перехода	509
Модели потенциальной эффективности сложных систем	512
5. Некоторые выводы	514
<b>Глава 6. Сравнение моделей экосистем</b>	<b>523</b>
1. Адекватность моделей реальным экосистемам	525
Критерии праксеологичности моделей	528
Критерии адекватности моделей	529
2. Сравнение имитационных моделей	533
Четыре модели запаса углерода почвы	533
Пример 6.2.1. <i>Три модели растительных экосистем</i>	539
Сравнение моделей эвтрофикации озер	542

---

87 моделей параметров пресноводных (заболоченных и мелководных) экосистем	542
3. Сравнение имитационных и самоорганизующихся моделей	545
Пример 6.3.1. <i>Сезонная динамика лугово-степной экосистемы</i>	553
4. МГУА и нейросетевые модели	554
Пример 6.4.1. <i>Анализ связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями</i>	555
5. Некоторые рассуждения о математизации экологии	557

---

**Розенберг Геннадий Самуилович**

**Введение в теоретическую экологию**

**В 2-х т. Издание 2-е, исправленное и дополненное. Т. 1**

Технический редактор *О.Л. Носкова*

Верстка и оригинал-макет *Г.С. Розенберга* и *И.В. Пантелеева*

**Издательство «Кассандра»**

445061, Тольятти, ул. Индустриальная, 7

Тел./факс. (8482) 570-004

Подписано в печать с оригинал макета 20.09.2013 г.

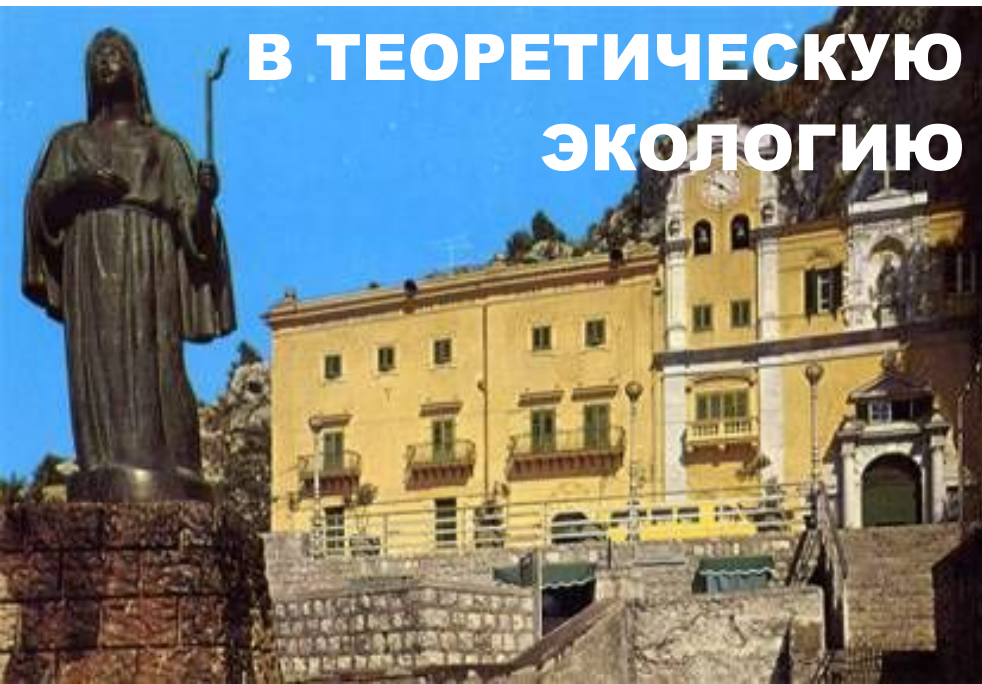
Формат 60x90 1/16 Печать офсетная Усл.печ.л. 1,5

Тираж 100 экз. Заказ № 105

Отпечатано в типографии ООО «Кассандра»

Г. С. Розенберг

**ВВЕДЕНИЕ  
В ТЕОРЕТИЧЕСКУЮ  
ЭКОЛОГИЮ**



Российская академия наук  
Институт экологии Волжского бассейна

**Г.С. Розенберг**

**ВВЕДЕНИЕ  
В ТЕОРЕТИЧЕСКУЮ  
ЭКОЛОГИЮ**

**Том 2**

**Издание 2-е,  
исправленное и дополненное**

**Тольятти  
2013**

**Розенберг Г.С. Введение в теоретическую экологию / В 2-х т. – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т. 2. – 445 с.**

Во второй части монографии предпринята попытка построения теоретической экологии на основе системного и физического (содержательного) подходов с использованием моделей потенциальной эффективности сложных систем. Подробно обсуждаются этапы создания теории. В книге приведено почти 700 фотографий экологов, математиков и специалистов, так или иначе относящихся к обсуждаемым проблемам.

Книга предназначена для специалистов-экологов и студентов, изучающих экологию и специализирующихся в этой области.

Всего: Рис. 74. Фотогр. 987. Табл. 43. Библиогр.: 2383 назв.

Рекомендовано к печати Ученым советом Института экологии Волжского бассейна РАН (протокол № 6 от 12 мая 2011 г. и протокол № 9 от 10 сентября 2013 г.).

**Ответственный редактор:**

Профессор кафедры ихтиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН **Е.А. Криксунов**

**Рецензенты:**

Директор Центра междисциплинарных исследований по проблемам окружающей среды РАН (г. Санкт-Петербург), доктор физико-математических наук, профессор **Ю.А. Пых**

Профессор кафедры экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, доктор физико-математических наук, доктор биологических наук, профессор **Д.И. Иудин**

На внутренней обложке: памятник святой Розалии, покровительнице Палермо (Италия) и, с легкой руки Дж. Хатчинсона, – покровительнице экологии (на заднем плане – церковь Св. Розалии). Фото памятника и церкви – с открытки Ediz. Ar. Co. s.n.c. di C. Arnone e C. Via Aragona, 21. Palermo и с сайта <http://www.izmaylovo.ru/wiki/bio/detail.php?ID=5914>.

Издание профинансировано Программой Отделения биологических наук РАН "Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга", Программой грантов Президента Российской Федерации для государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации (грант НШ-3018.2012.4), Российским фондом фундаментальных исследований РФФИ-Поволжье (грант 13-04-97004).

445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Тел., факс: (8482) 489-504; E. mail:

ievbras2005@mail.ru

genarozenberg@yandex.ru

ISBN 978-5-93424-314-3

© Г.С. Розенберг, 2013

© ИЭВБ РАН, 2013

## Глава 7

# ПРИНЦИПЫ СОЗДАНИЯ ЕСТЕСТВЕННОНАУЧНЫХ ТЕОРИЙ

*- Тогда возьми вот этот шарик -  
научную модель вселенной.  
Но никогда не обольщай себя надеждой,  
что форма шара - истинная форма мира.*

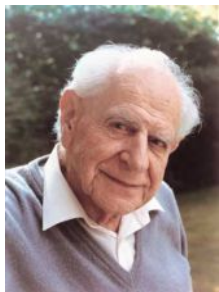
**Даниил Хармс,**  
«- Мне все противно...»,  
6 августа 1933 г.  
(Хармс, 1988, с. 145).

*Все по-другому повернем:  
Что было ночью, станет днем.  
Твое бессмысленное чтение  
Направим сразу в колею,  
И мыслей бурное течение  
Мы превратим в наук струю.*

**Даниил Хармс,**  
«Обращение учителей...», 1934 г.  
(Хармс, 1988, с. 160).

### 1. Основные черты теоретических исследований в биологии

Книга **К. Поппера** "Логика научного исследования" начинается с эпиграфа, в качестве которого выступают слова немецкого писателя-романтика и философа **Новалиса** [Поппер, 1983, с. 33]: «Теория – это сети: ловит только тот, кто их забрасывает».



**Поппер Карл**  
(Sir Karl Raimund Popper;  
1902-1994) –  
австрийский,  
британский  
философ,  
социолог.

**Новалис**  
(наст. имя –  
Фридрих  
фон Гарденберг;  
Georg Friedrich  
Philipp Freiherr  
von Hardenberg;  
1772-1801) –  
немецкий  
писатель.



Теория в широком смысле – это комплекс взглядов, представлений, идей, направленных на истолкование и объяснение какого-либо явления. Именно такое определение понятию «теория» дается в "Большой Советской энциклопедии" [1976, т. 25, с. 434]. В более узком и специальном смысле под «теорией» понимают самую развитую форму организации научного знания (по сравнению с такими формами, как гипотеза, классификация, типология, первичные объяснительные схемы и пр.), дающую целостное представление о закономерностях определенной области действительности, которая выступает в качестве объекта данной теории. **В.И. Ленин** [1977, с. 193] подчеркивал, что «теоретическое познание должно дать объект в его необходимости, в его естественных отношениях, в его противоречивом движении *an und für sich*». **Г.Х. фон Вригт** [1986, с. 41] писал: «Построение теории служит двум главным целям. Одна состоит в предсказании событий или результатов экспериментов и, таким образом, в предвосхищении новых фактов. Другая заключается в том, чтобы объяснить или сделать понятными уже известные факты». И еще одно мнение. **Э.Н. Мирзоян** [1999, с. 9] на рубеже тысячелетий пишет: «не вызывает сомнений, что обеспечение выживания человечест-



**Ленин** (наст. имя Ульянов Владимир Ильич; 1870-1924) – отечественный политический и государственный деятель, философ, публицист.



**Вригт Георг** (Georg Henrik von Wright; 1916-2003) – финский философ.



**Мирзоян Эдуард Николаевич** (р. 1931) – отечественный историк биологии.

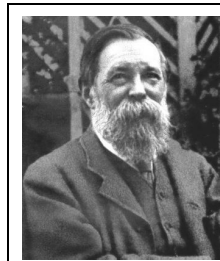
ва требует немедленного активного вмешательства в биосферные процессы, управления ими с целью избежать экологического кризиса и добиться поддержания условий окружающей человека среды на оптимальном для его здоровья уровне. Достичь этой цели можно только при условии опоры на теоретическую биологию и эволюционную биосферологию. Эта цель будет достигнута, если цивилизация, действуя как единое целое, изберет решение проблем теоретической биологии и биосферологии в качестве главного своего

приоритета в грядущем XXI в.». Сходные соображения можно найти и в других его работах [Мирзоян, 1989, 1993, 2006 и др.].

Эти определения «теории» при всей их правомочности чрезвычайно широки и наиболее существенными и конструктивными их параметрами следует признать примат объяснительной функции теории и системный характер теоретической точки зрения на исследуемые объекты. Однако такое положение оправдано и не имеет смысла пытаться дать какое-то исчерпывающее определение достаточно богатому по содержанию понятию (точное определение ограничивает рамки его применимости, а это может оказаться вредным). В этом случае можно использовать ряд фрагментарных определений [Фёдоров, 1977; Sutrop, Kull, 1985], касающихся лишь некоторых отдельных сторон того или иного понятия. Например, *теория – это логическое построение, которое позволяет описать явление существенно короче, чем это удастся при непосредственном наблюдении* [Налимов, 1979а]. Поэтому интересно рассмотреть становление «теоретической биологии» – области знания, которая окончательно еще не сформировалась, но в ряду «теория вообще» – «теоретическая экология» все же находится ближе к последней.

Не ставя перед собой задачи подробного обсуждения всех сторон и особенностей «теоретической биологии», приведу в хронологическом порядке ряд высказываний специалистов, которые отражают как трудности, так и известный прогресс в понимании этого нового для биологии и экологии подхода к изучению явлений жизни.

**Ф. Энгельс**, 1885 г. [Энгельс, 1961, с. 511]: «естествознание благодаря выявлению существующих в самой природе связей между различными областями исследования (механикой, физикой, химией, биологией и т. д.) превратилось из эмпирической науки в теоретическую, становясь при обобщении полученных результатов системой материалистического познания природы».



**Энгельс  
Фридрих**  
(Friedrich  
Engels;  
1820-1895) –  
немецкий  
философ,  
общественный  
деятель.

**Л. фон Берталанфи** [Bertalanffy, 1932, с. 7]: «теоретическая биология в первом аспекте есть теория познания и методология наук о жизни. Она устанавливает основные принципы познания в биологии и представляет собой ответвление общей логики и учения о знании. Вто-



**Берталанфи  
Людвиг фон**  
(Ludwig von  
Bertalanffy;  
1901-1972) –  
австрийский  
биолог-теоретик,  
системолог,  
философ.



рой аспект теоретической биологии есть её естественнонаучный аспект... теоретическая биология в этом смысле относится к описательной и эмпирической биологии примерно так же, как теоретическая физика относится к экспериментальной физике».

**Э.С. Бауэр** [1935, с. 9]: «Итак, мы приходим к выводу, что если мы живой организованной материи приписываем особые, свойственные только ей законы движения, т. е. говорим об особой науке – биологии – и в то же время хотим оставаться на почве материализма, то мы должны не только дать утвердительный ответ на наш вопрос, возможно ли найти такие общие законы, которые лежат в основе всех законов движения в отдельных, специальных областях биологии, или частным конкретным проявлениям которых служат эти специальные закономерности физиологии, механики развития, генетики и т. д., но мы также должны сказать, что найти эти законы, произвести эти обобщения и применить их результаты в качестве ведущей теории в исследовании является насущной очередной задачей теоретической биологии».



**Бауэр  
Эрвин  
Симонович**  
(1890-1942) –  
венгерский  
биолог-  
теоретик.

**Г. Моровиц** [1968, с. 35]: «по дидактическим соображениям современную теоретическую биологию можно разделить на три основные области: формальную теорию, физическую теорию и теорию систем».



**Моровиц  
Гарольд**  
(Harold J.  
Morowitz;  
г.р. 1927) –  
американский  
биофизик,  
молекулярный  
биолог.

**Астауров  
Борис  
Львович**  
(1904-1974) –  
отечественный  
генетик;  
академик  
АН СССР.



**Б.Л. Астауров** [1970, с. 6; 1972, с. 62, 64]: «говоря о "теоретической биологии", в это выражение начинают вкладывать примерно тот же смысл, какой вкладывают, говоря о теоретической физике, разумея под задачами теоретической биологии познание самых фундаментальных и общих, но в то же время специфических свойств и законов, присущих той качественно особой форме движения материи, которую мы именуем жизнью... Но что же такое теоретическая био-ло-гия? Мне думается, что это не что иное, как упорядочение и осмысление фактических знаний о жизни во всех её проявлениях,

позволяющее выразить наблюдаемые явления в виде возможно более общих и взаимосвязанных закономерностей или даже законов... Теоретическая биология, как я думаю, должна представлять собой неотъемлемую составную часть общей биологии, касающуюся понимания наиболее общих сторон жизни».

**К. Уоддингтон** [1970а,б, с. 12, 177]: «одна из наиболее характерных черт живых систем как рабочих механизмов заключается в том, что они тяготеют к локальному повышению упорядоченности, усваивая простые молекулы и создавая из них сложные соединения, имеющие упорядоченное строение... Мне не кажется *a priori* невозможным построение логической (или математической) теории, обладающей этими свойствами [*динамичностью, многомерностью, упорядоченностью*. – Г.Р.]. И, на мой взгляд, лишь такая теория заслуживала бы названия "теоретической биологии"».



**Уоддингтон  
Конрад**  
(Conrad Hal Waddington; 1905-1975) – британский эмбриолог, генетик.

**А.А. Ляпунов** [1970, с. 52]: «вся теоретическая биология должна состоять, по нашему мнению, из двух частей: физико-химической, назначение которой состоит в том, чтобы расшифровать физико-химическую природу элементарных актов жизнедеятельности на уровне макромолекул или клеточных органелл, и кибернетической, назначение которой состоит в том, чтобы понять функционирование биологических систем, отправляясь от их структуры и сведений о свойствах их элементов».



**Ляпунов  
Алексей  
Андреевич**  
(1911-1973) – отечественный математик, кибернетик; чл.-корр. АН СССР.

**М.В. Волькенштейн** [1972, с. 301]: «это фундаментальное общее положение означает перекресток двух главных путей развития теоретической биологии: кибернетического и молекулярного... Все это ужасно сложно и трудно, и мы находимся лишь на начальном этапе построения теоретической биологии».



**Волькенштейн  
Михаил  
Владимирович**  
(1912-1992) – отечественный биохимик; чл.-корр. АН СССР и РАН.

В 1972 г. в журнале "Вопросы философии" (№ 3, с. 101-116) были опубликованы результаты "Круглого стола" по проблеме "Методологические аспекты и пути формирования теоретической биологии". Ниже приводится ряд высказываний специалистов по вопросу определения «теоретической биологии» и её основных задач.

**М.М. Камшилов** [с. 109]: «на вопрос: что является главным объектом теоретической биологии – я ответил бы так: теория эволюции органического мира как целого, или теория эволюции биосферы».



**Камшилов  
Михаил  
Михайлович**  
(1910-1979) –  
отечественный  
гидробиолог,  
генетик,  
эколог.

**Н.П. Депенчук**<sup>1</sup> [с. 112]: «некоторые считают, что возможно создание теоретической биологии на основе развития каждой из её отраслей и установления связей между ними... А теоретическая биология будет строиться как синтез».

**А.С. Мамзин** [с. 113]: «создание единой теоретической системы предполагает выделение из огромного многообразия эмпирических и теоретических знаний наиболее существенных и основных, требует повышения степени обобщения и формализации биологического знания, что открывает дорогу его математизации».



**Мамзин  
Алексей  
Сергеевич**  
(г.р. 1928) –  
отечественный  
философ.

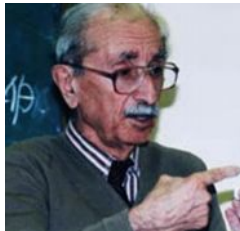
**С.М. Гершензон** [с. 103]: «в этом процессе теоретизации биологии главное значение будет иметь направляющее влияние математики и философии (включая логику), то есть наук, определяющих методологию построения научных теорий».



**Гершензон  
Сергей  
Михайлович**  
(1906-1998) –  
отечественный,  
украинский  
генетик.

<sup>1</sup> **Депенчук Надежда Павловна** (1920-1992) – отечественный, украинский философ.

**В.А. Геодакян** [с. 115]: «в современной биологии царит "культ фактов" и "чистый" теоретик выглядит белой вороной. На него смотрят в лучшем случае как на бездельника, а в худшем – как на жулика. Поэтому у нас большинство теоретических работ "внеплановые" и представляют нечто среднее между общественной работой и хобби, так как ими приходится заниматься лишь в свободное время. Отсюда и отношение к теоретической работе, как к чемодану без ручки: нести трудно, а бросить жалко».



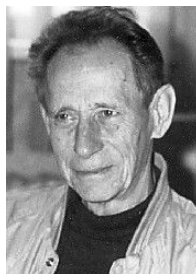
**Геодакян  
Виген  
Артаваздович**  
(1925-2012) –  
отечественный  
физико-химик,  
биолог-  
теоретик.

**Г.А. Югай** [1973, с. 179]: «одной из важнейших задач теоретической биологии является "включение" в себя частных теорий в биологии путем представления места и роли каждой из них в системе целостного абсолютного определения сущности жизни. Подобное "включение" не будет механическим суммированием, а диалектическим снятием».



**Югай  
Герасим  
Андреевич**  
(г.р. 1931) –  
отечественный  
философ.

**В.А. Межжерин** [1974, с. 101-102]: «под теоретической биологией, очевидно, следует понимать систему основных идей, отражающих закономерности процессов, структуры, организации и уровней организации биологических систем. Таким образом, объектом теоретической биологии является биологическая система».



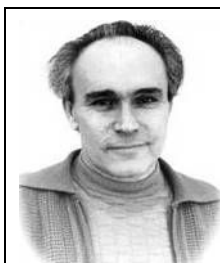
**Межжерин  
Виталий  
Алексеевич**  
(г.р. 1933) –  
отечественный,  
украинский  
зоолог,  
эколог.

**Б.А. Старостин** [1974, с. 126-127, 130]: «в биологии системность объектов есть именно то, что обуславливает возможность их теоретического рассмотрения, и поэтому мы вполне правомерно можем отождествить теоретическую биологию со сферой системного подхода в биологии... Для теоретической ("высшей") биологии системный подход есть единственно мыслимый подход к объекту».



**Старостин  
Борис  
Анатольевич**  
(1939-2009) –  
отечественный  
биолог-  
эволюционист,  
историк науки.

**В.А. Ратнер** [1980, с. 794]: «теоретической биологией следует назвать ту часть биологии, которая содержит понятия, концепции, критерии, количественные проблемы биологии, а методами которой являются доказательства, логические, математические или вычислительные методы рассуждений или счета».



**Ратнер Вадим Александрович** (1932-2002) – отечественный генетик, молекулярный биолог, эволюционист.

**В.Г. Борзенков, А.С. Северцов** [1980, с. 31]: «три основных аспекта жизнедеятельности (физико-химический, исторический и системный) столь важны и столь неотделимы от самых первых живых организмов, известных нам, что трудно представить возможность элиминации какого-либо из них в системе теоретических представлений, претендующих на полноту. Каково же отношение между ними в рамках единой системы понятий, которую бы мы могли назвать "теоретической биологией"? Это и есть центральная проблема».



**Борзенков Владимир Григорьевич** (г.р. 1942) – отечественный философ.

**Северцов Алексей Сергеевич** (г.р. 1936) – отечественный биолог-эволюционист, популяционный эколог.



**А.А. Малиновский** [1982, с. 6]: «теоретическая биология возникла на пути математического решения биологических задач, первоначально преимущественно отдельных и конкретных, и в виде математической теории эволюции, борьбы за существование».



**Малиновский Александр Александрович** (1909-1996) – отечественный биолог, системолог.

**Брусиловский Павел Михайлович** (г.р. 1947) – отечественный, американский системолог, математик, эколог.



**П.М. Брусиловский** [1985, с. 22]: «теоретическая биология формирует множество целостных характеристик и устанавливает отображение между ними и множеством биосистем».

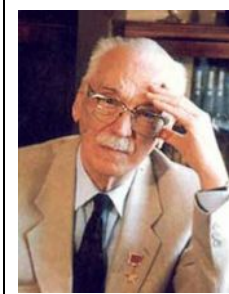
Эти двадцать цитат за столетие, естественно, не исчерпывают всего многообразия представлений о «теоретической биологии», однако они могут служить в качестве репрезентативной выборки для составления некоторой обобщенной картины. Прежде всего, необходимо отметить тенденцию к *увеличению влияния системного подхода* на процесс построения теоретической биологии и, соответственно, уменьшению физико-химической «составляющей». Говоря точнее, происходит разделение сфер преимущественного влияния того или иного подхода (см. высказывания Г. Моровица, А.А. Ляпунова, М.В. Волькенштейна, В.Г. Борзенкова и А.С. Северцова). Второй особенностью становления теоретической биологии является *направленность на математизацию биологического знания* (см. высказывания К. Уоддингтона, С.М. Гершензона, В.А. Ратнера). Однако это не просто перенесение методов математики (кибернетики, системного анализа) в сферу биологии – это перенос особого образа мышления и одна из форм воздействия естествознания на современную биологию как ее часть. Для целей построения теоретической экологии интересной следует признать точку зрения Н.П. Депенчук и Г.А. Югая о возможности *построения «частных» теорий с их последующим синтезом в общую теоретическую биологию* (здесь опять возникает вопрос о соотношении физико-химического и системного подходов для построения теории в зависимости от уровня биологической иерархии, к которому принадлежит исследуемый класс биологических систем). Наконец, важными для дальнейшего изложения являются представления В.А. Межжерина и П.М. Брусиловского, задающие *основной объект теоретической биологии (биосистему) и необходимость исследования множества целостных характеристик этих биосистем*.

Здесь следует сделать еще одно замечание. К. Поппер [1983, с. 50-51] писал: «Я уже говорил, что деятельность ученого заключается в выдвижении и проверке теорий. Начальная стадия этого процесса – акт замысла и создания теории, – по моему глубокому убеждению, не нуждается в логическом анализе, да и не подвластна ему. Вопрос о путях, по которым новая идея – будь то музыкальная тема, драматический конфликт или научная теория – приходит человеку, может представлять существенный интерес для эмпирической психологии, но он совершенно не относится к логическому анализу научного знания». Поэтому в своих дальнейших построениях я не буду касаться этой в большей степени философской области логики познания.

Учитывая экспериментальный (эмпирический) характер получаемой о биологических объектах информации, теоретическая биология должна квалифицироваться как гипотетико-дедуктивная наука [Рузавин, 1972; Мамчур, 1975]: в отличие от строго дедуктивной математики, биологическая аксиоматика носит эмпирический характер – она опирается не только на абстрактные

объекты, но и на данные экспериментов. И здесь возникает еще одна сложная проблема [Кант, 1964; Sutrop, Kull, 1985]: соотнесение гипотетического и эмпирического базисов теории, которая будет рассмотрена в дальнейшем (см. главу 9).

Проведенный анализ методологической литературы по теоретической биологии, позволил увидеть и крайние точки зрения на эту проблему (характерным примером могут служить названия статей "Теоретическая биология? Её всё ещё нет..." [Налимов, 1979а], "Теоретическая биология? Она создается сегодня" [Малиновский, 1979], "Существует ли теоретическая биология?" [Левич, Михайловский, 1979а,б], опубликованных в течение одного года научно-популярными журналами "Знание – сила" и "Химия и жизнь", и "Теоретическая биология: специальность, время которой пришло"<sup>2</sup> [Кастрикин, 1979], и спектр подходов к построению теоретической биологии [Левич, 1993а,б]), собственно, отсутствие самой «теоретической биологии», и различные рекомендации по созданию такой теории (от пожелания «Теория должна быть хорошей...» до указания создавать её по образу и подобию, например, теоретической физики), и отсутствие конструктивности в большинстве из этих рекомендаций, и... И все-таки, этот анализ позволяет набраться храбрости и предложить следующее (составленное наподобие пейзажа из басни С. Михалкова "Слон-живописец") определение.



**Михалков  
Сергей  
Владимирович**  
(1913-2009) –  
отечественный  
поэт,  
баснописец,  
драматург,  
киносценарист.

**Теоретическая биология в естественнонаучном аспекте – раздел общей биологии, изучающий идеализированные (в известной степени абстрактные) биологические системы различных уровней биологической иерархии, связанные с ними понятия, концепции, целостные характеристики, законы. В зависимости от принадлежности биологических объектов тому или иному уровню иерархии, методами теоретической биологии выступают методы физико-химического и (или) системного подхода с математической формализацией получаемых закономерностей. Структура теоретической биологии представляется составленной из «частных» теорий по**

<sup>2</sup> «Образно говоря, современная биология "беременна" профессиональной теоретической биологией. "Роды" принесут не менее, а, может быть, более важные результаты, чем рождение профессиональной теоретической физики» [Кастрикин, 1979, с. 68].

**отдельным областям биологического знания, так или иначе (например, иерархически или нет) связанных в общую систему. Задачей теоретической биологии можно определить нахождение специфических законов структурно-функциональной организации биологических систем различных уровней биологической иерархии и изменения их целостных характеристик в процессе развития с целью объяснения наблюдаемых в природе феноменов.**

Отдавая полный отчет в невозможности точно и однозначно определить (повторюсь) столь богатое по содержанию понятие, как «теоретическая биология (экология)», все же замечу, что необходимость получения обобщенных представлений о биологических системах разных уровней иерархии остается, учитывая, что по одному из определений, «теория – это интеллектуальное отражение реальности». Вне зависимости от того, есть у меня или нет первоначально какая-либо теория, в ходе исследования я получаю некоторые факты и продвинулся в понимании проблемы, о которой собрана информация, можно лишь с помощью тех из них, которые я в состоянии связать друг с другом посредством некоторых общих представлений (теории). Знание того, например, что растения подорожника *Plantago* чаще растут вдоль дорог и на пустырях, а венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.) предпочитает лиственные и смешанные леса, лесные опушки в условиях умеренной освещенности, будет служить объяснением того, почему растения занимают разные «позиции» в природе (здесь я сознательно не использую понятие «ниша» – это уже элемент теории), лишь тогда, когда удастся как-то обосновать связь между их встречаемостью и факторами среды. В противном случае, все это может оказаться случайным совпадением, и знание данного факта никак не поможет нам разобраться и объяснить наличие у растений той или иной «позиции». *Теории помогают глубже проникнуть в смысл некоторых хорошо известных понятий; объяснять, почему факты должны быть связаны так, а не иначе, дают возможность интерпретировать эти факты в определенных рамках и устанавливать связи между ними; избегать многих ошибок в практике, они помогают непосредственно достичь отдельных результатов и, кроме того, позволяют быстрее использовать новые методические разработки для достижения цели, чем на практике применять «метод проб и ошибок»; формулировать новые гипотезы и планировать эксперименты по их подтверждению или опровержению; прогнозировать будущее развитие событий...* Иными словам, теория выступает как форма синтетического знания, образующих науку или её разделы.



В качестве примера необходимости теоретического знания приведу современную дискуссию о наличии или отсутствии в экологии некоторых общих законов. Фактически, инициатором этой дискуссии выступил **Д. Лотон** [Lawton, 1999, 2000]<sup>3</sup>, который на рубеже веков заметил, что «некоторые науки, и прежде всего физика, обладают универсальными законами, а экология должна глубоко завидовать, потому что [таких законов] у нее нет (parts of science, areas of physics for instance, have deep universal laws, and ecology is deeply envious because it does not)» [Lawton, 1999, p. 177]. Там же он отметил, что если теоретические законы и возможны для относительно простых систем (популяции или крупные биомы), то «экология сообществ – это путаница [беспорядок] с таким большим количеством всевозможных случайностей, что полезные обобщения трудно найти (community ecology is a mess, with so much contingency that useful generalizations are hard to find)» [Lawton, 1999, p. 178].



**Лотон Джон**  
(Sir John Hartley Lawton;  
г.р. 1943) –  
британский  
зоолог,  
эколог.

Основными фундаментальными законами, определяющими существование экосистем (подчеркну, именно определяющими, но не являющимися экологическими законами), Лотон считает оба закона термодинамики, правила стехиометрии (в т. ч. *закон сохранения вещества*), естественный отбор, некоторые физические принципы, лежащие в основе процессов диффузии, механических свойств вещества и т. п. Складывается впечатление, что эти «фундаментальные законы» описывают простые свойства сложных систем (они аддитивны), что нельзя признать всеобъемлющим в данном контексте (см. главу 1, разделы 2 и 4).

Вступивший в дискуссию **П.В. Турчин** [2001; Turchin, 2003], высказал иную точку зрения. Он считает, что «широко распространенное мнение о том, что в экологии нет общих законов, ошибочно. По крайней мере, при изучении динамики популяций можно выделить несколько основополагающих положений, на которых строится подавляющее большинство моделей,

<sup>3</sup> Замечу, что с еще большим основанием можно считать инициатором такой дискуссии **А.П. Левича** [Levich, 1988, 1993]; правда, тогда его никто не поддержал...



**Левич Александр Петрович** (г.р. 1945) –  
отечественный биофизик, гидробиолог, эколог.

описывающих те или иные конкретные ситуации. Некоторые из этих положений по своей логической сути очень близки к полноценным физическим законам» [Турчин, 2001, с. 3]. К таковым Турчин относит, например, закон экспоненциального роста (*модель Мальтуса*; см. главу 5, раздел 2), который он считает теоремой, т. к. его можно вывести «из закона сохранения в предположении о том, что количество рождений и смертей в популяции пропорционально количеству образующих её особей» [Турчин, 2001, с. 10], и который рассматривается им (вслед за **Л. Гинзбургом** [Ginzburg, 1986]) как практически полный аналог *первого закона Ньютона* (закона инерции).



**Турчин Петр Валентинович**  
(Peter V. Turchin;  
г.р. 1958) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
эколог, историк.



**Мальтус  
Томас Роберт**  
(Thomas Robert  
Malthus;  
1766-1834) –  
британский  
священник,  
демограф,  
экономист.



**Гинзбург  
Лев Рувимович**  
(Lev R. Ginzburg;  
г.р. 1945) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
эколог.

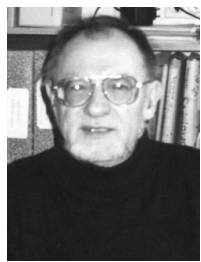


**Ньютон Исаак**  
(Isaac Newton;  
1643-1727) –  
британский  
физик,  
математик.

Еще два общих принципа – это самоограничение роста любой популяции (Турчин считает это постулатом) и осцилляторный характер динамики системы «ресурс–потребитель» (как и первый принцип – теорема, но для описания динамики не только одной популяции, а уже «общества»). Логистический вид роста популяции (самоограничение роста) – не так прост, как это представляется по современным учебникам экологии; выше (см. глава 5, раздел 2) обсуждалась дискуссия об *уравнении логистического роста* и его возможностях при разного рода эволюционных интерпретациях [Ginzburg, 1992a,b, 1993; Olson et al., 1992; Turchin et al., 1993]. «Главное обстоятельство, не позволяющее считать логистическую модель общим законом, заключается в том, что она рассматривает по сути дела сугубо частный случай и предполагает ряд специальных условий, а именно линейную зависимость реальной удельной скорости популяционного роста от плотности популяции, отсутствие влияния "шума" и, что очень важно, отсутствие временных задержек... мы приходим к выводу о недостаточной универсальности логистического равенства, а следовательно, и невозможности рассматривать его в качестве фундаментального организующего принципа популяционной динамики.

Скорее, это только простейшая из возможных моделей» [Турчин, 2001, с. 7]. И здесь очень симптоматичным выглядит признание Турчина [2001, с. 11]: «Я согласен с предположением Гинзбурга, что динамика второго порядка (т. е. динамика, определяемая запаздывающей зависимостью от плотности)<sup>4</sup> широко распространена в природе и заслуживает изучения... Однако мы расходимся во мнениях относительно причин колебаний численности, реально наблюдаемых в природе. Если Гинзбург подчеркивает значимость внутривидовых механизмов, я полагаю, что в большинстве случаев (если не всегда!) возникновение колебания численности связано с трофическими взаимодействиями». Это хорошая иллюстрация *принципа множественности моделей* сложных систем (см. главу 1, раздел 5), что является непреодолимым препятствием на пути построения теоретической экологии «по образу и подобию физики». Ведь «цель теоретической физики состоит в том, чтобы создать систему понятий, основанную на возможно меньшем числе логически независимых гипотез, которая позволила бы установить причинную взаимосвязь всего комплекса физических процессов» [Эйнштейн, 1967, с. 55].

Общие принципы и законы для экологии были предложены и в ряде других работ (см., например, [Berryman, 1999; B. Murray, 2000; Hubbell, 2001]).



**Гиляров Алексей Меркурьевич**  
(г.р. 1943) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог.

**Хаббел Стивен**  
(Steven P. Hubbell;  
г.р. 1942) –  
американский  
эколог.



Еще одна работа, на которой хотелось бы заострить внимание читателя – это обзорная статья **А.М. Гилярова** [2010], в которой нет прямой дискуссии с Лотоном и Турчиным, но подробно рассматривается современная *концепция нейтрализма С. Хаббела* [Hubbell, 2001, 2005], которая по-новому ставит вопрос о сосуществовании конкурирующих видов и рассматривает проблему законов в экологии сообществ (именно там, где Лотон отмечает

<sup>4</sup> Уравнение экспоненциального роста  $dx/dt = \varepsilon x$ , может быть записано следующим образом:  $\varepsilon = dx/xdt = d(\ln x)/dt$ . Гинзбург [Ginzburg, 1986] предложил записать закон экспоненциального роста во вторых производных  $x$ :  $d^2(\ln x)/dt^2 = 0$  и использовать для описания популяционной динамики модели вида:  $d^2(\ln x)/dt^2 = f(x, dx/dt)$ . Сходные рассуждения находим и в еще одной более ранней статье [Черкашин, 1985, с. 36-37].

самую большую «путаницу»). Согласно традиционной точки зрения, конкурирующие виды должны занимать разные экологические ниши; концепция нейтрализма (не отсутствие экологических взаимодействий, а их «одинаковость» для всех особей сообщества) исходит из того, что «виды, входящие в одно сообщество, т. е. по крайней мере, потенциально являющиеся конкурентами, могут обитать вместе *не вопреки, а благодаря* тому, что очень схожи по своим экологическим характеристикам. Они способны сосуществовать весьма долго, если *экологически идентичны*, если в расчете на одну особь у разных видов сохранится примерно одна и та же вероятность размножиться, вымереть, заселить свободное пространство и даже эволюционировать – дать новый вид (если, конечно, речь идет о достаточных для этого промежутках времени)» ([Гиляров, 2010, с. 388]; *выделено автором. – Г.Р.*).

Нельзя сказать, что концепция нейтрализма опирается на какой-то изощренный математический аппарат: для описания соотношения численностей разных совместно обитающих видов Хаббел [Hubbell, 2001] предложил *модель полиномиального распределения с нулевой суммой* (ZSM – zero-sum multinomial distribution; под «нулевой суммой» просто понимается постоянное число особей в сообществе). Процесс замещения одних особей другими – случаен (или «нейтрален»), но в среднем ведет к вполне закономерному распределению частот встречаемости видов с разным обилием (этому теоретическому распределению хорошо соответствовали данные по распределению деревьев на о-ве Барро-Колорадо<sup>5</sup> [Barro Colorado Island] на оз. Гатун [Gatun] в зоне Панамского канала).

Однако (в соответствии с системологическим *принципом множественности моделей*), у этого подхода сразу нашлись оппоненты. Так, модель ZSM стала предметом критики **Б. Макгилла** с коллегами [McGill, 2003а-с; Maurer, McGill, 2004; Gotelli, McGill, 2006; McGill et al., 2006, 2007; Magurran, McGill, 2011], которые не бездоказательно считают, что распределе-



**Макгилл  
Брайан**  
(Brian J. McGill;  
г.р. 1967) –  
американский,  
канадский  
математик,  
эколог.

<sup>5</sup> В 1981 г. на острове Барро-Колорадо в дождевом тропическом лесу была заложена площадка площадью 50 га (500x1000 м), на которой учтено 316 видов деревьев. Раз в 5 лет на этой площадке проводятся мониторинговые обследования, в ходе которых маркируются, определяются до вида и картируются все стволы, диаметр которых превышает 1 см на высоте около 1,5 м. К настоящему моменту завершены 6 обследований (1981-1983гг, 1985, 1990, 1995, 2000 и 2005 г.). База данных представляет собой свод стволов, для каждого из которых указаны видовая принадлежность, координаты, диаметр и статус.

ние частот встречаемости видов разной численности должно описываться *логнормальным распределением*. Более того, они привлекли те же данные по распределению деревьев на о-ве Барро-Колорадо и продемонстрировали также хорошее соответствие своих теоретических построений этим экспериментальным данным.

Мне представляется (опять же в полном соответствии с *принципом множественности моделей*), что наблюдавшимся в природе явлениям можно дать и другую интерпретацию и привлечь для построения моделей и «открытия» законов иные методы (например, фрактальный анализ структуры сообществ; см. главу 5, раздел 4).

Прежде всего, резерват и биологическая станция на о-ве Барро-Колорадо хорошо известны в мире: здесь наиболее полно сохранились первичный тропический лес – гилея и его обитатели, включая крупных зверей, и с 1923 г. проводятся интенсивные зоологические (изучена биология многих зверей и птиц, например, енота-носухи [*Nasua nasua*], который стал эмблемой станции), ботанические и экологические исследования [Khusniyarova, 2009] – сегодня это единственное место в неотропической гилее, где непосредственно определены численность и биомасса наземных млекопитающих и ряда других групп животных, получены данные о размерах первичной продуктивности, исследована динамика численности многих видов за длительный период и собрано много других экологических материалов. Все это позволяет нарисовать следующую картину динамики экосистем, которая, на наш взгляд (впервые эти представления были изложены в Тольятти в докладе на Международной конференции "Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 4" [Гелашвили и др., 2008в, 2011]), делает приводимый пример артефактом.

На о-ве Барро-Колорадо рос великолепный тропический лес с богатейшей фауной. Крупные хищники были представлены ягуарами (*Panthera onca*) и пумами (*Puma concolor*). Сразу после истребления людьми этих хищников, на острове была отмечена вспышки численности их бывших жертв: енота-носухи и грызунов агути (*Dasyprocta*) и пака (*Caelogenys*), питающихся крупными семенами. Размножившись, именно они быстро свели на нет популяции тех деревьев тропического леса, которые дают такие семена. Весь облик леса стал необратимо меняться: те деревья, которые были наиболее многочисленны и давали пищу и кров тысячам видов мелких животных, постепенно становились все более редкими, а вместе с ними сокращались (или полностью исчезли) и популяции всех консортивно связанных с ними животных. *Вместо исчезающих деревьев с крупными семенами размножились другие виды, дающие мелкие семена.* Они встречались на острове и прежде, но были немногочисленны. Расплодились животные, питающиеся такими семенами (мыши и крысы), резко выросла численность мелкого хищника из се-

мейства кошачьих – оцелота (*Leopardus pardalis*), охотника на крыс и мышей. Таким образом, исчезновение всего-навсего двух видов животных привело к полному преобразению (и обеднению) животного и растительного мира острова [Khusniyarova, 2009]; иными словами, эта картина получена *без представлений о прямой конкуренции деревьев за те или иные ресурсы или представлений о нейтралистской организации сообщества*. Поэтому вывод Макгилла с соавторами [McGill et al., 2007, p. 1001] о том, что долговременные усилия экологов по выяснению причин наблюдаемых законов и закономерностей обернулись «коллективной научной неудачей (collective scientific failure)», представляется поспешным. Следовало бы сказать, что путь построения экологической теории не такой простой и прямой, каким он представляется сегодня большинству экологов; в силу сложной природы экосистем («мы ещё слишком мало знаем о том, как формируется видовое разнообразие в пределах определенного таксона, вне зависимости от тех сообществ, в которых потом могут оказаться те или иные виды... Мы также очень мало знаем о переходе от регионального разнообразия к локальному» [Гиляров, 2010, с. 394]), этот путь будет также сложным и нелинейным.

В структуре любой теории можно выделить *основные элементы*, соответствующие элементам «частных» теорий [The Structure of Scientific..., 1974; The Philosophy of Ecology..., 2000]. Одним из таких элементов является научно-методический аппарат данной теории (в наиболее развитых теориях он позволяет охватить все основные этапы познания конкретной предметной области). Однако любой научно-методический аппарат теории содержит, как минимум, три основных этапа описания изучаемых объектов и явлений (см. также "Введение")<sup>6</sup>:

- *содержательное описание (описательный этап)* – это описание на естественном (профессиональном или литературном) языке;
- *формальное описание (концептуально-теоретический этап)* – описание в специфических терминах и символических обозначениях той или иной теории;

<sup>6</sup> **Ю.В. Чайковский** [1996] формулирует 6 познавательных установок-моделей (в чем-то близких к понятию «парадигма»), к которым сводится процесс объяснения всех основных фактов и понятий конкретной области знания (этико-эстетическая [религиозная], схоластическая, механическая, статистическая, системная, диатропическая [разнообразие], пропенсивная [предрасположенность]).



**Чайковский Юрий Викторович** (г.р. 1940) – отечественный философ, эволюционист, историк науки.

- *формализованное описание (этап математизации; процесс формализации)* – содержательное описание с элементами формального описания.

Процесс перехода от содержательного к формализованному и формальному описанию развивается от использования первичных идеализаций через выдвижение теоретических концепций к построению на основе располагаемого научно-методического аппарата (или вновь создаваемого) более или менее общей теоретической модели исследуемых явлений (процессов).

Рассмотрим некоторые конкретные способы построения теории в экологии и особенности их научно-методических аппаратов [Розенберг, 1991б, 2003а, 2005а].

## 2. Аксиоматический подход

Любая теория развивается из потребностей практики (понимаемой, естественно, в широком, а не утилитарном смысле). Это относится не только к общей биологии (и, в частности, экологии), но и к традиционно «строгой» и абстрактной математике. На примере становления ряда математических дисциплин проследим особенности аксиоматического подхода к построению теории [Розенберг, 2005а].

Математические дисциплины в начале своего пути шли от конкретных, практических задач: арифметика – от хозяйственных и коммерческих расчетов, геометрия – от задач землемерения, теория вероятностей – от азартных игр. Так, до конца XIX века теория вероятностей представляла собой еще не сложившуюся математическую дисциплину с недостаточно четко сформулированными фундаментальными понятиями (то, чем сейчас является экология). Эта «не строгость» вероятностной науки вызывала многочисленные дискуссии и нередко приводила к парадоксальным выводам [Гнеденко, 1981]. Роль теории вероятностей и интерес к ней стали возрастать в начале XX столетия, когда успехи современного естествознания (физики, биологии и др.) привели к необходимости признать важность и фундаментальность этой области знания и, в свою очередь, заставили искать формально-логическое обоснование теории вероятностей, осуществлять её аксиоматическое построение.

В современной математике *аксиомами принято называть утверждения (или определения фундаментальных понятий), которые принимаются за истинные и в пределах данной теории не доказываются*. Все остальные положения теории должны выводиться чисто логическим путем из этих аксиом. Аксиомы не берутся «с потолка», они формулируются в результате длительного накопления фактов, их анализа и отбора основных из них. В.И. Ленин [1977, с. 172] подчеркивал, что «практическая деятельность человека милли-



арды раз должна была приводить сознание человека к повторению разных логических фигур, дабы эти фигуры могли получить значение аксиом». Именно так обстояло дело с аксиомами элементарной геометрии, впервые изложенными в "Началах" **Евклида** около 300 г. до н.э., и с аксиомами теории вероятностей, которые **А.Н. Колмогоров** сформулировал в 1936 г.



**Евклид**  
(Ευκλείδης;  
330-277 до н.э.) –  
древнегреческий  
математик,  
философ.



**Колмогоров**  
**Андрей Николаевич**  
(1903-1987) –  
отечественный  
математик;  
академик АН СССР.



**Лобачевский**  
**Николай**  
**Иванович**  
(1792-1856) –  
отечественный  
математик.



**Риман Бернхард**  
(Bernhard Georg  
Friedrich Riemann;  
1826-1866) –  
немецкий  
математик.

Замечу, что как в геометрии (назову общеизвестные работы **Н.И. Лобачевского**, **Б. Римана**), так и в теории вероятностей, это были далеко не единственные аксиоматические теории (в частности, впервые задача аксиоматического построения теории вероятностей была решена **С.Н. Бернштейном** в 1917 г., а несколько позже **Р. Мизесом** была предложена другая система аксиом). Все это свидетельствует и о том, что аксиомы не есть нечто неизменное в данной науке, и о сугубо дедуктивном характере создаваемых на их основе теорий. Естественно, что дедуктивный подход в значительной степени ограничивает произвол при принятии научных сужде-



**Бернштейн**  
**Сергей**  
**Натанович**  
(1880-1968) –  
отечественный  
математик;  
академик  
АН СССР.

**Мизес Ричард**  
(Richard Edler  
von Mises;  
1883-1958) –  
немецкий,  
американский  
математик.



ний в качестве некоторых истин данной теории. С другой стороны, такой подход подразумевает хорошую и полную изученность законов взаимодействия элементов системы, что бывает трудно достичь для сложных (в системологическом смысле) объектов. Таким образом, *аксиоматический подход в его «чистом» виде служит лишь для оформления уже готовых теорий.*



Самым удивительным в аксиоматическом подходе является тот факт, что при всей его строгости и, казалось бы, однозначности он оставляет широкое поле деятельности для совершенствования теории. Это связано с двумя его особенностями. Во-первых, аксиоматическая теория, как правило, содержит основные принципы двух родов – в виде аксиом и интуитивных представлений (можно говорить о «евклидовой интуиции»), которая делает элементарную геометрию вполне определенной, хотя в аксиомах Евклида заложены далеко не все предпосылки строго формальных геометрических рассуждений; фактически, в этом проявляются *синтаксический* и *семантический* подходы к построению теории, как лингвистического объекта; см., например, [Левич, 1983; Thompson, 1989; Matthen, 1991; Collier, 1992)]<sup>7</sup>.



**Паш Мориц**  
(Moritz Pasch;  
1843-1930) –  
немецкий  
математик.

**Гёдель Курт**  
(Kurt Gödel;  
1906-1978) –  
австрийский,  
американский  
математик.



В процессе развития аксиоматической теории происходит «перевод» интуитивных представлений в аксиоматические. Например, различные свойства понятия «точка А лежит на прямой между В и С» используются у Евклида без всякого обоснования и только в XIX в. **М. Паш** ввел «аксиомы порядка», формализующие это понятие [Есенин-Вольпин, 1959; Подниекс, 1981]. Аналогичный процесс происходил и в ходе становления теории вероятности, когда с развитием представлений о стохастичности окружающего нас мира наряду с понятием «вероятности случайного события» потребовалось аксиоматическое введение понятий «случайной величины», «функции распределения», «случайного процесса» и пр. При этом в рамках аксиомати-

<sup>7</sup> Отмечу, что несколько ранее **П. Томпсона** [Thompson, 1989] семантический подход к построению теории информации предложил **Ю.А. Шрейдер** [1965], что позволило ему количественно оценивать образное (смысловое) значение знаков, используя понятие тезауруса как некоторого запаса знаний, фиксируемых в виде слов и смысловых связей между ними.



1



2

**1. Томпсон Пол** (Ronald Paul Thompson; г.р. 1947) – канадский генетик, эколог.

**2. Шрейдер Юлий Александрович** (1927-1998) – отечественный математик, кибернетик, философ.

ческого подхода возможно построение сугубо формальной теории без интуитивных представлений, что позволяет проанализировать саму систему основных принципов теории. И здесь возникает вторая особенность: в соответствии с теоремой о неполноте **К. Гёделя**, которая впервые была доложена 23 октября 1930 г. на заседании одной из секций Венской академии наук, всякая фундаментальная теория либо противоречива, либо недостаточна для решения всех возникающих в ней проблем. Таким образом, несовершенство любой аксиоматической теории должно устраняться путем уточнения её аксиом или ввода новых – этот процесс безграничен и в этом состоит диалектизм построений Гёделя [Подниекс, 1981].

Еще одной отличительной чертой аксиоматического подхода к построению теории<sup>8</sup> является то, что сфера его применения ограничивается теми науками, в которых понятия имеют определенную стабильность, а эффективность проявляется лишь тогда, когда анализируются взаимоотношения между этими понятиями [Есенин-Вольпин, 1959]. В других ситуациях значительно большее значение имеют эксперименты и наблюдения, а на долю логических рассуждений уже приходится второстепенная роль. Именно с этим связаны успехи аксиоматического подхода в математике (элементарная геометрия, теория вероятностей, теория множеств и пр.) и теоретической физике (механика, термодинамика и пр.) и относительные неудачи в других областях знания (в биологических науках автору известно лишь несколько попыток аксиоматизации). Первой, по-видимому, была работа [Woodger, 1937], в которой в качестве аксиом рассматривалось большое число общебиологических

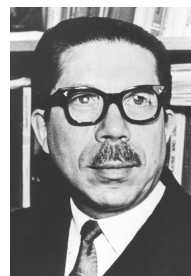


**Юхач-Наги Пал**  
(Pal Juhász-Nagy;  
1935-1993) –  
венгерский  
геоботаник,  
эколог.

представлений и демонстрировалось их соответствие различным вербальным биологическим теориям, далее была предложена аксиоматическая теория эволюционной морфологии [Петров, 1959], венгерский геоботаник **П. Юхач-Наги** [Juhász-Nagy, 1966a,b, 1968] предложил аксиоматическую теорию фито-

<sup>8</sup> Подчеркну, что здесь речь идет именно об аксиоматическом подходе к построению теории. Например, в работах **Н.Ф. Реймерса** [1983,1984] впервые были собраны воедино 12 фундаментальных «законов–теорем» экологии, но они не объединены общим аксиоматическим подходом; то же можно сказать и про его более позднюю работу [Реймерс, 1994].

**Реймерс Николай Федорович (1933-1993) –**  
отечественный зоолог, эколог.

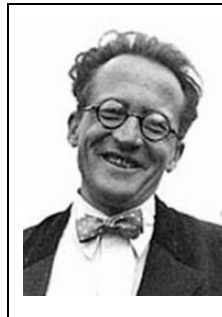


ценологии и, наконец, в работе [Медников, 1982] находим четыре аксиомы для объяснения всех феноменов живой природы.

Итак, аксиоматический метод состоит в том, что в его базис кладутся основные понятия, некоторые положения (аксиомы) и задаются правила логического вывода из них всех остальных положений в данной области знания (теоремы). Чрезвычайно важным является выбор самых элементарных из основных положений (так, в теории вероятностей по А.Н. Колмогорову первичным является не просто понятие «события», а понятие «элементарного события»). Следовательно, этапами при построении аксиоматической теории в экологии должны быть *выбор элементарных понятий* (экосистема? цено-чейка? синузия?), *формулировка аксиом* и *задание определенных правил умозаключений* по отношению к аксиомам и выведенным из них положениям. Легко заметить, что на сегодняшнем уровне развития экологической науки уже первый этап («жесткая» фиксация содержания понятий) оказывается чрезвычайно сложным в силу недостаточной разработанности и формализации понятийного аппарата экологии, т. е., приходится с сожалением констатировать, что построение аксиоматической теории в экологии пока неосуществимо.

### 3. Содержательный (физический) подход

Успехи физики XX века обусловили не только проникновение в биологию физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и определенное «навязывание» физического «образа мышления» при постановке и решении различных биологических задач. Естественно, что этот процесс оказал существенное влияние и на теоретическую биологию, которую со времени выхода в свет в 1943 г. работы **Э. Шрёдингера** [1972] "Что такое жизнь с точки зрения физика?" до признания в начале 70-х годов равноправным системного подхода, пытались строить по образу и подобию теоретической физики. Многочисленные исследования в этом направлении наложили серьезный отпечаток на современную биологию, что заставляет рассмотреть «физический подход» к построению теории более внимательно.



**Шрёдингер Эрвин** (Erwin Schrödinger; 1887-1961) – австрийский физик-теоретик, лауреат Нобелевской премии (1933 г.); почётный член АН СССР.

В "Большой Советской энциклопедии" (см., например, 3-е изд.) понятие «закон» определяется следующим образом – *это необходимое, существенное, устойчивое и повторяющееся отношение между явлениями.*

В основе изучения физических закономерностей объектов реального мира лежит, так называемый, *научный метод* – наблюдение, размышление и опыт, создателем которого считается

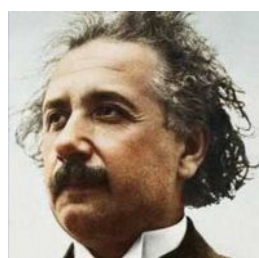


**Галилей**  
(Galileo Galilei;  
1564-1642) –  
итальянский  
физик,  
механик,  
астроном.

**Г. Галилей.** Основным отличием этого подхода от других методов (например, обращения к «авторитету» или аксиоматического подхода) является непосредственная связь с опытом и наличие эмпирических компонент (связанных с фактологией, экспериментом) в фундаменте теории. *Физические понятия на-*

*делены физическим смыслом*, это не просто абстрактные символы и математические величины. В отличие от математических (аксиоматических) теорий, физические именно в опыте черпают свое содержание и сверяют с ним свои выводы.

Вторая особенность физического подхода – анализ простых свойств исследуемых систем (я уже цитировал **А. Эйнштейна** [1965, с. 9] – «высшая



**Эйнштейн**  
**Альберт**  
(Albert Einstein,  
1879-1955) –  
немецкий физик-  
теоретик, лауреат  
Нобелевской  
премии (1921 г.);  
почётный член  
АН СССР.

аккуратность, ясность и уверенность – за счет полноты» – см. главу 1, раздел 7). С категорией «закона» связано представление о его большей или меньшей всеобщности для целого класса систем. Простые свойства (как простых, так и сложных систем) имеют практически независимые качества.

Это привело к тому, что простые портретные модели этих отдельных простых свойств оказались настолько им адекватны, что позволили рассматривать их в рамках физического подхода как простые законы природы [Флейшман, 1982, с. 20].

Наконец, еще одной отличительной чертой физического подхода стала «математизация» физики. Этот процесс оказался, в известной степени,

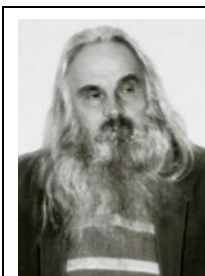


**Фурье Жозеф**  
(Jean-Baptiste-Joseph Fourier;  
1768-1830) –  
французский  
математик.

взаимным: для решения ряда физических задач существующей математики оказалось недостаточно и это индуцировало её дальнейший прогресс (так, И. Ньютон создал дифференциальное и интегральное исчисления для вывода законов классической механики, **Ж. Фурье**, исследуя процесс остывания

Земли, заложил основы теории представления периодической функции в виде ряда и пр.). При этом необходимо подчеркнуть часто возникающие несоответствие между глубиной физической теории и степенью сложности ее математического описания. Так, математический аппарат специальной теории относительности предельно прост, тогда как физические идеи и представления этой теории весьма глубоки и сложны – простой аппарат способствует объяснению сложных физических феноменов. С другой стороны, решение некоторой конкретной технической задачи, которая сама по себе мало что вносит в физическую картину мира, зачастую оказывается математически очень сложным; в этой ситуации, фактически, выполняется прогностическая функция теории. По Б.С. Флейшману [1982, с. 22] «грубая модель более сложной системы может оказаться проще более точной модели более простой системы. Это вселяет оптимизм при исследовании сложных систем». Иными словами, как в физике, так и в системологии для создания объяснительных теорий возможно построение достаточно простых моделей.

**И.А. Акчурин** [1967] выделяет три этапа воздействия математики на другие науки: *статистическая обработка* эмпирических данных (для сравнения укажем, что в фитоценологии этот этап, в основном, был завершён в 60-70-х годах нашего столетия [Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Orlóci, 1975; Миркин, Розенберг, 1978, 1979; Kershaw, Looney, 1985 и др.; см. также обзоры: Василевич, 1972; Розенберг, 2007a; Zuur et al., 2009a], в почвоведении – чуть позже [Дмитриев, 1972; Благовещенский и др., 1984, 1987], а в гидроэкологии – в наше время [Алимов, 2000; Шитиков и др., 2003, 2005]), *модельный этап* (в современной физике – различные модельные построения физики элементарных частиц; в экологии этот этап продолжает развиваться [Pielou, 1969, 1977; Maynard Smith, 1974; Свирежев, Логофет, 1978; Пых, 1983; Розенберг, 1984; Базыкин, 1985; Свирежев, 1987; Заславский, Полужков, 1988; Jørgensen, 2000; Исаев и др., 2001; Turchin, 2003; Ginzburg, Colyvan, 2004; Gillman, 2009; Schneider, 2009 и мн. др.]) и собственно «*полное*» построение математической теории изучаемого класса объектов (образцами таких теорий в физике являются классическая и квантовая механики и ряд других теорий; в экологии такая теория отсутствует). Естественно, что подобное подразделение несколько условно: эмпирические факты присутствуют и в «полной» теории, которая в свою очередь индуцирует необходимость проведения новых наблюдений и получения новых экспериментальных данных. Наиболее подробно становление математической биологии и возник-



**Акчурин  
Игорь  
Алексеевич**  
(1930-2005) –  
отечественный  
философ.

кающие при этом задачи рассмотрены в брошюре [Брусилковский, 1985], а различие физикализма и системологии как методологий построения теоретической экологии – в книге [Розенберг и др., 2002, с. 38-51; см. также главу 1].

Для содержательного (физического) подхода в экологии ключевыми понятиями являются «популяция», «ресурс», «конкуренция за ресурсы между видами». Они имеют множество, часто не синонимичных, определенных.

В основе этого подхода лежат уравнения *Лотки–Вольтерра* и принцип конкурентного исключения Гаузе (в наиболее общей форме – на  $n$  различных ресурсах может устойчиво сосуществовать не более  $n$  различных видов, в противном случае возникает конкуренция за ресурсы, которая, путем конкурентного исключения, приводит к стабильному состоянию). Уравнения Лотки–Вольтерра представляют собой систему двух дифференциальных уравнений, описывающих динамику численности взаимодействующих популяций.



**Лотка Альфред**  
(Alfred James Lotka;  
1880-1949) –  
американский  
биофизик,  
эколог.



**Вольтерра Вито**  
(Vito Volterra;  
1860-1940) –  
итальянский  
математик;  
почетный  
академик  
АН СССР.

Модифицируя их различным образом, можно описать динамику, как изолированной популяции, так и любых (классических) взаимодействий между популяциями разных видов [Базыкин, 1985; Розенберг, 2000а]. Исходно, это детерминистические модели, хотя их и можно превратить в стохастические без изменения сути.

Постулируется, что в «реальном мире» виды организмов образуют сообщества (биоценозы), которые вместе со своей абиотической средой образуют биогеоценозы или (в более общем случае) экосистемы, рассматриваемые в рамках системного подхода. Сообщества характеризуются внутренней структурой, которая есть следствие межвидовых взаимодействий. Взаимодействия классифицируются по их эффекту для видов-участников (т. е. по тому, повышается или понижается плотность популяции взаимодействующего вида вследствие взаимодействия): **+/+**, **+/0**, **+/-** и т. д. Причем, в рамках классической экологии реально рассматриваются лишь два основных взаимодействия – конкуренция (**-/-**), действующая между видами одного трофического уровня и создающая «горизонтальную» структуру сообществ, и хищничество (**+/-**) между видами разных трофических уровней, создающее «вертикальную» структуру.

Соответственно, для описания роли вида в «горизонтально» организованном сообществе служит концепция экологической ниши и нишевой структуры, а для описания «вертикальной» организации – представления о пищевых сетях (цепях). Как ниша (и её свойства), так и пищевая сеть могут быть описаны моделями Лотки–Вольтерра. При этом, по самому определению «экологической ниши» как гиперобъема в многомерном пространстве факторов и ресурсов, реальные виды заменяются на некоторые абстрактные «сущности» и «реальное» пространство – на некое  $n$ -мерное гиперпространство, в котором эти «сущности живут» уже как бы сами по себе. В конечном счете, из уравнений Лотки–Вольтерра возникают и представления о жизненной (эколого-ценотической) стратегии вида (концепция устойчивости популяций) – все виды делятся на несколько групп по типу динамики популяции и использования ресурсов (среды; см., например, [Миркин, Наумова, 1998]). Эти представления – пожалуй, самое последнее (по времени) приобретение содержательного подхода в экологии.

В соответствии с физическим подходом в экологии, сообщества стремятся к стабильности или хотя бы стационарности (знакомый штамп «экологическое равновесие» – как раз отсюда). В тех случаях, когда внешнее воздействие выводит их из этого состояния (включая полное уничтожение), происходит процесс сукцессии – формирования нового сообщества, часто через ряд весьма отличных от конечной переходных стадий. Один полюс – положение, что при неизменных условиях среды сукцессия протекает одинаково сколько угодно раз, она полностью детерминированный, закономерный процесс, строго определенным образом гетерогенный во времени. Другой полюс – временной континуум случайно сменяющих друг друга видов. Как и в случае пространственного распределения, физическому подходу в экологии ближе (и исторически старше в качестве парадигмы) первый взгляд. Стохастические представления уже не вполне отвечают ему и не имеют особенно значительного распространения.

Таким образом, для «научного метода физикализма» характерно сведение изучаемого целого к изучению его отдельных частей, отсутствие категории цели в объяснении явлений физического мира и синтез гипотезы с экспериментом (см. таблицу познавательных установок в разделе 7 главы 1). Эти «три кита» позволяют с единой точки зрения рассмотреть структуру физических теорий и увидеть во многом сходный их «костяк». В наиболее полном варианте такой анализ проведен в работах [И. Кузнецов, 1963, 1967], а также применительно к задачам инженерии [Виттих, 1995, 1998, Vítikh, 1997] и путям построения теоретической биологии [Meуen, 1988].



Интересен «инженерный подход» к синтезу теории, который успешно разрабатывает **В.А. Виттих** [Vittikh, 1997; Виттих, 2001, 2005, 2009а,б; Виттих, Скобелев, 2003, 2009; Виттих и др., 2009] и который основан на том, что



**Виттих  
Владимир  
Андреевич**  
(г.р. 1940) –  
отечественный  
математик,  
специалист в  
области  
управления  
сложными  
системами

«наиболее развитой формой представления знаний является теория – логически целостная концептуальная система, характеризующаяся относительной замкнутостью, полнотой и непротиворечивостью» [Виттих, 1995, с. 3]. При этом, в отличие от естественных наук, организующих знания в теорию по «предметному принципу», предлагаемый «инженер-

ный подход» (как, впрочем, и системный подход в целом) создает междисциплинарные комплексы, группируя знания в соответствии с теми или иными решаемыми задачами.

Классическая эпистемология изучает устройство естественнонаучного знания; однако рассматривая системообразующие факторы, благодаря которым и сложный объект (в нашем случае – экосистема), и наши знания о нем объединяются в своеобразный целостный «организм» (со своей структурой, динамикой, устойчивостью и пр.), Виттих приходит к выводу о том, что для изучения и создания теории такого «организма» следует создавать специальную «инженерную (системную?)» эпистемологию. Кроме такого рода философских рассуждений, он разработал и предлагает методологию построения таких теорий с применением средств компьютерного представления и обработки знаний [Виттих, 1998, 2001].



**Кузнецов  
Иван  
Васильевич**  
(1911-1970) –  
отечественный  
философ.

В структуре физической теории **И.В. Кузнецов** [1967] выделяет три главные части: «основание» теории, ее «ядро» и «вершину». Каждая из этих частей охватывает определенную группу элементов (естественно, что выделение этих элементов, в известной мере, нечетко, однако каждый из них выполняет свою специфическую роль в общей структуре теории).

«**Основание**» теории включает пять элементов. В соответствии с главными принципами физикализма теория основывается на анализе экспериментальных данных и поэтому, естественно, первым элементом ее структуры является *первоначальный эмпирический базис*. К нему относятся наблюдаемые факты, которые не только требуют создания теории для их объ-



яснения, но и создают реальную возможность ее построения. Примером первоначального эмпирического базиса могут служить опыты Галилея по свободному падению предметов разного веса – «краеугольный камень» классической механики.

Следующим элементом «основания» теории называют *идеализированный объект* [Розенберг, 2002a], наделенный небольшим числом весьма общих свойств, простой структурой и «функционирующий» в специфическом идеализированном пространстве. В классической механике таким объектом является материальная точка, а «пространством» состояний её движения – шестимерное фазовое пространство, представляющее собой «произведение» трехмерного евклидова пространства координат точки на трехмерное пространство ее скоростей [Акчурин, 1967]. Интересно, что в физике почти полностью отождествляются теоретический и математический объекты (например, волновая функция и её математические свойства [Чебанов, 1983]). Выбор идеализированного объекта – труднейшая теоретическая проблема, имеющая решающее значение для построения физической теории (вспомним четырехмерное «пространство – время» для специальной теории относительности).

Выбор идеализированного объекта индуцирует введение целой *системы фундаментальных понятий (физических величин)*, специфических для каждой теории. В классической механике такими величинами являются сила, вес, масса, тяготение, скорость движения и др. Каждая физическая величина характеризует какое-либо свойство идеализированного объекта. Вся совокупность физических величин теории подразделяется на два класса – «наблюдаемые» (например, вес объекта) и «ненаблюдаемые», которые не могут быть непосредственно измерены на опыте (например, ускорение движения). Это разделение физических величин приводит к еще двум элементам «основания» теории: *процедурам измерения* [Розенберг, 1995] и *правилам действия над физическими величинами*. Оба эти элемента задают процедуры или правила соотнесения физических величин с тем или иным и численным значением. Отметим, что правила действия над физическими величинами (иными словами, математизация физики) опираются на тот или иной математический аппарат (классическая механика потребовала введения дифференциального и интегрального исчисления), что должно рассматриваться как своеобразный «язык» теории [Межжерин, 1974; Чебанов, 1983].

Главнейшим структурным элементом «ядра» *физических теорий* является *система законов* – уравнений, задающих связь и характер изменения физических величин в пространстве и во времени. Каждая физическая теория опирается на характерную именно для нее систему уравнений: классическая механика – на законы Ньютона, электродинамика – на уравнения Максвелла,

теория относительности – на уравнения Эйнштейна. Логическая завершенность системы законов свидетельствует о высокой степени разработанности теории (о широком охвате наиболее существенных сторон определенного специфического фрагмента действительности). По-видимому, именно это имеет в виду **Ю.А. Пых** [2009, с. 105], когда говорит о том, что «одна из важнейших целей математической экологии в ближайшие годы – установить связь между экологическими правилами и экологическими законами, т. е. сконструировать теоретический "скелет" в экологии».

В качестве особых элементов «ядра» теорий в физике И.В. Кузнецов [1967] выделяет **законы сохранения, принципы симметрии и законы связи новых и старых теорий**.

Кроме того, особо подчеркивается наличие **мировых постоянных** (характеристических параметров), считающихся центральными пунктами физических теорий. К ним относятся скорость света, постоянная Планка, электрический заряд электрона и др. Так, введение скорости света в уравнения движения



**Пых Юрий Александрович**  
(г.р. 1944) –  
отечественный  
математик,  
биофизик,  
эколог.

ознаменовало переход от классической механики Ньютона к теории относительности Эйнштейна.

«**Вершина**» теории состоит из двух основных структурных элементов – **объяснения совокупности известных эмпирических фактов и предсказания новых явлений**. Именно через последний элемент и происходит «замыкание» структуры теории – предсказанные явления изучаются и составляют новую эмпирическую информацию, которая обрабатывается с позиций теории и включается в ее эмпирический базис, создавая расширенный эмпирический базис. Подтвержденные предсказания служат упрочению «основания» теории, а новые факты, которые не укладываются в ее рамки, могут стать первичным эмпирическим базисом новой, более совершенной теории.

Наконец, последним элементом структуры физических теорий, находящимся несколько «в стороне» от целостного здания теории, [Кузнецов, 1967] является **общая интерпретация основного содержания теории**, дающая философское истолкование основных понятий и законов теории, её исходных идей и достигнутых результатов и пытающуюся осмыслить и наметить границы применимости. Этот элемент не оказывает влияния на саму теорию, но имеет большое значение для уяснения её сущности, характера связи с другими теориями и объективной реальностью.

Подводя итог рассмотрения физического подхода к построению теории, выделю наиболее важные моменты, которые следует использовать при

построении теории в экологии. Прежде всего, отмечу, что для экосистем, как объектов сложной природы, нельзя использовать «научный метод физикализма», но можно взять за основу структуру физических теорий, «нагружая», естественно, каждый элемент новым содержанием. Главным образом это будет касаться «ядра» теории (системы законов) и её «языка» (математического описания этих законов).

В рамках содержательного (физического) подхода разберем еще одну точку зрения. Речь пойдет о статье **Р. Пайерлса** [Peierls, 1980; Пайерлс, 1983], в которой дана классификация моделей, используемых в физике. Предлагаемая им классификация не претендует на всеобщность, «её можно назвать скорее рабочей, суммирующей большой опыт деятельности Р. Пайерлса, его друзей, к которым принадлежат многие создатели современной физики, и вообще, опыт перестройки физики, происходившей в первой половине нашего века и продолжающейся поныне» [Горбань, Хлебопрос, 1988, с. 28].

Вот эти 7 типов моделей по Пайерлсу:

- гипотеза (такое могло бы быть)<sup>9</sup>;
- феноменологическая модель (ведем себя так, как если бы);
- приближение (что-то считаем очень малым или очень большим);
- упрощение (опустим для ясности некоторые детали);
- эвристическая модель (количественного подтверждения нет, но модель способствует более глубокому проникновению в суть дела);
- аналогия (учтем только некоторые особенности);
- мысленный эксперимент (главное состоит в опровержении возможности).



**Пайерлс  
Рудольф Эрнст**  
(Sir Rudolf Ernst Peierls;  
1907-1995) –  
немецкий,  
британский  
физик-теоретик;  
иностраннный  
член АН СССР  
и РАН.



**Горбань  
Александр  
Николаевич**  
(г.р. 1952) –  
отечественный,  
британский  
математик,  
биофизик.

**Хлебопрос  
Рем Григорьевич**  
(г.р. 1931) –  
отечественный  
математик,  
эколог.



**А.Н. Горбань и Р.Г. Хлебопрос** [1988] добавили еще один тип моделей:

<sup>9</sup> Названия типов и краткие комментарии в скобках принадлежат Р. Пайерлсу.

- демонстрация возможности (главное – показать внутреннюю непротиворечивость возможности).

Замечу, что все интерпретации предложенных типов моделей и примеры, естественно, заимствованы из физики. Так как в свое время, расширенный список законов экологии уже обсуждался [Реймерс, 1984, 1994; Розенберг, 1991а; Розенберг и др., 1999; Краснощеков, Розенберг, 2002], то попробую «наполнить» эти типы экологическим содержанием.

### **Гипотеза (такое могло бы быть).**

*Гипотеза* (греч. *hypothesis* [от др.-греч. ὑπόθεσις] – основание, предположение, от *hypó* – под, внизу и *thésis* – положение; вслед за "Большой Советской Энциклопедией"; 3-е изд.) – предположение; то, что лежит в основе – причина или сущность. Гипотеза – выраженное в форме суждения (или системы суждений) предположение или предугадывание чего-либо. Гипотезы создаются по правилу: «то, что мы хотим объяснить, аналогично тому, что мы уже знаем». Любая гипотеза должна быть опровержима хотя бы в принципе; неопровержимые предположения гипотезами не являются. Естественно, что гипотеза должна быть проверяемой. Перечислю 38 гипотез, которые я выделил в ходе обсуждения 12 основных концепций современной экологии [Розенберг, 1991а; Розенберг и др., 1999]:

- гипотеза компенсации (замещения) экологических факторов В.В. Алёхина<sup>10</sup> и Э. Рюбеля (E. Rübeler);
- гипотеза незаменимости фундаментальных факторов В.Р. Вильямса;
- гипотеза равновесия К. Петерсона (C. Peterson);
- гипотеза А. Николсона (A. Nicholson);
- гипотеза равных затрат Р. Фишера (R. Fisher);
- гипотеза дифференцированной специализации полов В.А. Геодакяна;
- гипотеза лимитирования численности популяций Х. Андресвоты (H. Andrewartha) – Л. Бирча (L. Birch);
- гипотеза «распределения риска» П. Бура (P. Boer) и Я. Редингиуса (J. Reddingius);
- гипотеза саморегуляции популяций Д. Читти (D. Chitty);
- гипотеза обеднения разнородного животного вещества в островных его сгущениях Г.Ф. Хильми;
- гипотеза циклического перенаселения популяций;
- гипотеза о представлении видов в форме совокупности особей–популяций С.С. Четверикова;

<sup>10</sup> При перечислении этих 38 гипотез я из-за экономии места позволю себе не приводить портреты их авторов (тем более что большая часть из них приводится в других местах текста или их можно увидеть в еще одной моей работе [Розенберг, 2004]).

- гипотеза абиотической регуляции численности популяции;
- гипотеза биоценотической регуляции численности популяции К. Фридерикса (K. Friedericks);
- гипотеза поведенческой регуляции численности популяции Дж. Кристиана (J. Christian) и Д. Дейвиса (D. Davis);
- гипотеза экологического дублирования;
- гипотезы альфа-, бета- и гамма-разнообразия Р. Уиттекера (R. Whittaker);
- гипотеза краевого (экотонного) эффекта;
- гипотеза экосистемы А. Тэнсли (A. Tansley);
- гипотеза биогеоценоза В.Н. Сукачева;
- гипотеза консортивных связей В.Н. Беклемишева – Л.Г. Раменского;
- индивидуалистическая гипотеза Л.Г. Раменского – Г. Глизона (H. Gleason);
- гипотеза градиентов видов (эко-, топо-, хроноклины) и сообществ (цено-эко-, ценотопо-, ценохроноклины);
- гипотеза сообществ–единиц;
- гипотеза моноклимакса Ф. Клементса (F. Clements);
- гипотеза поликлимакса Г. Ничолса (G. Nichols) – А. Тэнсли (A. Tansley);
- гипотеза климакс-мозаики Р. Уиттекера (R. Whittaker);
- гипотеза подвижного равновесия А.А. Еленкина
- гипотеза пищевой корреляции (*коэволюции*) В. Уини-Эдвардса (V. Wynne-Edwards);
- гипотеза красной королевы (*The Red Queen; примат биотических факторов в эволюции*) Л. Ван Валена (L. Van Valen) и М. Розенцвейга (M. Rosenzweig);
- гипотеза обусловленности эволюции сукцессией Р. Маргалефа (R. Margalef);
- стационарная гипотеза (*примат абиотических факторов в эволюции*);
- гипотеза абиссальных сгущений жизни;
- гипотеза Геомериды В.Н. Беклемишева;
- гипотеза Геи Дж. Лавлока (J. Lovelock) – Л. Маргулис (L. Margulis);
- гипотеза биотической регуляции В.Г. Горшкова;
- гипотеза однонаправленности потока энергии;
- гипотеза константности В.И. Вернадского.

Все эти гипотезы подробно обсуждались [Розенберг и др., 1999]; здесь проиллюстрирую лишь первую из них.

*Гипотеза компенсации (замещения) экологических факторов* связана с именами геоботаников **В.В. Алёхина** [1935, 1986] и **Э. Рюбеля** [Rübel, 1935]: отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован каким-либо другим близким (аналогичным) фактором. Организмы не являются «рабами» физических факторов (условий среды): они сами и приспосабливаются, и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние тех или иных факторов.

У животных (особенно крупных) с хорошо развитой локомоторной способностью, компенсация факторов возможна благодаря адаптивному поведению – они избегают крайностей местного градиента условий. Как показали исследования, рептилии, искусно чередуя периоды пребывания в норах с выходами наружу, способны поддерживать свою внутреннюю температуру на достаточно постоянном и оптимальном уровне. Лабораторные исследования на ящерице *Tiliqua* показало, что она способна поддерживать температуру тела между 30 и 37 °С, передвигаясь между участками, температура которых колебалась от 15 до 45 °С.



**Алехин Василий Васильевич** (1882-1946) – отечественный ботаник, эколог, геоботаник.



**Рюбель Эдуард** (Eduard August Rübel; 1876-1960) – швейцарский ботаник, физиолог растений.



**Одум Юджин** (Eugene Pleasants Odum; 1913-2002) – американский эколог.

**Ю. Одум** [1975, с. 140] приводит такой пример: некоторые моллюски (в частности, *Mytilus galloprovincialis*) при отсутствии (или дефиците) кальция могут строить свои раковины, частично заменяя кальций стронцием при достаточном содержании в среде последнего.

Легче всего эта гипотеза иллюстрируется на примере полифагов, способных «переключаться» с одного вида пищи на другой внутри группы кормов. Климатические факторы могут замещаться биотическими (вечнозеленые виды южных растений в континентальном климате могут расти в подлеске под защитой верхних ярусов, создавая собственный биоклимат).

**В.К. Трапезников** [1983; Трапезников и др., 1999] в серии экспериментов показал, что локальное внесение удобрений в известной степени компенсирует недостаток влаги, позволяя сельскохозяйственным растениям достигать сходных физиологических показателей. Также показано, что некоторым растениям нужно меньше цинка, если они растут не на ярком солнечном свете, а в тени; в этих условиях имеющееся в почве количество цинка уже не становится лимитирующим.



**Трапезников  
Валентин  
Кузьмич**  
(г.р. 1931) –  
отечественный  
физиолог  
растений.

### **Феноменологическая модель (ведем себя так, как если бы...).**

Для физических систем этот тип моделей Р. Пайерлс [1983, с. 318] интерпретирует следующим образом: «данное физическое явление могло бы быть объяснено путем привлечения определенного механизма, однако имеющихся свидетельств недостаточно, чтобы убедить нас в справедливости такого истолкования».

Очень многие математические модели (прежде всего, в демэкологии) попадают под данный тип. В качестве примера рассмотрим классическую модель системы «хищник–жертва», предложенную А. Лоткой [Lotka, 1925] и В. Вольтерра [Volterra, 1926a,b, 1931; Вольтерра, 1976].

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1 \cdot (r_1 - b \cdot N_2) \\ dN_2/dt &= N_2 \cdot (k \cdot b \cdot N_1 - m) \quad , \end{aligned}$$

где  $N_i(t)$  – плотность популяций  $i$  в момент времени  $t$  (в системе «хищник–жертва»,  $i = 1$  – «жертва»,  $i = 2$  – «хищник»);  $r_i$  – скорость экспоненциального роста популяций;  $m$  – коэффициент естественной смертности хищников;  $b$  – коэффициент хищничества;  $k < 1$  – доля энергии, содержащейся в биомассе жертвы, которую хищник расходует на воспроизводство.

Подчеркну фундаментальное различие между жертвой и хищником: *«рысь бежит за своим ужином, а заяц – за своей жизнью»*. Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы – это распределения редких событий (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищников – распределение ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах.

Всегда представлялось заманчивым получить удовлетворительное (качественное и количественное) описание динамики этой системы «рыси–зайцы», однако такого рода попытки (например, [Leigh, 1968; Gilpin, 1973,



**Гилпин Майкл**  
(Michael E. Gilpin,  
г.р. ? ) –  
американский  
биофизик,  
кибернетик,  
эколог.

1975; Gomatam, 1974]) дали «невероятно плохие» результаты, что нашло отражение даже в названии статьи **М. Гилпина**: "Едят ли зайцы рысей?" ("Do hares eat lynx?"). Попытки «усовершенствовать» модель Вольтерра и привлечение дополнительной информации (солнечной активности, данных метеостанций "Moose Factory" и "Fort

Nore" в районе Гудзонова залива) позволили методами самоорганизации синтезировать достаточно удовлетворительную (по качеству прогноза) модель, сильно отличающуюся от уравнений «типа Вольтерра» [Брусиловский, Розенберг, 1981a] – в этом наглядно проявляются принципы системологии (несводимость объяснения и предсказания в рамках одной модели сложной системы; см. главу 1). Это не означает, что аналитическая модель хищник–жертва бесполезна в экологических исследованиях; «целью Вольтерра являлось не точное описание какой-либо конкретной ситуации (для этого обычно больше пригодны статистические регрессионные модели), а исследование общих свойств таких систем» [Свирижев, 1976, с. 250].

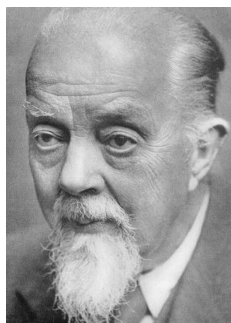
#### **Приближение (что-то считаем очень малым или очень большим).**

«В качестве характерного примера отметим закон Ома. Мы определяем сопротивление всей цепи или ее части через отношение падения напряжения к току в пределе бесконечно малого падения напряжения. Мы уже достаточно привыкли к цепям, содержащим металлические проводники, и как раз в металлах трудно создать столь сильные перепады напряжения, чтобы наблюдать заметные отклонения от линейного закона. Из сказанного легко понять, почему многие привыкают считать закон Ома в качестве закона природы, а не обычного приближения. Поучительно поэтому представить себе те эффекты, которыми пренебрегли при формулировке линейного закона, и оценить их величину в некоторых практически интересных случаях» [Пайерлс, 1983, с. 320-321].

В факториальной экологии известен *закон совокупного действия природных факторов Э. Митчеллиха* и *Б. Бауле*. Основная идея этого закона состоит в том, что «каждый из факторов роста при изменении его количества, как это мы имеем с удобрениями или количеством влаги, или при изменении напряженности (свет, тепло), соответственным образом влияет на урожай, независимо от того, находится ли он в минимуме, или нет» [Кирсанов, 1930, с. 20] и что зависимость биомассы от какого-либо одного фактора задается следующим уравнением:

$$dy/dx = k \cdot (A - y),$$





**Митчерлих  
Эйльхард**  
(Eilhard Alfred  
Mitscherlich;  
1874-1956) –  
немецкий  
почвовед,  
агротехник.



**Бауле  
Бернхард**  
(Bernhard  
Baule;  
1891-1976) –  
немецкий  
математик.

где  $y(x)$  – величина биомассы (урожая) при значении фактора  $x$ ;  $A$  – максимально возможная биомасса при оптимальном воздействии фактора  $x$ ;  $k$  – некоторый коэффициент, характеризующий действие фактора  $x$ . Величина каждого отдельного фактора в их совокупном действии различна.

Таким образом, предлагаемая модель задает линейную зависимость скорости изменения биомассы (первой производной) от величины самой биомассы (предполагается, что «повышение урожая идет пропорционально разности между максимальным и фактически полученным урожаем» [Кирсанов, 1930, с. 61]). Почему?

При переходе от лабораторных опытов в вегетационных сосудах к полевым испытаниям «мы видели также, что полевой опыт часто не позволяет делать заключения относительно запасов в почве фосфорной кислоты и калия, но при работе в сосудах мы нередко сталкиваемся с противоречивыми показаниями, как, например, на черноземе: азот дает повышение урожая в сосудах и часто не оказывает никакого эффекта на той же почве в поле» [Кирсанов, 1930, с. 48]. В дальнейшем Митчерлих уточняет свое основное уравнение, вводя дополнительный («квадратичный» по  $x$ ) член:

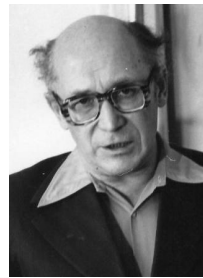
$$dy/dx = k \cdot (A - y) - k_1 \cdot x \cdot y,$$

где  $k_1$  – некоторый коэффициент, характеризующий депрессивное взаимодействие биомассы и воздействующего фактора (в частности, на величину  $k_1$  сильное влияние оказывает буферность почвы, эта величина зависит от того, какие удобрения и в каких сочетаниях вносятся в почву и пр. [Кирсанов, 1930]). Этим коэффициентом  $k_1$ , фактически, в формуле Митчерлиха учитывается лимитирующее действие высоких «доз» анализируемого фактора (*закон толерантности Шелфорда*). Аппроксимацию, калибровку и проверку работоспособности модели Митчерлиха–Бауле по данным многофакторных полевых опытов с сельскохозяйственными культурами можно найти в публикациях [Пуховский, 2010; Пуховский, Хохлов, 2010].



**Шелфорд Виктор**  
(Victor Ernest Shelford;  
1877-1968г.) –  
американский  
зоолог, эколог.

**Молчанов  
Альберт  
Макарьевич**  
(г.р. 1927) –  
отечественный  
математик,  
биофизик,  
эколог.



Таким образом, этот пример демонстрирует возможную степень приближения (упрощения) математических моделей экологических систем, что позволяет и для объяснения, и для прогнозирования использовать достаточно простой (линейный) вариант, «отбрасывая» всякую нелинейность. Но в этом случае следует помнить образное и очень точное высказывание **А.М. Молчанова** [1975, с. 135], который писал: «те биологические системы, которые не смогли охватить громадный диапазон жизненно значимых воздействий среды, попросту вымерли, не выдержав борьбы за существование. На их могилах можно было бы написать: *"Они были слишком линейны для этого мира"*. Но такая же судьба ожидает и математические модели, не учитывающие этой важной особенности жизни». Сходные рассуждения находим и у **Г.Ю. Ризниченко** [2000, с. 477, 478]: «Линейные физико-математические представления сыграли злую шутку с человечеством, культивируя представления о всеилии человеческого духа в познании и эксплуатации природы... В практическом смысле нелинейная наука решает задачу поиска способов изучения и управления стохастическими и невоспроизводимыми системами и процессами. В мировоззренческом смысле нелинейное мышление снимает антагонизмы любой природы – в этом его общечеловеческое значение».



**Ризниченко  
Галина  
Юрьевна**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
математик,  
биофизик,  
эколог.

**Свирижев  
Юрий  
Михайлович**  
(Yuri M. Svirezhev;  
1938-2007) –  
отечественный,  
немецкий  
математик,  
эколог, генетик.



В этом же контексте следует назвать и одну из последних работ **Ю.М. Свирижева** [Svirezhev, 2008], в которой дан критический обзор канонических нелинейных моделей в теоретической популяционной экологии (модели одновидовых популяций, систем хищник–жертва и конкурирующих

видов, миграции в пределах метапопуляций, трофических цепей и пр.). При этом сделана попытка ответить на вопрос: является ли «вольтеровский» тип нелинейности достаточным для описания реально наблюдаемых нелинейных взаимодействий, или мы нуждаемся в более сложном формализме (в полном соответствии с высказыванием **А. Пуанкаре**, которое Свирежев выбрал в качестве эпиграфа к своей статье: «Когда мы изучаем историю науки, мы обнаруживаем два взаимных противоположных явления: или простота скрывается за очевидной сложностью, или, напротив, очевидная простота скрывает в себе экстраординарную сложность»). Вывод Свирежева строг, прост и, в какой-то степени, ожидаем: «сложность нашего реального мира существенно выше, чем мир, подразумеваемый моделями Вольтерра» [Svirezhev, 2008, p. 101].



**Пуанкаре Анри**  
(Jules Henry Poincaré;  
1854-1912) –  
французский физик,  
математик, философ;  
иностранн. чл.-корр.  
Императорской Санкт-  
Петербургской АН.

### **Упрощение (опустим для ясности некоторые детали).**

Этот и следующие два типа моделей объединены идеей «упрощения», демонстрируя, что упрощение бывает разным. Аналитические модели строятся по незначительному числу основных, с точки зрения исследователя, переменных, и поэтому трудно ожидать, что все черты модели будут одинаково хорошо соответствовать моделируемой системе. «Так как биологические системы обычно очень велики, а количество управления, которое способен совершить любой регулятор, всегда остается ограниченным, то биологу или инженеру приходится самому делать выбор – какими параметрами системы ему можно пренебречь, а какие – контролировать» [Эшби, 1959, с. 12]. В данном случае, в качестве примера опять рассмотрим модель системы «хищник–жертва».

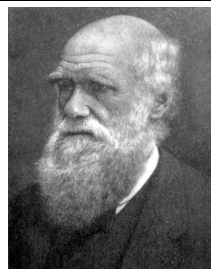
При аналитическом описании реальной системы, например, «зайцы–рыси», исследователь вынужденно идет на некоторые упрощения (зайчатину «любит» не только рысь, но и, например, красная лисица, численность популяции зайцев будет зависеть от их кормовой базы, можно учесть в описании стратегию охоты на зайце и рысей и пр. Однако, если все это учесть, то, скорее всего, на «выходе» получим имитационную модель, более пригодную для прогнозирования, чем для объяснения наблюдаемых феноменов. Неизбежные и многочисленные упрощения при построении объяснительных аналитических моделей крайне неутешительно наблюдать практикам-экологам; однако, при анализе таких моделей следует четко отдавать себе отчет в том, для каких целей построены эти модели.

**Эвристическая модель (количественного подтверждения нет, но модель способствует более глубокому проникновению в суть дела).**

Самый простой пример эвристической модели в экологии – модель экспоненциального роста численности популяции Т. Мальтуса, предложенная в 1798 г. (см. главу 5, раздел 2):

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x, \quad x(t) = x_0 e^{\varepsilon t},$$

где  $x(t)$  – некоторая характеристика популяции (численность или биомасса) в момент времени  $t$ ;  $\varepsilon$  – разница между коэффициентами рождаемости и смертности,  $x_0$  – характеристика популяции в начальный момент времени  $t = 0$ . Эта модель послужила одним из отправных пунктов для **Ч. Дарвина** при создании теории эволюции видов.



**Дарвин Чарльз**  
(Charles Robert Darwin;  
1809-1882) –  
британский врач,  
естествоиспытатель,  
натуралист; чл.-корр.  
Императорской Санкт-  
Петербургской АН.

Замечу, что модель Мальтуса имеет весьма ограниченную сферу применения (количественная адекватность очень незначительна), так как соответствует только определенным фазам роста популяций.

**Аналогия (учтем только некоторые особенности).**

Здесь в качестве примера назову модель ярко механистического характера, которая сегодня представляет, в основном, исторический интерес – модель подвижного равновесия **А.П. Ильинского** [1921]:



**Ильинский  
Алексей  
Порфирьевич**  
(1888-1945) –  
отечественный  
ботаник,  
геоботаник.

$$y(t) = \frac{p}{q} + \frac{a}{2} \sin[x(t)],$$

где  $y(t)$  – характеристика популяции (например, встречаемость в определенном месте в момент времени  $t$ ;  $p$  – сумма «наследственных потенций»;  $q$  – условия конкретного местообитания, которые ограничивают осуществление этих потенций;  $a$  – амплитуда колебаний внешней среды (или условий, находящихся в минимуме в соответствии с *законом Либиха*),  $x(t)$  – функция времени. Если  $x = 0$ , то  $y = p/q$  представляет собой «тип» данного местообитания, выраженный через среднюю величину интересующего нас параметра (встречаемости).

Таким образом, в рамках данной гипотезы процесс управления сукцессией и достижения климаксового состояния «отдан» только абиотическим компонентам экосистемы. По-видимому, в этом и слабость, и сила данной модели, которая подвергалась критике с момента ее появления.

**Мысленный эксперимент (главное состоит в опровержении возможности).**

Этот тип моделей несколько отличается по своей природе от остальных. Он носит название мысленного (немец. *Gedanken*) эксперимента и служит, в первую очередь, для ниспровержения выдвинутых гипотез (например, цикл Карно в термодинамике, задающий предельный значения КПД тепловой машины, работающей в заданном температурном диапазоне) или демонстрации невозможности некоторого процесса без нарушений уже принятых закономерностей (демон Максвелла в той же термодинамике).

Экологическим «эквивалентом» мысленного эксперимента в экологии, пожалуй, следует признать часто обсуждаемые «организменные аналогии» для экосистем (соотношение дискретности и непрерывности в экосистемах). Прежде всего, они связаны с именем **Ф. Клементса** [Clements, 1916, p. 124]: «Единица растительности климакс-формация является органическим энтитетом. Формация зарождается, растет, созревает и умирает как организм... Далее, каждая климакс-формация способна вновь самозарождаться, повторяя точно в более важных чертах ступени своего развития». Замечу, что Клементс продолжил философско-позитивистские аналогии английского философа **Г. Спенсера**, считавшего, что человеческое общество есть организм



**Клементс  
Фредерик**  
(Frederic  
Edward  
Clements;  
1874-1945) –  
американский  
ботаник,  
эколог.

**Спенсер  
Герберт**  
(Herbert  
Spenser;  
1820-1903) –  
британский  
философ,  
социолог.



(классы общества – органы этого «организма»). Наиболее полный и интересный обзор истории, становления и современного состояния концепции континуума приведен в монографии **Б.М. Миркина** и **Л.Г. Наумовой** [1998].

Анализ причин, приводящих к дискретности и континууму, позволил **В.С. Ипатову** и **Л.А. Кириковой** [1997, с. 228] выделить среди них взаимоисключающие пары (см. табл. 7.1).

			
<b>Миркин Борис Михайлович</b> (г.р. 1937) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.	<b>Наумова Лениза Гумеровна</b> (г.р. 1947) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.	<b>Ипатов Виктор Семёнович</b> (г.р. 1930) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.	<b>Кирикова Людмила Александровна</b> (1929-2004) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.

Таблица 7.1

**Причины непрерывности и дискретности растительности**

<b>Причины непрерывности</b>	<b>Причины дискретности</b>
1. Постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве (непрерывность экотопа).	1. Наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих факторов (дифференцированность экотопа).
2. Неспецифичность воздействия видов на среду.	2. Специфичность трансформации среды растениями.
3. Равномерность воздействия на среду природных факторов («растекание» видов в пространстве).	3. Катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов.
4. Непрерывность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека.	4. Дискретность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека.
5. Отсутствие экологических групп видов.	5. Наличие экологических групп видов.

Если принять эти пять пар причин за основу, то на конкретном участке пространства возможно возникновение  $2^5 = 32$  различных ситуаций, проанализировать которые достаточно сложно в силу того, что каждая из причин может оказывать различное по силе влияние, зачастую «уравновешивая» или «заменяя» другие причины. Однако, учитывая, что причины 1, 3, 4 и 5, в известной мере, отражают разные стороны одной комплексной причины, связанной с характером воздействия среды на растения, эту схему можно редуцировать всего до двух причин: непрерывности - дискретности экотопа и специфичности - неспецифичности воздействия растений на среду; тогда число возможных ситуаций сокращается до четырех ( $2^2 = 4$ ).

Две «крайние» ситуации легко задают необходимые условия существования непрерывности (непрерывность экотопа и неспецифичность воздействия видов на среду) и дискретности (дифференцированность экотопа и спе-

цифичность трансформации среды растениями). Правда, в последнем случае возможна ситуация «несовпадение границ» основных причин, что приведет к возникновению более «пестрой картины» в распределении растительности, которая может идентифицироваться как непрерывность. Ситуация постепенности изменения среды и специфичности воздействия на нее растений будет в значительной степени зависеть от числа эдификаторов: для одного эдификатора (бореальная растительность) в этом случае можно говорить о дискретности; в случае полидоминантности (например, луговая растительность) на фоне непрерывности воздействия среды происходит «наложение» полей воздействия эдификаторов, что приводит к возникновению непрерывности. Наконец, при неспецифичности воздействия видов на среду и наличии переломных пунктов в воздействии экологических факторов будет наблюдаться дискретность (влияние снежного покрова на растительность тундры – по данным В.Д. Александровой; см.: [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 229].



**Александрова  
Вера Даниловна**  
(1910–1989) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог,  
эколог.

**Тэнсли Артур**  
(Arthur George  
Tansley;  
1871–1955) –  
британский  
ботаник,  
фитоценолог,  
эколог.



Достаточно прямолинейные аналогии Клементса между организмами и сообществами с самого их появления подвергались критике. Так, А. Тэнсли [Tansley, 1920, p. 122] отрицал такие аналогии: «из того, что единицы растительности выгодно рассматривать как органические целостности, нельзя заключить, что сравнение с организмами, которое до известного предела может быть оправдано, оправдывало бы нас при аргументации, которой мы объясняем сущность и развитие единицы растительности исходя из сущности и развития самого организма».

С этих позиций можно говорить о превалировании непрерывности над дискретностью в растительности, однако само наличие «дилеммы дискретность – непрерывность» заставляет использовать различные методы изучения растительности и экосистем в целом – и классификацию, и ординацию, причем классифицируют не только дискретные, но и непрерывные сообщества (например, растительные сообщества лугов), так же, как и ординируют существенно дискретные сообщества (например, «крест Сукачева» для типов еловых лесов).

### **Демонстрация возможности (главное – показать внутреннюю непротиворечивость возможности).**

Модели этого типа – это тоже модели мысленного эксперимента, но если в предыдущем случае (опровержение возможности) проводился эксперимент с более или менее реальными объектами (тот или иной тип расти-



тельного сообщества, например), то для данного типа это не обязательно, хотя, конечно, желательно. Главное здесь – демонстрация того, что предполагаемое явление не противоречит основным принципам и внутренне непротиворечиво [Горбань, Хлебопрос, 1988]. В экологии, пожалуй, этому типу моделей лучше всего соответствуют различные представления об эволюции экосистем (филоценогенез)<sup>11</sup>.

<sup>11</sup> Здесь уместно вспомнить Изадора Наби (Isadore Nabi; иногда Isidore Nabi или Isador Nabi) – псевдоним группы экологов-эволюционистов (**Р. Левонтин**, **Р. Левинс**, **Р. Мак-Артур** и **Л. Ван Вален**), которые в 60-х годах прошлого столетия, вдохновленные коллективом математиков, писавших под псевдонимом Николая Бурбаки (Nicholas Bourbaki), пытались разработать «единую теорию» эволюционной биологии. Вскоре проект был прерван и в 80-х годах имя «Изадор Наби» использовалось ими в сатирико-критических («козьмапругтовских») целях [Nabi, 1980, 1981a,b и др.]. Особо отмечу «Эволюционную интерпретацию английского сонета» [Nabi, 1980], в которой «обосновывается» оптимальность 14-строчного сонета как части поведения ухаживания в контексте «Социобиологии» **Э. Уилсона** [Wilson, 1975] и «Эгоистичного гена» **Р. Докинза** [Dawkins, 1976] (14 – это подгармоника 28-дневного менструального цикла, что свидетельствует о «глубоких инстинктивных ритмах»; народы, пишущие сонеты, – самые успешные в мире; нет никаких свидетельств о том, что неандертальцы писали сонеты, потому и вымерли; наконец, сонет редко встречается в гей-литературе...).



**Левонтин Ричард** (Richard [Dick] Charles Lewontin; г.р. 1929) – американский генетик, биолог-эволюционист.



**Левинс Ричард** (Richard [Dick] Levins; г.р. 1938) – американский математик, эколог.



**Мак-Артур Роберт** (Robert Helmer MacArthur; 1930-1972) – американский математик, эколог, генетик, биогеограф.



**Ван Вален Ли** (Leigh M. Van Valen; 1935-2010) – американский биолог-эволюционист.



**Уилсон Эдвард** (Edward Osborne Wilson; г.р. 1929) – американский энтомолог, этолог, эколог, биогеограф.

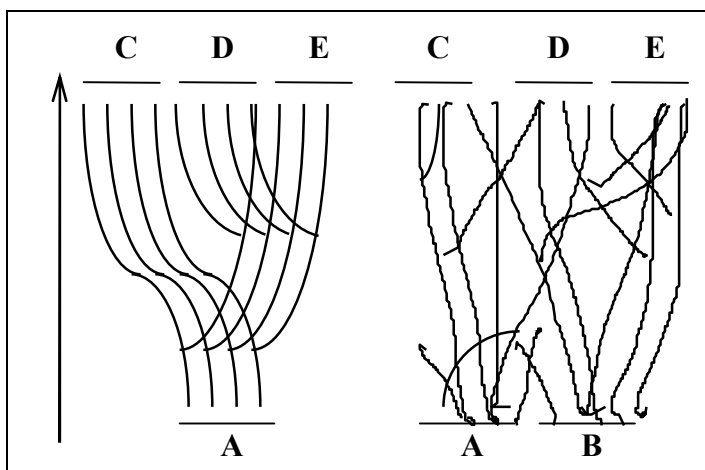


**Докинз [Доукинз] Ричард** (Clinton Richard [Dick] Dawkins; г.р. 1941) – британский этолог, эволюционный биолог, популяризатор науки.



В соответствии с двумя основными представлениями о структуре и функционировании экосистем («организмизмом» и непрерывностью) различают две модели эволюции – эволюция экосистем как целостностей (параллельная) и сетчатая модель эволюции (см. **рис. 7.1**).

Сторонники дискретного видения экологического мира рассматривают эволюционный процесс как взаимоприспособление (*коадаптацию*) видов экосистемы: чем дольше существует экосистема, тем более «подогнаны» друг к другу виды. Возникновение новых типов экосистем рассматривается ими как следствие процесса «гибридизации» исходных типов, называемых *вкладчиками*.



**Рис. 7.1.** Графическое изображение двух направлений в ассоциации видов в процессе эволюции (каждая линия представляет один вид).

На **рис. 7.1 слева** – параллельная эволюция, три сообщества (C, D и E) происходят от исходного, древнего сообщества A; **справа** – сетчатая модель эволюции; центры популяций древних видов распределены вдоль градиента окружающей среды, A и B – древние типы сообществ; через эволюционное время виды произвольно изменяют распределение по градиенту, часть из них эволюционирует параллельно, некоторые разделяются на два и более вида, другие погибают, одни эволюционируют в направлении выхода из данного древнего сообщества, иные проникают в новое сообщество из других сообществ. После периода эволюции «на выходе» различимы три сообщества (C, D и E), общее число видов несколько увеличилось, и их распределение по

градиенту характеризуется как «более непрерывное»; наконец, виды каждой группы имеют различную эволюционную историю возникновения ассоциации с другими видами.

Эти два гипотетических типа эволюции сообществ представляют собой *модели демонстрации возможностей*. Каждая из них – непротиворечива в рамках основных парадигм. В силу дедуктивного характера этих моделей (а модели данного типа, неизбежно, должны быть дедуктивными), они не требуют ни своего подтверждения, ни опровержения.

\*   \*  
\*   \*

Рассмотренные восемь типов моделей – это восемь исследовательских позиций при моделировании. В добавлении к ним А.Н. Горбань и Р.Г. Хлебопрос [1988] формулируют четыре дополнительных тезиса:

- Модель никогда не бывает полностью идентична реальному объекту.
- При построении любой модели обычно не учитываются какие-нибудь уже известные (воспринимаемые) стороны реальности.
- При построении и использовании модели всегда, так или иначе, применяются умозаключения по аналогии – а как иначе можно пройти путь от реального объекта к идеальному и обратно?
- При построении модели всегда мысленно «проигрывается» существование (движение, поведение, функционирование) идеальных объектов в возможном мире. Здесь есть место мысленному эксперименту и демонстрации возможности.

Эти тезисы в интерпретации авторов, и не согласуются с классификацией (так, первый из них приходит в противоречие с первым типом моделей: реальность не может совпадать с моделью, поэтому предположение «такое могло бы быть» никогда не выполняется), и тут же обосновывается ими (с использованием *постулата презумпции осмысленности*<sup>12</sup>) их соответствие классификации моделей.

«Общим элементом для всех этих разных типов моделей служит то, что они помогают нам более ясно представить существо физических (*добавлю, – и экологических. – Г.Р.*) проблем путем анализа упрощенных ситуаций, более доступных нашей интуиции. Эти модели служат ступеньками на пути к рациональному объяснению реальной действительности» [Пайерлс, 1983, с. 332].

---

<sup>12</sup> Понять можно то, что имеет смысл. *Презумпция осмысленности* – гносеологический постулат понимания, согласно которому каждое положение должно считаться осмысленным и имеющим основания, пока скрупулезно не показано обратное (см., например, [Попович, 1982]).

#### 4. Системный подход

Ни у кого не вызывает сомнений тот факт, что экологические системы относятся к объектам сложной природы (см., например, [Розенберг, 1988; Розенберг и др., 2002 и др.]). Именно этим и объясняются различия в методологиях изучения физических и биологических систем. Как было показано выше, физика направлена на изучение (пусть даже очень сложными методами) простых явлений, в то время как биология пытается сравнительно простыми методами исследовать сложнейшие объекты материального мира. При этом, в отличие от «приоритета» аддитивных энергетических взаимодействий в физике, в биологии на первый план выступают структурно-функциональные особенности организации биосистем, что и привело к неудаче «неадаптированного» физического подхода при построении «всего здания» теоретической биологии – «физиков в биологии интересуется то, что менее всего интересуется в ней биологов» [Межжерин, 1974, с. 100]. Таким образом, для теоретической физики системность объектов – это нечто случайное, без чего она может благополучно обойтись, в то время как для теоретической биологии, по видимому, это единственный путь развития [Старостин, 1974; Jørgensen et al., 2007].

Системный подход в экологии (в отличие от физического) не интересуется взаимодействиями видов [Миркин, Розенберг, 1978а; Флейшман, 1986; Розенберг, 1988]. Он рассматривает в качестве элементарных объектов целые экосистемы и их функциональные блоки, не затрагивая их внутреннюю структуру. Представления этого подхода во многом заимствованы из кибернетики, теории систем и некоторых разделов термодинамики. Экологический мир при этом представляется состоящим из отдельных – дискретных и целостных – экосистем [Розенберг, Смелянский, 1997], которые, в свою очередь, образованы несколькими структурно-функциональными блоками. Так же, как и при содержательном (физическом) подходе, экосистемы сами по себе стабильны или стационарны. В этом состоянии для них характерны некоторые постоянные соотношения между блоками, выражаемые, например, в виде пирамид энергии или биомассы. Блоки связаны между собой потоками энергии и информации, образуют трофические цепи, понимаемые при системном подходе несколько иначе, чем при физическом. Сукцессия экосистем представляет собой процесс их самоорганизации.

«Три кита» физикализма в системологии приобретают полностью противоположное содержание (см. таблицу в разделе 7 главы 1). Прежде всего, объекты исследования требуют *целостного изучения* (отказ от редукционизма), что связано с наличием у сложных систем таких свойств, которые не

выводятся из знания их для отдельных элементов системы (существенная не-аддитивность этих свойств). Например, можно экспериментально определить устойчивость к некоторому загрязнителю растений каждого вида, входящего в интересующее нас растительное сообщество, но это знание не позволит определить устойчивость к загрязнению самого сообщества.

Второй принцип – *экспериментальность* – также получает другое звучание. В природе легко указать объекты, которые являются уникальными (например, Самарская Лука или оз. Байкал) или очень протяженными и неоднородными по своей внутренней структуре (например, биом тайги). В этой ситуации естественнонаучное понятие «эксперимент» расширяется за счет экспериментирования на ЭВМ с моделями тех или иных природных объектов [Флейшман, 1982]. Более того, «перенос» приобретенного в этом случае знания на сходные объекты возможен лишь на качественном уровне.

Так, американские экологи под руководством **Дж. Вудвелла** [Woodwell, 1962, 1963] в течение многих лет экспериментально изучали влияние источника гамма-излучения с радиусом действия около 150 метров на изменение растительности дубово-соснового леса в Брукхейвенской национальной лаборатории на о. Лонг-Айленд.

Они установили, что наиболее устойчивы к радиоактивному излучению – почвенные водоросли, мхи, лишайники, далее следуют осоки, вереск, дуб и самой слабой оказывается сосна (анализ показал, что в целом устойчивость об-

ратно скоррелирована с размером хромосом). Этот очень интересный вывод нельзя применить, например, к тропическому лесу хотя бы по той простой причине, что там сосна не растет... Таким образом, данное экспериментальное (в «физикалистском смысле») исследование представляет несомненную ценность с методической точки зрения, но не может помочь (имеется ввиду, прежде всего, количественный прогноз) в изучении аналогичных изменений не только в тропиках, но и в самом Брукхейвенском лесу в целом, так как экспериментом была охвачена лишь его незначительная часть (около семи гектаров).

Наконец, системология «восстановила» в правах *категорию цели*, а **Б.С. Флейшман** [1982, с. 27] даже предложил понятие «объективной телеологии» с экспериментальным определением цели биосистем. Так, согласно классификации необратимых изменений растительности **В.Н. Сукачева** [1954] с некоторыми дополнениями [Миркин, Розенберг, 19786], можно считать, что автогенные сукцессии (как сингенез, так и эндоэкогенез) направлены на стабилизацию продуктивности (стратегическая цель растительного со-



**Вудвелл  
Джордж**  
(George M.  
Woodwell;  
г.р. 1935) –  
американский  
радиобиолог,  
эколог.

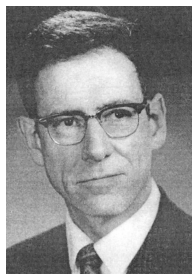
общества), которая может достигаться различными способами (например, за счет компенсаторной функции видов, когда один вид без «ущерба» для сообщества заменяется другим – тактическая цель). При этом следует учитывать, что современные представления об автогенных сукцессиях не ставят в прямую зависимость рост биоразнообразия, повышение сложности пространственной структуры и продуктивности сообществ при движении к климаксу. «Более того, возможна смена прогрессивной сукцессии с нарастанием продуктивности и флористического богатства регрессивной с обратными тенденциями. Пики продуктивности и разнообразия наблюдаются в предклимаксовых стадиях, причем могут не совпадать: самое продуктивное сообщество вовсе не обязательно должно быть самым устойчивым и самым богатым видами» [Миркин, Наумова, 1998, с. 176].



**Флейшман**  
**Бенцион Семёнович**  
**[Шимонович]**  
(г.р. 1926) –  
отечественный  
математик, системолог.



**Сукачёв**  
**Владимир Николаевич**  
(1902-1982) –  
отечественный ботаник,  
геоботаник, лесовед,  
эколог; академик АН СССР.



**Уиттекер Роберт**  
(Robert Harding  
Whittaker; 1920-1980) –  
американский эколог,  
ботаник, фитоценолог.

**Р. Уиттекер** [1980] указывает ряд особенностей, характерных для эндоэкогенетических сукцессий – прогрессивное развитие почв, увеличение высоты, биомассы и ярусного расчленения растительных сообществ, возрастание запаса элементов минерального питания в почве и растениях, возрастание продукции, увеличивающийся «контроль» микроклимата со стороны самого фитоценоза, увеличение видового разнообразия, континуумобразный характер смены видовых популяций по оси времени от небольших по размерам и недолговечных растений к более крупным и более долговечным и, наконец, возрастание относительной устойчивости сообществ. Все эти процессы могут рассматриваться как «движение» сообщества к некоторой цели, например, к климаксовому состоянию. Как было показано в работе [Шварц, 1967], стратегия жизни сводится к самоулучшению условий своего существования; тактически эта задача решается путем реализации «себе на пользу» всех внешних воздействий.

Новая системная методология заставляет с иных позиций подходить и к выбору системных параметров исследуемых сложных объектов, и к форми-

рованию связывающих их законов. Различия между простыми и сложными (системными) свойствами сложных объектов уже обсуждались ранее (пожалуй, основной параметр различия – аддитивность свойств; наиболее подробно см. [Розенберг и др., 1999]).

П.М. Брусиловский [1985] представляет биологическое знание в виде упорядоченного набора четырех основных элементов:

- множества биосистем,
- множества их целостных (сложных) характеристик,
- различных отображений между этими двумя множествами и
- множества отношений между отдельными биосистемами из первого множества.

Для экологии множеством биосистем будет множество различных экологических объектов (биомы, экосистемы, синузии, ценочейки и пр.). Законы теоретической экологии должны быть направлены на вскрытие именно отношений между экосистемами и их целостными характеристиками, – какие экосистемы обладают теми или иными целостными характеристиками, и какие целостные характеристики присущи экологическим объектам. Например, растительное сообщество может характеризоваться такими целостными параметрами как устойчивость, сложность, живучесть, а такая характеристика как замкнутость присуща фитоценозу и отсутствует у пионерной группировки. Наконец, множество отношений между экологическими объектами определяет многообразие явлений и процессов (например, непрерывный характер изменений растительности в пространстве и во времени). Теоретическая экология, таким образом, должна дать «полный список» экосистем, их целостных характеристик и задать формализованные отношения как между этими двумя множествами, так и между объектами первого из них. Естественно, что такая задача (составление «полного списка») чрезвычайно сложна для одного автора и потому настоящая работа является лишь конспектом теоретической экологии.

*Физикализм* исследует простые свойства простых и сложных систем, т. е. практически независимые свойства. Модели отношений между физическими объектами и их простыми свойствами формулируются на основе экспериментов и рассматриваются как *простые законы природы*. Иными словами, законы являются постулатами, установленными на основе проведенных ранее экспериментов для объяснения и прогнозирования будущих (индуктивный способ построения физической теории: от частного к общему; [Флейшман, 1982]). Уязвимость такого способа формирования законов состоит в том, что достаточно одного эксперимента, «не укладывающегося» в рамки предложенного закона, чтобы опровергнуть его.

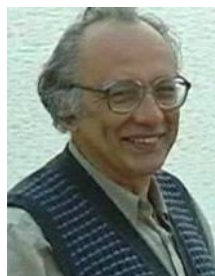
*Системология* для построения *теории сложных систем* использует другой логический подход – дедукцию (движение от общего к частному).

Б.С. Флейшман [1982; Fleishman, 1995] предложил три основных принципа системологии, с помощью которых можно строить законы, и указал конструктивный путь их построения через создание моделей потенциальной эффективности сложных систем.

- В соответствии с *первым принципом* (формирования законов) постулируются осуществимые модели (т. е. задается дедуктивный характер построения теории), из которых в виде теорем выводятся законы сложных систем. Это отличает законы системологии от законов физики, а дополнительное требование осуществимости – от теорем математики.
- *Второй принцип* (рекуррентного объяснения) задает вывод свойств систем данного уровня, исходя из постулируемых свойств элементов – систем непосредственно нижестоящего уровня и связей между ними (так, свойства экосистемы должны выводиться из постулируемых свойств и связей составляющих её популяций растений и животных, свойства популяций – из свойств и связей особей и т. д.). Данный принцип узаконивает при исследовании эмерджентных свойств сложных систем отказ от редукционизма.
- *Третий принцип* (минимаксного построения моделей) указывает, что теория должна состоять из простых моделей систем, каждая из которых хотя бы в минимальной (*min*) степени отражает нарастающий (*max*) уровень сложности поведения систем. Принцип, фактически, в качестве «платы» за простоту моделей сложных систем устанавливает множественность и оценочность (неадекватность оригиналу) этих моделей.

Иными словами, рекомендуется строить простые модели сложных систем, структура и поведение которых оптимальны в некотором смысле. Эти модели будут выполнять роль законов потенциальной эффективности поведения сложных систем. Знание предельных законов имеет и непосредственный практический интерес, так как избавляет исследователя от бесплодных усилий типа поиска *perpetuum mobile* и более реально задает возможную область существования изучаемой системы.

Еще один вариант системного (точнее, *полисистемного*) построения экологической теории предлагается **А.К. Черкашиным** [1997, 2005]. «Принципиальное, качественное различие системных и полисистемных подходов заключается в том, что полисистема – не система, полисистема –



**Черкашин Александр Константинович**  
(г.р. 1952) –  
отечественный  
географ, эколог.

антисистема. Система подразумевает наличие элементов и связей между ними, того общего, что позволяет одному элементу "перетекать" в другой... Полисистема – в общем, тоже система, но совершенно нового качества строения и связей. В полисистеме, напротив, все её части изолированы, не связаны, независимы, *расслоены на непересекающиеся составляющие*. Реализуется системный принцип *единства многообразного*... Так, если моносистема – лист, то полисистема – блокнот, а не один очень толстый лист» (*выделено автором. – Г.Р.*) [Черкашин, 2005, с. 17]. При этом, полисистема рассматривается как множество непересекающихся (независимых, ортогональных) разнокачественных слоев, которые связаны друг с другом посредством различного рода отображений (морфизмов). В этом можно видеть реализацию редуccionистского метода (подчеркну, не методологии; см. раздел 1.5); соотношение «система – полисистема» выступает в качестве своеобразной иллюстрации соотношения «непрерывность – дискретность» для экосистем.



**Коммонер Барри**  
(Barry Commoner; 1917-2012) – американский эколог, общественный деятель.

В какой то степени, реализацией полисистемного принципа моделирования является экспертно-информационная система REGION [Rozenberg, Shitikov, 1993; Розенберг, 1997; Костина, 2005]. Однако на пути полисистемного построения экологической теории имеется одно трудно преодолимое препятствие: необходимо выделять независимые (ортогональные) системы, что для экосистем выглядит весьма проблематичным (вспомним «все связано со всем – англ. *everything is connected to everything else*» **Б. Коммонера** [1974]...).

## 5. О «парадоксах жизни» и их приложении к теоретической экологии

Этот раздел написан как обсуждение (с возможностью использования для экологии) очень интересной статьи **Г.Р. Иваницкого** [2010], которая появи-



**Иваницкий Генрих Романович**  
(г.р. 1936) – отечественный биофизик; чл.-корр. АН СССР и РАН.

вилась к 65-летию выхода в свет знаменитой книги Э. Шрёдингера "Что такое жизнь с точки зрения физики?" [Шрёдингер, 1947, 1972] и о которой, в свою очередь, говорилось выше (глава 7, раздел 3). Рассматривая эволюцию биофизической парадигмы за это время, Иваницкий показывает, что все признаки, которыми характеризуются живые системы, встречаются и в системах неживых.



вой природы. Это позволяет ему предложить оригинальное определение жизни, основанное на пространственно-временной иерархии структур и комбинаторно-вероятностной логике (жизнь – это «результат процесса игры взаимодействий материи, в которой одна её часть приобрела свойство запоминать вероятности появления удач и неудач в предыдущих раундах этой игры, повышая тем самым свой шанс на существование в последующих раундах; эту часть материи сегодня называют живой материей») [Иваницкий, 2010, с. 337].

Для теоретической экологии, как мне представляется, особый интерес представляют лишь некоторые из 10 логико-физических парадоксов (табл. 7.2), которые и определяют «правила игры» живой и неживой материи.

Таблица 7.2

**Десять логико-физических парадоксов и их  
экологическая интерпретация**

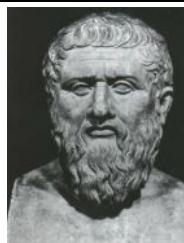
Парадокс	Содержание парадокса	Экологическая интерпретация
1	2	3
<p><b>Платона и Сократа</b> (парадокс «лжеца»), иногда этот парадокс приписывают <b>Эпимениду</b> или <b>Эвбулиду</b></p>	<p>Платон говорит: «Следующее высказывание Сократа будет ложным»; Сократ отвечает: «То, что сказал Платон, – истина». Симметричная пара высказываний; чтобы преодолеть этот парадокс, необходимо ввести третье понятие (кроме «ложь» и «истина») – «неопределенность» (например, третий участник спора будет утверждать, что Платон чаще говорит неправду, чем Сократ).</p>	<p>Интерпретация, скорее, не экологическая, а системологическая. Парадокс «лжеца» в формальной логике не доказуем и не опровержим. Разрешение этого парадокса приводит к обобщениям классической логики (тройственной, комплексной и пр.). Для системологии имеет место теорема о неполноте К. Гёделя [Подниекс, 1981] (см. выше в этой главе раздел 2).</p>
<p><b>Зенона</b></p>	<p>Быстроногий <b>Ахилл</b> никогда не догонит черепаху, если в начале движения она находится впереди на некотором расстоянии от Ахиллеса.</p>	<p>Причина парадокса состоит в том, что <i>пространство и время в этом случае можно делить на любые малые интервалы без ограничения</i>; иными словами, они дискретны. Этот парадокс напрямую связан с экологическими представлениями о «дискретности – непрерывности» экосистем.</p>

1	2	3
Демона <b>Максвелла</b>	Если допустить существование «демона Максвелла», то можно провести сортировку броуновских микрочастиц по скорости их движения, нагревая одну из частей общей емкости. Вопрос парадокса: <i>как формирование кинетики движения частиц разрушает парадокс «демона Максвелла»?</i>	Для содержательного описания открытых систем наибольший интерес представляет <i>кинетический подход</i> [Иваницкий, 2010], который позволяет сравнивать скорости процессов в живой и неживой материи.
Кота Шрёдингера	В закрытый ящик помещен кот. В ящике имеется механизм, реагирующий на прилет одной квантовой частицы и убивающий кота. Согласно квантовой механике, если ящик закрыт, то равновероятные состояния («кот жив» и «кот мертв») находятся в суперпозиции и являются смешанными. Открыв ящик, можно наблюдать только один вариант состояния: «механизм сработал, кот мертв» или «механизм не сработал, кот жив». Вопрос парадокса: <i>когда система перестает существовать как смешение двух состояний и выбирается одно (система становится необратимой)?</i>	Закон необратимости эволюции впервые четко сформулирован в 1893 г. бельгийским палеонтологом <b>Л. Долло</b> . В разработке проблемы необратимости эволюции четко выделяются три аспекта: вопрос о причине необратимости и факторах, делающих эволюцию необратимой; вопрос о пределе обратимости; поиски уровня, с которого эволюция, основывающаяся на обратимых в принципе мутациях, становится необратимой [Татаринов, 1987, с. 91].
Стохастического храповика	Этот парадокс <b>Р. Фейнмана</b> , по сути, тот же «демон Максвелла». В биофизике идея «храповика» – это путь поиска логически похожих (на часовой храповик) устройств в живых системах, позволяющих дать простое объяснение тому, что в них существует направленность развития. Вопрос парадокса: <i>может ли такая система совершать работу?</i>	В биологии вместо фейнмановского понятия «храповик» чаще используют понятие «память о прошлых состояниях». В экологии это требует наличия особой подсистемы, которая осуществляла бы «наблюдение» над самим сообществом, формируя его самописание–самообраз, без которого невозможна была бы память о прошлых состояниях, определение настоящих, прогнозирование будущих – т. е., собственно, существование сообщества как такового.

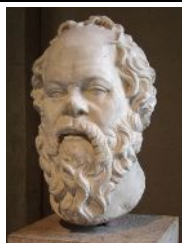
1	2	3
Дефицита времени	Суть парадокса: для возникновения и эволюции жизни (сборки целого) необходим полный перебор всех возможных комбинаций (элементов) при одном иерархическом уровне. Время выбора одного варианта сборки целого из $N$ элементов приблизительно равно $\tau N^N \exp(-N)$ , где $\tau$ – среднее время для отбора одного варианта сборки. Уже при $N \approx 100$ решить такую задачу за разумное время полным перебором невозможно. Вопрос парадокса: <i>так ли развивались (конструировались) живые системы из неживой природы?</i>	Этот парадокс разрешается следующим образом: следует заменить полный перебор всех возможных комбинаций на одном уровне перебором и отбором комбинаций внутри блоков с их иерархической упорядоченностью – <i>правило блочно-иерархического отбора</i> [Иваницкий и др., 1986]. При этом может быть сформулирована и оптимизационная задача: сколько должно быть уровней иерархии и поскольку элементов должно быть представлено на каждом уровне, чтобы «сборка целого» осуществилась за минимальное время [Рудерман, 1983].
Гомохирального строения	Хиральность – понятие, характеризующее парность левых и правых объектов в Природе. Одновременная сборка полимеров из смеси молекул L- и D-формы невозможна. Вопрос парадокса: <i>каким образом в мире, который характеризуется симметричными процессами, могла появиться гомохиральность?</i>	«В условиях нелинейных реакций в сильнонеравновесных системах с критическим поведением нарушение устойчивости симметричного состояния может происходить почти спонтанно» [Иваницкий, 2010, с. 353]. Некоторые экологические проблемы, связанные с симметричностью, обсуждаются в главе 10, раздел 4.
Конфликта части и целого	В бестселлере Р. Докинза [Dawkins, 1976] генам приписывается роль самостоятельных субъектов эволюции, что обосновывается взаиморегуляцией в процессе влияния одного иерархического уровня на другой. Вопрос парадокса: <i>что важнее для развития жизни – предыдущий уровень иерархии или последующий, код или организм?</i>	Ошибки (мутации) при репликации кода в цепях ДНК или РНК (часть) могут привести к гибели организма (целое) с последующей гибелью и клетки с нарушенным кодом (например, раковые клетки). Таким образом, биологическая эволюция существует в двух обличиях: в образе недолговечных организмов и в виде кода, более долговечного, но небезотказного, подверженно мутациям. Этот парадокс может стать еще одним объяснением «колоколовидного» распределения численности популяции по некоторому градиенту среды.

1	2	3
<p>Санкт-Петербургский о разорении игрока</p>	<p>Парадокс был впервые описан <b>Д. Бернулли</b> в статье "Specimen theoriae novae de mensura sortis" в "Комментариях Санкт-Петербургской Академии" (1738 г.). Парадокс, иллюстрирующий расхождение математического ожидания выигрыша с его «здравой» оценкой людьми, состоит в следующем. Имеется игра, в которой монета подкидывается <math>n</math> раз до тех пор, пока не выпадет «орел»; затем выплачивается 2 в степени <math>n</math> единиц денег. Парадоксально, но математическое ожидание выигрыша представляет собой бесконечно большую величину, хотя здравый смысл приводит к заключению, что справедливым вознаграждением за участие в игре должна быть ограниченная сумма. Вопрос парадокса: <i>если иметь «память» хотя бы на один раунд, то существует ли стратегия, приводящая к выигрышу путем увеличения «времени корреляции»</i> (продолжительности самого раунда)?</p>	<p>Бернулли предположил, что парадокс может быть разрешен, если заменить математическое ожидание <i>моральным</i>, в котором вероятность умножается на <i>личную полезность</i>, а не на цены, выраженные в деньгах. Утверждая, что дополнительная полезность обратно пропорциональна текущей удаче (и прямо пропорциональна приросту удач), Бернулли пришел к заключению, что полезность является линейной функцией логарифма денежной цены, и показал, что в этом случае моральное ожидание от игры будет конечной величиной. Независимые вероятности (при бросании монеты) становятся зависимыми. Иными словами, асимметрия возникает не в результате подбрасывания монеты, а в результате изменения ставки в полосе выигрыша или проигрыша. При этом, объединение временных событий в случайный процесс, приводит к фракталоподобному строению таких объединений (см. выше "Фрактальный анализ динамики экосистем" в главе 5).</p>
<p><b>Буриданова</b> осла (Buridan's ass)</p>	<p>Осёл, помещенный на равном расстоянии от двух одинаковых стогов сена, умрет голодной смертью. Вопрос парадокса: <i>как осуществить выбор между двумя равнозначными возможностями?</i></p>	<p>В известной степени, обсуждение этого парадокса может дать ответ на вопрос о том, как могло возникнуть разнообразие существовавших и существующих видов живых организмов.</p>

*Примечание.* На следующей странице представлена «картинная галерея к табл. 7.2.



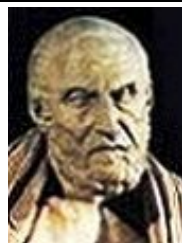
**Платон**  
(др.-греч. Πλάτων;  
428 или 427 до н. э. –  
348 или 347 до н. э.) –  
древнегреческий  
философ.



**Сократ**  
(др.-греч. Σωκράτης;  
ок. 469 до н. э. –  
399 до н. э.) –  
древнегреческий  
философ.



**Эпименид**  
([Эпименид]  
Επιμενίδης;  
VII-VI век до н. э.) –  
древнегреческий  
философ, жрец,  
поэт, провидец.



**Эвбулид**  
(из Милета;  
[Евбулид],  
Εὐβουλίδης,  
Eubulides;  
IV век до н. э.) –  
древнегреческий  
философ-идеалист.



**Зенон Элейский**  
(др.-греч. Ζήνων  
ὁ Ἐλεάτης;  
ок. 490 до н. э. –  
ок. 430 до н. э.) –  
древнегреческий  
философ.



Ахилл – Брэд Питт  
(William Bradley «Brad»  
Pitt) в фильме "Троя".

**Ахилл**  
(др.-греч. Ἀχιλλεύς;  
Ахиллеус или  
Ахиллес,  
лат. Achilles) – герой  
древнегреческих  
мифов.



**Максвелл Джеймс  
Клерк [Кларк]**  
(James Clerk Maxwell;  
1831-1879) –  
британский физик.



**Долло Луи**  
(Louis Dollo;  
1857-1931) –  
бельгийский  
палеонтолог.



**Фейнман Ричард**  
([Файнман]; Richard Phillips  
Feynman; 1918-1988) –  
американский физик;  
лауреат Нобелевской  
премии (1965 г.).

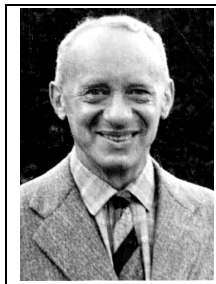


**Бернулли Даниил**  
(Daniel Bernoulli;  
1700-1782) – швейцарский  
физик, математик, академик  
Петербургской  
Академии наук.



**Буридан Жан**  
(фр. Jean Buridan;  
лат. Joannes Buridanus;  
ок. 1300 – ок. 1358) –  
французский  
философ, логик.

Немного добавлю комментариев к некоторым из парадоксов, т. к. форма таблицы не позволяет высказаться достаточно полно. Парадокс «лжеца», как уже отмечалось, не разрешим в двоичной логике; **А. Тарский** [1948, 1972] «рационализировал» классическую концепцию теории истины, показав, что истина является таковой лишь в случае тавтологии (тождества): «"Р" – истинно, если и только если Р»



**Тарский  
Альфред**  
(Альфред  
Тайтельбаум;  
Alfred Tarski;  
1902-1983) –  
польский,  
американский  
математик,  
логик, философ.

(он доказал утверждение о неопределимости истины в системах, содержащих арифметику натуральных чисел). Иными словами, например, если мы поновому определяем «систему», то наше определение в нашем же представлении «обогащает» саму эту систему (мы же – ого-го!) и системологию. Однако непротиворечивость новой теории не может быть доказана средствами самой этой теории (теорема Гёделя), что и создает парадоксальность ситуации, которая не может быть разрешена.

Теперь несколько слов о парадоксе «кота Шрёдингера». Проблемы границ необратимости эволюции подробно были рассмотрены **Л.П. Татариновым** [1987]; необратимость эволюции не может считаться следствием неповторимости особей – это различные, хотя и тесно связанные аспекты проблемы.

«И вид и популяция реально существуют во времени, несмотря на непрерывно происходящую смену поколений и неповторимость составляющих отдельные поколения особей. Обычную смену поколений никто не считает изменением вида в эволюционном отношении. Поэтому невозможность повторения отдельных особей сама по себе еще не означает необратимости вида... Закон необратимости эволюции вообще не следует прилагать к отдельным особям, поскольку наименьшей эволюционирующей единицей является не особь, а популяция... Обратимость эволюции на популяционном уровне в значительной мере основывается на флуктуациях в направлении отбора; поглощающее скрещивание между особями из разных популяций является лишь одним из механизмов обратимости микроэволюционных процессов» [Татаринов, 1987, с. 94].



**Татаринов  
Леонид Петрович**  
(1926-2011) –  
отечественный  
зоолог,  
палеонтолог,  
академик  
АН СССР и РАН.

Так уж сложилось исторически, что кинетический подход в экологии (строится система уравнений, каждое из которых описывает закономерность изменения во времени концентрации одного из видов в экосистеме в зависимости от концентраций всех других видов и некоторых факторов воздействия) давно стал одним из основополагающих (пример – классические модели

конкуренции и системы «хищник–жертва»). Таким образом, парадокс «демона Максвелла» разрешается путем «расширения термодинамических критериев» – согласно термодинамике, любая экосистема упорядочена не больше, чем кусок породы того же веса, а их различие «заключается в кинетике и способности запоминать удачные обстоятельства структурирования» [Иваницкий, 2010, с. 345]. Фактически, ответ на вопрос «как из случайности может родиться упорядоченность?», тесно связан с Санкт-Петербургским парадоксом и парадоксом «Буриданова осла».

Наконец, несколько слов о «памяти прошлых состояний» (парадокс стохастического храповика). В современном обществе «память» накапливают библиотеки, архивы, музеи, в Интернете – Википедия, системную память прошлых эпох хранят современная наука, культура, искусство, традиции, религии и пр., цепочка ДНК хранит память о предыдущих поколениях... Так как экосистема – сложная система с целесообразным поведением (по определению в главе 1, раздел 2), то она также должна обладать «памятью прошлых состояний». А вот кто является «носителем хранения памяти» в экосистеме (и есть ли такой вообще), – не простой вопрос (процесс хранения можно представить как преобразование информации экосистемой, но где оно происходит?..).

Завершая свою статью, Г.Р. Иваницкий [2010, с. 367], как и А.М. Молчанов (глава 7, раздел 3) «раздаёт» эпитафии: «на надгробном камне одних исчезнувших видов следовало бы написать: *"Они были косными и не могли противостоять изменениям своего окружения"*. На другом камне эпитафия гласила бы: *"Они не научились запоминать и не испытывали тяги к объединению, потому что вели себя хаотично"*».

## 6. Некоторые выводы

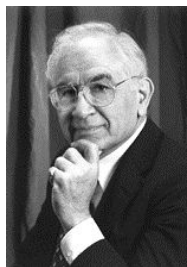
«Анализ современного состояния системно-кибернетических наук приводит к мнению, что сейчас и в недалеком будущем, видимо, придется смириться с сосуществованием двух противоположных типов методологии науки: физического и системологического, причем с преобладанием первого» [Флейшман, 1986, с. 109-110].

Аналог трех основных методологических подходов (аксиоматического, физического и системного) к построению *теоретической экологии* позволяет предположить, что структура теоретической экологии должна содержать все элементы структуры физических теорий («основание», «ядро», «вершина», «интерпретация»), однако, «ядро» этой теории (в первую очередь, система законов) должно быть построено в рамках системного подхода на основе единообразных моделей (например, моделей потенциальной эффективности целостных характеристик сложных экосистем). Рассматривая с этих позиций дискуссию о фундаментальных понятиях и выборе идеализированного объекта экологии (например, «сообщество», «экосистема», «биогеоценоз» и пр.), подчеркну тот важный факт (который дискутирующие стороны зачастую не

принимают во внимание), что и фундаментальные понятия, и идеализированные объекты представляют интерес не сами по себе, а лишь в методологических рамках всей теории, т. е. их выбор в значительной степени должен диктоваться общей структурой теоретического построения.

Завершу этот раздел аж четырьмя цитатами:

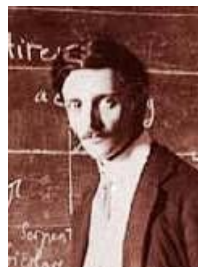
- **Т. Саати** [1963, с. 11]: «Исследование операций (*читай – принципы создания экологической теории. – Г.Р.*) представляет собой искусство давать плохие ответы на те практические вопросы, на которые даются еще худшие ответы другими способами»;
- **Н. Рашевски** [1966, с. 14, 165]: «Теперь мы делим теории не на правильные или неправильные, а на плохие и хорошие, справедливые и несправедливые... Хорошая теория в некоторых отношениях может терять связь с реальностью... Любая совокупность физических законов справедлива лишь для ограниченного диапазона явлений, который, однако, может быть очень широким»;
- **К. Поппер** [1983, с. 97]: «Научные теории постоянно изменяются... Может быть, именно этот факт объясняет, почему, как правило, лишь *отдельные ветви* науки – и то только временно – приобретают форму развитых и логически разработанных систем теорий» (*выделено автором. – Г.Р.*).
- **Л. Бриллюэн** [1972, с. 16, 17]: «И здесь время задать самый важный вопрос: "*В какой степени мы можем доверять научным теориям?*" (*выделено автором. – Г.Р.*). Ответ должен быть достаточно осторожным: "В высокой, но не слишком высокой!" Для всех теорий существуют ограничения, все они "хороши" до определенной степени и в определенных границах. Они не представляют собой "правду и только правду...". Всякая теория основывается на тщательно проведенных экспериментах, однако их результаты могут быть получены только "с точностью до возможных ошибок", т. е. ошибки заключены в определенных пределах... Научная истина никогда не должна восприниматься фанатично, любой ученый должен быть готов к тому, чтобы исправлять и дополнять свои любимые теории. В науке не существует абсолютной истины».



**Саати Томас**  
(Thomas L. Saaty;  
г.р. 1926) –  
американский  
математик.



**Рашевски Николас**  
(Nicolas Rashevsky;  
1899-1972) – отечественный,  
американский  
биофизик, математик.



**Бриллюэн Леон Николя**  
(Leon Nicolas Brillouin;  
1889-1969) –  
французский,  
американский физик.



## Глава 8

# ПРИМЕРЫ НЕКОТОРЫХ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ В ЭКОЛОГИИ

*Говорят, один знаменитый художник рассматривал петуха. Рассматривал, рассматривал и пришел к убеждению, что петуха не существует. Художник сказал об этом своему приятелю, а приятель давай смеяться. Как же, говорит, не существует, когда, говорит, он вот тут стоит, и я, говорит, его отчетливо наблюдаю. А великий художник опустил тогда голову, и как стоял, так и сел на груды кирпичей.*

**Даниил Хармс,  
«О явлениях и существованиях. № 1»,  
18 сентября, 1934 г.  
(Хармс, 1988, с. 316).**

Как уже отмечалось ранее [Розенберг, 1999б, 2003а], в процессе познания окружающего мира любая научная дисциплина проходит три основных этапа своего развития: *описательный* (можно сказать – инвентаризационный), *концептуально-теоретический* (при котором происходит выдвигание всякого рода представлений о структуре и характере функционирования исследуемых систем) и этап *математизации* этих представлений (т. е. их формализация на наиболее точном и строгом на сегодняшний день языке математики). Фитоценология с этой точки зрения – не исключение: каждый фитоценолог желает знать, какие растительные сообщества его окружают, сколько их, как они устроены и функционируют, как они ограничены в пространстве, каковы пути конструирования искусственных растительных экосистем с заданными свойствами, как управлять их продуктивностью с максимальной выгодой и т. д. Из перечисленных трех этапов развития фитоценологии как научной дисциплины [Миркин, Наумова, 1998] можно считать, что первый – инвентаризационный – в основном завершен (правда, это слишком сильное утверждение, так как количество растительных сообществ огромно, и можно говорить лишь об относительной изученности), второй – концептуально-теоретический – находится в стадии расцвета, а вот третий – формально-теоретический – только переживает свое становление. Цель настоящего раздела состоит в рассмотрении некоторых представлений второго этапа (на

базе аксиоматического, физического, кибернетического и системного подходов [Розенберг, 2003а, 2005а, 2006]) как основы для осуществления третьего и построения собственно теоретической фитоценологии – биологической дисциплины, изучающей формализации закономерностей структуры и функционирования растительных сообществ.

## 1. Теория по П. Юхачу-Наги

Теоретические построения венгерского геоботаника **П. Юхача-Наги** [Juhasz-Nagy, 1966a,b, 1968] у нас в стране пропагандировались, в основном, в работах **Б.И. Сёмкина** и **В.И. Василевича** (правда, они практически не комментировались, и подчеркивался лишь сам факт построения аксиоматической теории, что следует из названия второй статьи [Juhasz-Nagy, 1966b]). Учитывая, что исследования Юхача-Наги являются пока единственным опытом введения аксиоматики в экологию (фитоценологию; или, по крайней мере, выглядят как такой опыт), обсужу их более подробно.



**Юхач-Наги Пал**  
(Pal Juhasz-Nagy;  
1935-1993) – венгерский  
ботаник, фитоценолог,  
эколог.



**Сёмкин**  
**Борис Иванович**  
(г.р. 1938) –  
отечественный ботаник,  
фитоценолог, эколог.



**Василевич**  
**Владислав Иванович**  
(г.р. 1935) –  
отечественный ботаник,  
фитоценолог, эколог.

Фундаментом теоретического построения Юхача-Наги является метаметодологическая четверка  $\langle BR, BF, BH, BP \rangle$ , где BR (basic reference) – основное отношение (включает всевозможные подмножества популяций растений, пространства и времени), BF (basic fact) – основной факт, состоящий в утверждении, что поведение популяций растений в природе не случайно, BH (basic hypothesis) – основная гипотеза, состоящая в том, что всевозможные комбинации популяций растений равновероятны (иными словами, популяции растений не зависят друг от друга, что, естественно, неверно и потому BH – ложна), BP (basic problem) – основная проблема, состоящая в исследовании, почему ложна BH. Иными словами, описывается традиционный путь любого исследования: имеется эмпирический базис (BR), некоторое наблюдаемое

явление (BF), выдвигается гипотеза о механизме этого явления (BH) и основной проблемой становится её проверка (BP).

В первой части исследования [Juhász-Nagy, 1966a] проведен критический анализ терминологии синботаники (под этим термином понимается наука о естественном поведении популяций растений, объединяющая элементы синэкологии растений и геоботаники, хотя критику Юхача-Наги этих последних понятий сегодня уже нельзя считать обоснованной). Широкий круг задач синботаники, наличие большого числа научных школ и стилей работы уже тогда сделали необходимым развитие теоретических представлений. Как указывает Юхач-Наги, число работ, в которых использованы термины «экологическая среда», «экологический фактор», находится где-то между  $10^2$  и  $10^3$  (включая публикации прикладной синботаники и не забывая, что это – середина 60-х годов) и едва ли наберется дюжина работ, где дан достаточно корректный теоретический анализ этих понятий. Следует подчеркнуть, что и сегодня, почти через сорок лет, здесь не видно большого прогресса.

Основными путями развития теоретических исследований в синботанике Юхач-Наги считает необходимость трактовки синботанических проблем в рамках общебиологических задач, осмысление теоретических проблем синботаники внутри нее самой и создания мощной методологии, понимаемой именно в широком плане как метаметодологии, теории методов, а не как набор существующих сейчас методик обработки экспериментальных синботанических данных. При этом подчеркивается, что «концептуальная неуверенность синботаники» практически не изменилась к лучшему с введением и широким внедрением статистических методов обработки, т. е. под «математической моделью» в синботанике все еще понималась «рабочая статистическая модель», что явно недостаточно (замечу, что и сегодня, подобное понимание «модели» и «моделирования» в экологии продолжает играть большую роль). На основе этих рассуждений Юхач-Наги приходит к необходимости создания других, не статистических моделей, взяв в качестве прообраза аксиоматического построения математическую логику, теорию множеств и теорию вероятностей. Правда, в последнем случае он сам с собой вступает в противоречие – ведь выше был постулирован основной факт (BF) о не случайности поведения популяций растений в природе и потому для его исследования наука о случайности не выглядит адекватной.

Тем не менее, во второй части исследования [Juhász-Nagy, 1966b] рассматриваются основные положения теории множеств, математической логики и теории вероятностей, которые используются для формализации теории растительных сообществ. Подчеркну, что в этой части тоже отсутствуют собственно аксиомы синботаники; это, фактически, уже ставшая традиционной, попытка переноса представлений одной науки на другую. По-видимому, ни-

чего страшного нет в том, что термин «описание» будет заменен на «множество». Более того, подобное «введение» результатов теории множеств в синботанику может способствовать объективизации, например, конструирования показателей сходства (именно так поступает Б.И. Сёмкин [1972]). Однако вряд ли стоит ожидать, что подобный путь аксиоматизации без учета специфических особенностей синботаники, окажется плодотворным в самом широком смысле (ведь проблема оценки сходства не является сугубо экологической проблемой – скорее, это проблема именно теории множеств).

Наконец, в третьей статье серии [Juhasz-Nagy, 1968] рассматривается общая формальная методология (general formal methodology, GFM). Один из путей построения GFM видится Юхачем-Наги в адаптации к синботанике идей, терминологии и результатов теории игр и теории решений – тогда любая исследовательская деятельность будет представлять собой оптимальную игру против природы со стратегией, обеспечивающей максимум информации и минимум риска ошибаться. Однако этот путь признается неосуществимым из-за высокой степени эмпиричности синботаники.

Поэтому предлагается другой путь. Метаметодологическая четверка в приложении к синботанике превращается в методологическую четверку  $\langle SR, SF, SH, SP \rangle$ , где символ B (basic) заменяется на S (special). Здесь специальная проблема SP может рассматриваться и как экстенсивная (целью изучения являются сами сообщества и их связи со средой), и как интенсивная (в этом случае SP – гипотетические тест-объекты и целью исследования является вскрытие их механизма функционирования). Далее автор строго определяет такие понятия, как «методологическая программа», «семейство методологических программ», выделяет два типа методологических программ (конструктивный и аналитический; целью конструктивных методологических программ является получение некоторых новых, неизвестных пока фактов, аналитических – анализ существующих природных феноменов).

Каждая методологическая программа (говоря проще, научное исследование) распадается на ряд процедур: справочная, праксиологическая, переводная, математическая и методологическая. Каждой процедуре ставится в соответствие свой объект (элементарная единица) и своя структура этих объектов. Так, в теории вероятностей математической единицей является элементарное событие, а структурой – пространство элементарных событий. Построение модели является примером переводной процедуры (фактически, природное явление «переводится» на язык математики в терминах соответствующих элементарных единиц и их структур). Кстати, переводная процедура не обязательно связана с математикой – возможен перевод явлений по аналогии (см., например, [Ю. Кулагин, 1982] и выше раздел 6 главы 1). Праксиоло-

гическая составляющая исследования связана с планированием экспериментов и «добыванием» экспериментальной информации.

Все эти общие рассуждения Юхач-Наги иллюстрирует примерами из синботаники. Так, он считает, что теория синботаники задается теоремами (типа *законов Гаузе*), концепциями (например, дискретностью [«организмизмом»] и непрерывностью [«континуум»]) и т. д. Метаметодологией по отношению к синботанике выступает теоретическая биология, праксиология соотносится с методами исследования растительности. В частности, анализ мозаичности [Грейг-Смит, 1967] может рассматриваться как специальный случай основного факта (т. е. SF), гипотеза о пуассоновском характере распределения особей – специальная гипотеза (SH), взаимоотношения особей популяции задают структуру системы (SR) и сам математический метод проверки соответствия гипотезы задает специальную проблему (SP).

Представляют интерес и заключительные рассуждения Юхача-Наги о соотношении *операциональности* (operational) и *операцивизма* (operative) в определениях основных понятий и концепций синботаники. Понимание Юхачем-Наги «операциональности» достаточно традиционно – это определение понятий не в терминах свойств, а в терминах операций опыта (см., например, [Горский, 1971]). Так, определение «растительности» как совокупности фитоценозов и группировок растений – неоперационально, а вот определение «растительности» через видовой состав, его обилие и матрицу экологических связей видов переводит это понятие в ранг операциональных (в рамках такого определения можно измерить растительность любого района). Операциональность основных понятий синботаники у Юхача-Наги – это лишь благое пожелание; фактически, ни одно определение в «его синботанике» не является операциональным, что связано как с объективной сложностью фитоценологических систем, так и с субъективной недоработанностью понятийного аппарата синботаники.

В качестве компромиссного решения в этой ситуации предлагаются упрощенные требования точности определения понятий, которые автор называет «операцивизмом». В его основе лежат пять утверждений [Juhasz-Nagy, 1968, p. 75]:

- определение может быть полезным, даже если оно не операционально;
- невозможно *a priori* решить вопрос о том, какое определение «хорошее», а какое «плохое»;



**Гаузе  
Георгий  
Францевич**  
(1910-1986) –  
отечественный  
микробиолог,  
эколог.

- ценность понятия зависит от его роли и места в рамках некоторой методологической программы (т. е. можно говорить об относительной ценности понятия);
- определение операционно (вне зависимости от того, операционально оно или нет), если оно имеет собственное место и роль в методологической программе с оговоркой,
- что его формулировка не двусмысленна и не «анти-методологична».

Таким образом, операционизм отражает прагматическую точку зрения на четкое определение основных понятий синботаники.

Юхач-Наги иллюстрирует свой подход к уточнению понятий синботаники на примере определения «местообитания». Однако еще более наглядно это можно проследить в аналогичных определениях **Ю. Одума** [1986]. Местообитание организма – это место, где он живет, или место где его обычно можно найти (местообитание – среда жизни фитоценоза; [Миркин и др., 1989]). Ясно, что такое определение неоперационально, хотя сам термин «местообитание» широко используется не только в фитоценологии и экологии, но и в других областях



**Одум Юджин**  
(Eugene Pleasants Odum; 1913-2002) – американский эколог.



**Хатчинсон Джордж**  
(George Evelyn Hutchinson; 1903-1991) – британский, американский лимнолог, гидробиолог, эколог.

науки (при этом описание местообитания включает помимо абиотической среды и другие организмы; [Миркин и др., 1989]).

Другое, родственное понятие – «экологическая ниша» – также достаточно расплывчато и трудно выражается количественно (на это указывает и сам Одум [1986, т. 2, с. 20]), кроме многомерной или гиперпространственной ниши **Дж. Хатчинсона**, которая и выступает в качестве операционизационного определения. Характер конкретного исследования (собственно, методологическая программа) задает размерность гиперпространства и позволяет оперировать многомерной нишей математически (перекрытие экологических ниш, «плотная упаковка» и пр.). Таким образом, концепция многомерной ниши «оказывается наиболее полезной для количественных оценок различий между видами... по одному или немногим основным (т. е. операционально-значимым) признакам» [Одум, 1986, т. 2, с. 119].

Давая оценку теоретическим исследованиям П. Юхача-Наги можно констатировать, что данная серия работ лишь в самой малой степени соответствует аксиоматическому подходу к построению теории в фитоценологии.

Скорее, это философское (методологическое) осмысление основных проблем фитоценологии с пожеланием придать больше точности понятийному аппарату либо через привлечение строгих математических дисциплин (теория вероятностей, теория множеств), либо через операциональность определений с явно выраженной прагматической направленностью.

## 2. Теория по Крису Г. Ван Лиувену

Пример «кибернетического» подхода к созданию экологической (фитоценологической) теории дает статья **К. Ван Лиувена**<sup>1</sup> [Leeuwen, 1966; Vries, 2007] из Института по исследованию проблем охраны природы в Зейсте (Нидерланды). Автор предпринял попытку интерпретировать в геоботанических терминах структуры и динамики растительности «теорию отношений», взяв за основу три фундаментальных отношения: равенства, неравенства и связи. Он вводит следующие сокращения-обозначения:

$$a(s), \hat{a}(s), a(t), \hat{a}(t).$$

Здесь  $s$  и  $t$  – характеристики пространства и времени,  $\hat{a}$  и  $a$  – обозначают, соответственно, отсутствие и наличие разнообразия. Неравенство в пространстве задает структуру сообщества, а неравенство во времени – динамику. Тогда, первое отношение равенства записывается:

$$a(s) = \hat{a}(s), \quad a(t) = \hat{a}(t);$$

второе отношение неравенства представляет собой запись ортогональной независимости:

$$a \oplus \hat{a},$$

где знак  $\oplus$  указывает на необходимость «поворота на 90°» для достижения равенства; наконец третье отношение задается связями в следующем виде:

$$\hat{a}(s) \Leftrightarrow a(t) \tag{1}$$

$$a(s) \Leftrightarrow \hat{a}(t). \tag{2}$$

Здесь  $\Leftrightarrow$  задают связи временной и пространственной структур; при этом различаются связи согласования (connection; тогда отношение открыто) и разделения (separation; отношение закрыто). Из этих соотношений Ван Лиувен «выстраивает» и интерпретирует различные ситуации, возникающие не только при описании растительности, но и в экологии в целом и даже в охране природы. Так [Leeuwen, 1966, p. 33],

<sup>1</sup> **Ван Лиувен Крис Г.** (Chris G. van Leeuwen; 1920-2005) – нидерландский ботаник, эколог.

малое число видов в сообществе  $\Leftrightarrow$

«рискованные» условия среды

[например, сообщества *Salicornia* – (1)],

богатство видов в сообществе  $\Leftrightarrow$  стабильность

[например, коралловые рифы – (2)],

постоянство  $\Leftrightarrow$  отталкивание

[монотонное «пение» самцов саранчи

отталкивает конкурентов – (2)],

притяжение  $\Leftrightarrow$  разнообразие

[напротив, «песни ухаживания» самцов саранчи разнообразны, что привлекает самок – (1)],

защита природы  $\Leftrightarrow$  консервация природы – (2).

Основной вывод из этого состоит в том, что «постоянство в пространстве и во времени, как и изменчивость, взаимосвязаны и не могут трактоваться друг без друга» [Leeuwen, 1966, p. 34], что подтверждает закон *необходимого разнообразия У.Р. Эшби* – «разнообразие можно уничтожить только разнообразием». В этом контексте особую важность приобретает формула (2), выражающая связь между разнообразием по пространству и стабильностью во времени.

**Эшби**

**Уильям Росс**

(William Ross

Ashby;

1903-1972) –

американский

математик,

кибернетик.



Автор подчеркивает и возникающий при этом, как он называет, «основной парадокс», который хорошо иллюстрируется следующим примером: высокая степень вертикальной дифференциации (например, в почвенном профиле или ярусность в лесу –  $a(s)$ ) могут «сосуществовать» с высокой степенью пространственной однородности почв и сообществ (ситуация  $\hat{a}(s)$ ). В известной степени, этот «парадокс» хорошо укладывается в схему первого отношения равенства (см. выше), что лишает его ореола парадоксальности.

Следующий раздел работы Ван Лиувена назван "Концентрация и дисперсия в пространстве и времени". Здесь «концентрация» и «дисперсия» рассматриваются как два антагонистических процесса, полностью описывающих все наблюдаемые в природе явления. В этих терминах автор делает попытку описать соотношение устойчивости и мозаичности сообществ. Например, присутствие в природе («концентрация») только одного вида на большой площади не устойчиво во времени (по словам автора – «довольно невероятная ситуация»). С другой стороны, высокое разнообразие сообщества («дис-



персия») регулируется во времени (например, сезонная флористическая изменчивость), что создает картину большей устойчивости сообщества в целом.

С этих же позиций решается и вопрос о границах между сообществами, бывший весьма актуальным в фитоценологии конца 60-х годов. Автор различает границы сходящиеся (convergent – родственные к пространственной «концентрации») и расходящиеся (divergent – к «дисперсии»). Первому типу границ («все или ничего») ставятся в соответствие зоны экотонов, второму («более или менее») – эоклинов в понимании **Э. Ван-дер-Мареля** и **В. Вестгофа** [Maarel, Westhoff, 1963]. Примером границ первого типа являются сообщества класса *Plantaginetea maioris* Tx. et Prsg. 1950. Сообщества этого класса по условиям среды кажутся различными, однако общим для них является режим нарушений, который и создает существенную дискретность границ сообществ. Второй тип границ описывается другим набором видов (например, [Leeuwen, 1966, p. 38]: *Botrychium lunaria*, *Silene nutans*, *Dianthus superbus*, *D. armeria*, *Hypericum pulchrum*, *Pinguicula vulgaris*, *Genista tinctoria*, *Lathyrus montanus*, *L. nissolia*, *Trifolium medium*, *Agrimonia eupatoria*, *Polygonatum odoratum*, *Carex dioica*, *C. pulicaris*, *C. hosteana* и др.), который представляется внутренне стабильным на протяжении десятков лет.

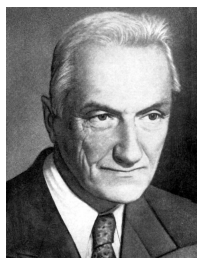
Проведенный Ван Лиуеном анализ позволил сформулировать *закон необходимой неустойчивости* [Leeuwen, 1966, p. 40-41]: каждый вид растений обладает собственной траекторией и степенью неустойчивости, эффективно регулирующей процессы прорастания, развития и функционирования. Фактически, на «кибернетическом языке» Ван Лиуен изложил индивидуалистическую гипотезу **Л.Г. Раменского** и основные варианты представлений о диагностических видах, используемых в системе классификации растительности **Браун-Бланке** (см., например, [Уиттекер, 1980, с. 144] и [Миркин, 1985, с. 112]).



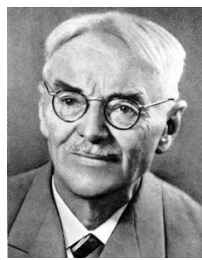
**Ван-дер-Марель Эдди** (Eddy van der Maarel; г.р. 1934) – нидерландский фитоценолог, эколог.



**Вестгоф Виктор** (Victor Westhoff; 1916-2001) – нидерландский фитоценолог.



**Раменский Леонтий Григорьевич** (1884-1953) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.



**Браун-Бланке Жозья** (Josias Braun-Blanquet; 1884-1980) – швейцарский, французский ботаник, фитоценолог, эколог.

Резюмируя это теоретическое исследование можно констатировать, что «сухой осадок» от него не очень велик («охрана природы и пространственная дифференциация идут рука об руку» [Leeuwen, 1966, p. 46]), что и следовало ожидать при простом переносе терминологии одной области знания (в данном случае, кибернетики) на другую (фитоценологию). В контексте статьи Ван Лиувена «теория отношений» оборачивается интерпретацией фитоценологических и экологических феноменов на языке отношений равенства, неравенства и связи [Vgies, 2007]. И здесь следует согласиться с достаточно жесткой оценкой этой работы, данной В.И. Василевичем [Василевич, 1983, с. 8]: «Введение таких сложных, но не определенных строго понятий, оставляет возможность их самого разного понимания, а в результате остается лишь жонглирование словами... Да и сам набор понятий, очевидно, плохо отражает существенные, с точки зрения выводимых отношений, свойства растительных группировок».

### 3. Теория по В.И. Василевичу

В.И. Василевич [1983, с. 3] определяет теоретическую фитоценологию «как раздел фитоценологии, который изучает основные признаки и закономерности строения и организации фитоценологических систем. Теоретическая фитоценология рассматривает свои объекты как однородный класс. Её задачи состоят, прежде всего, в том, чтобы найти, чем отличаются фитоценологические объекты от других классов объектов». Такая постановка вопроса предполагает выбор системного подхода в качестве методологического фундамента при создании теории строения и функционирования растительных сообществ. И автор последовательно проводит этот подход, посвящая отдельные главы книги рассмотрению таких системных параметров, как целостность, организованность, стабильность фитоценологических систем.

Понятие «системы» в системологии сложилось еще не до конца и многие авторы в его трактовке вводят в определение свои критерии (см., например, обзор **А.И. Уёмова** [1978]). Аналогично поступает и Василевич [1983, с. 20], давая следующее определение системы: *система – это такая совокупность элементов, которая связана внутри себя отношениями, окружающими сущностные свойства элементов, гораздо более сильными между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими системами.* В этом определении «системы» основной упор сделан на тесноту отношений (связей)



**Уёмов  
Авенир  
Иванович**  
(1928-2012) –  
советский,  
украинский  
философ,  
системолог.

между элементами внутри системы, что, по мнению Василевича, должно помочь в решении вопроса о границах системы. Хотя автор и не дает четких указаний на то, какие из отношений считать более сильными, можно допустить, что для дискретных систем (или систем, в которых дискретная составляющая превалирует над непрерывной) на основе этого определения можно проводить границы.

Однако это определение не является полным и в класс однотипных систем могут попасть значительно различающиеся объекты. Еще раз напомним простой пример [Урманцев, 1974, с. 60; см. выше главу 1, раздел 1] и тот факт, что кроме элементов и связей между ними, он вводит в определение «системы» представления о законах композиции.

С позиций системного подхода Василевич анализирует такие характеристики фитоценологических объектов как целостность, организованность, стабильность. Тривиальность большей части выводов этих глав (невысокий уровень целостности растительных сообществ, организующая роль факторов среды, стохастическая детерминированность процессов в фитоценозах), оправдана подробной вербальной интерпретацией на «геоботаническом языке» различных признаков этих системных параметров; замечу, что аналогичный анализ был проведен несколько ранее [Миркин, Розенберг, 1978а,б] для тех же целостных системных характеристик на фоне эволюционного развития фитоценологических систем. Думается, что подобный анализ приносит определенную пользу (хотя бы для уточнения области применения системного подхода в фитоценологии). Однако трудно согласиться с Василевичем в ряде конкретных его трактовок тех или иных аспектов проявления системных параметров в растительных сообществах.

Прежде всего, это касается вопросов организованности фитоценологических систем. Предлагается следующий критерий оценки функциональной организованности: отношения между особями разных видов тем более упорядочены (организованы), чем определеннее исход этих отношений и на его основе делается вывод о том, что «хорошая организация приводит к формированию одновидовых или мало видовых сообществ» [Василевич, 1983, с. 131]. Не совсем ясно, почему же организация тем лучше, чем она проще? Только потому, что она нам более понятна? Но как тогда быть с хорошо организованным производством, например, огромного комплекса ВАЗа по сравнению с отдельными кустарными мастерскими? Определенность исхода взаимоотношений между видами, по-видимому, может служить оценкой одного из проявлений устойчивости фитоценологических объектов, но не их организованности (кстати, Василевич на следующей строке после приведенной цитаты говорит именно об устойчивости многовидового сообщества при плохой организации межвидовых отношений).

Наиболее полный анализ организованности фитоценозов, проведенный **Т.А. Работновым** [1983, с. 109-195] по признакам раздела пространства экологических ниш, типов эколого-ценотических стратегий, пространственной и вертикальной дифференциации, временной изменчивости компонентов растительных сообществ, как раз наоборот позволяет прийти к выводу о том, что «благодаря длительности периода отбора видов создались фитоценозы с достаточно устойчивой организацией, что проявляется в образовании в сходных условиях на больших площадях фитоценозов, имеющих сходный состав и



**Работнов  
Тихон  
Александрович**  
(1904-2000) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог,  
популяционный  
эколог.

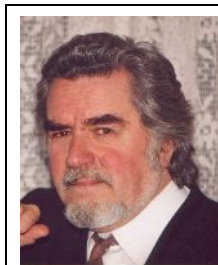
структуру и способных восстанавливаться после нарушения» [Работнов, 1983, с. 109]. Работнов в качестве одного из признаков организованности называет замкнутость; по этому признаку, например, организованность многовидовой травосмеси (костер + овсяница + люцерна) против чистого посева каждого вида должна оцениваться очень высоко – средняя засоренность травосмеси за четыре года около 3%, а чистых посевов, соответственно, 10, 16, и 7% [Миркин и др., 1986], что достигается за счет дифференциации пространства экологических ниш и на этой основе более эффективного использования ресурсов среды. Поэтому нельзя считать монодоминирование результатом общей стратегии фитоценотических систем на отбор наиболее сильного вида за счет исключения более слабого и стабилизации эдафотопы. Принятие этой гипотезы автоматически должно повлечь и принятие концепции дискретности растительности покрова, т. к. малое число эдификаторов (сильных – бореальные леса, слабых – сообщества тундры), способных нивелировать различия среды и подбирать соответствующих спутников-эдификаторофилов, при известной стабильности климатопы и дает картину превалирования дискретности над непрерывностью растительного покрова. Совсем другая ситуация наблюдается при наличии большего числа эдификаторов (сильных – тропические леса, слабых – луговые сообщества), когда происходит «сближение» экологических ниш видов, что приводит к континуальным изменениям растительного покрова. Более сложное поведение последних сообществ при изменениях экотопы и в ходе разногодичных флуктуаций не позволяет судить о них как о менее организованных по сравнению с мало видовыми фитоценотическими системами.

Еще одно возражение вызывает утверждение Василевича о том, «что самоорганизующиеся системы не имеют ничего общего с принципами организации фитоценотических и вообще экологических систем» [1983, с. 124]. **Л.А. Растргин** указывает, что самоорганизация может происходить только

случайно в виде некоторых флуктуаций данной системы за счет дезорганизации других взаимодействующих с ней систем (в соответствии со вторым началом термодинамики [Растрингин, Марков, 1976, с. 198]). При этом необходимо выполнение трех условий, позволяющих говорить о самоорганизации системы:

- наличие исходной организации,
- механизмов случайных мутаций этой организации и
- механизмов отбора, благодаря которым мутации оцениваются и закрепляются.

Нет сомнений в том, что фитоценотические объекты «живут» в соответствии с законами термодинамики и находятся под воздействием большего числа случайных факторов. Отсюда следует, что имеется «среда» для самоорганизации растительных сообществ. Нетрудно убедиться и в выполнении трех основных условий самоорганизации по Растрингину. Любой фактор в случайный момент времени может вызвать мутацию «текущего» фитоценоза (например, элиминировать или добавить некоторый вид), что приведет к возникновению иного растительного сообщества. В ходе эволюции фитоценологических систем по **Р. Уиттекеру** [1980, с. 324] происходит увеличение видового разнообразия (добавление видов, отличающихся от других по нише и местообитанию), адаптация к окружающей среде структуры и функции сообщества, развитие и формирование разных уровней устойчивости сообщества, наблюдается «сеткообразный» характер эволюции, в ходе которой виды различным образом комбинируются и рекомбинируются в сообществе, и развитие специфического типа организации для поддержания или гармоничных изменений сообщества в процессе роста. Отсюда следует, что фитоценотические системы являются самоорганизующимися и к ним можно применять соответствующий аппарат анализа.



**Растрингин Леонард Андреевич** (1929-1998) – советский, латышский математик, кибернетик.



**Уиттекер Роберт** (Robert Harding Whittaker; 1920-1980) – американский эколог, ботаник, фитоценолог.

**Лефевр Владимир Александрович** (г.р. 1936) – отечественный, американский психолог, кибернетик.



В.И. Василевич [1983, с. 124] обсуждает критерий степени организованности («диссонанс системы», предложенный **В.А. Лефевром** [1973; Лефевр, Смолян, 2011]), и отмечает трудности его объективного определения ввиду невозможности задания «эталонной организации». Этот же показатель

был использован для сравнения эффективности различных методов автоматической классификации растительности [Розенберг, 1975; Миркин, Розенберг, 1978б]. При этом в качестве «эталонной классификации» задавалась случайная (т. е. классификация объектов, полученная с помощью датчика случайных чисел), что принималось в качестве эталона полного отсутствия организации. Тогда любая классификация была тем «эффективнее», чем «дальше» (в смысле введенной меры диссонанса) она отстояла от эталона (иными словами, тем большая степень организованности достигалась в результате данной классификации растительных сообществ). Этот пример свидетельствует о работоспособности идеи самоорганизации, не говоря уже об использовании многочисленных методов самоорганизующегося моделирования в геоботанических исследованиях (см. [Розенберг, 1984]).



**Фарадей Майкл [Михаэль]**  
(Michael Faraday;  
1791-1867) – британский физик; почетный академик Императорской и Императорской Санкт-Петербургской академии наук

**Борн Макс**  
(Max Born;  
1882-1970) – немецкий физик, лауреат Нобелевской премии (1954 г.).



Итак, подведу итог. В первой в мировой геоботанической литературе монографии по теоретической фитоценологии, которой и является работа В.И. Василевича, предпринята ревизия понятийного аппарата и некоторых принципов современной фитоценологии (и экологии). Сам факт заявки «на теорию» должен оцениваться положительно – в соответствии с крылатым высказыванием **М. Фарадея** «Нет ничего практичнее хорошей теории!». Однако качество понятийно- и концептуально-теоретических основ работы Василевича оставляет чувство неудовлетворения. Сосредоточив все свое внимание на *языке науки*, автор не только не рассматривает собственно *законы* данной науки (не говоря уж об их формализациях), но и многие важные свойства фитоценозов и фитоценотические явления. К ним могут быть отнесены теоретические вопросы ценопопуляционного анализа, ординации и классификации растительности, геоботанического районирования и другие. Естественно, что одному исследователю «поднять» все эти проблемы не по силам; однако, в первой монографии по теории фитоценологии хотелось бы видеть большую логическую завершенность именно методологических основ построения теории и иметь указания о направлениях дальнейших исследований. Здесь уместно вспомнить слова еще одного из крупнейших физиков XX столетия **М. Борна** [28, с. 365]: «ценность теории тем выше, наше доверие к ней тем больше, чем меньше в ней свободы выборы, чем больше её логическая принудительность».

#### 4. Теория по Б.М. Миркину

Выхода на рубеже тысячелетий в свет этой книги [Миркин, Наумова, 1999] ожидали давно – на рубеже веков она должна была стать, своего рода, итогом активной работы башкирских геоботаников и экологов по синтезу нового междисциплинарного научного комплекса (МДК), который они называли «наукой о растительности» (НОР). Однако тяга к «теоретизированию» у **Б.М. Миркина** проявилась значительно раньше. Первоначально рассмотрю его более раннюю монографию.



**Миркин Борис Михайлович**  
(г.р. 1937) – отечественный ботаник, фитоценолог, эколог.

**Кун Томас Сэмюэл**  
(Thomas Samuel Kuhn; 1922–1996) – американский историк науки, философ.



В предисловии к ней Миркин [1985, с. 3] так формулирует цель фитоценологического теоретического исследования: «раскрыть особенности научного видения закономерностей растительности в свете концепции континуума». Именно поэтому содержанию монографии более соответствовало бы её первоначальное название "Парадигма современной фитоценологии"<sup>2</sup>.

Под *парадигмой*, в соответствии с **Т. Куном** [1975], Миркин понимает признаваемые всеми научные достижения, которые в течение определенного времени дают научному обществу модель постановки проблем и их решений. В монографии подробно рассмотрен процесс смены парадигм в фитоценологии (смена представлений организмизма на континуум) при анализе структуры, динамики растительности, связи растительности и среды, классификации растительности. В какой-то степени при этом можно проследить и смену познавательных установок – эвристик [Розенберг, 1987; Розенберг, Смелянский, 1997; Nicolson et al., 2002], выступающих в качестве элементов парадигм. Отметим, что дискуссия по проблеме континуума была продолжена и позднее [Разумовский, 1981, 1999; Гиляров, 1988; Миркин, 1989а,б, 2005; Тимохин, 1989; Mirkin, 1994; Кафанов, 2005, 2006] при обсуждении дилеммы «хололизм – редуccionизм».

<sup>2</sup> Я выступил в качестве редактора этой монографии и потому в курсе различных вариантов её названия.

Особый интерес для целей построения теории в фитоценологии представляет подробное обсуждение Миркиным содержания основного объекта фитоценологии – фитоценоза. Критикуя как «ценофункциональное» (организмистское) определение **Б.Н. Норина**



**Норин  
Борис  
Николаевич**  
(1924-2000) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог.

[1983], так и «клинальное» (континуалистическое) понимание фитоценоза В.И. Василевича [1983], автор приходит к прагматическому определению: *фитоценоз – это* «однородный контур, часть континуума, где дифференцированные по нишам ценопопуляции связаны условиями среды и взаимоотношениями, причем роль взаимо-

отношений (включая и эдификаторные эффекты) будет существенно варьировать от одного типа растительности к другому» [Миркин, 1985, с. 50].

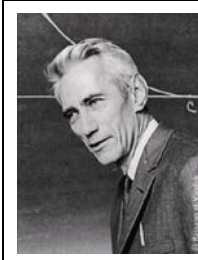
Попытка дать прагматическое определение «фитоценоза» есть не что иное, как попытка построения операционального определения [Juhasz-Nagy, 1968]. Однако она не завершена, так как в определении отсутствует указание на способ сведения к дискретности любой непрерывности в растительности (кроме обязательного несходства местообитаний расположенных рядом сообществ). И это приводит к достаточно широкой вариации результатов определения границ фитоценоза, которую подчеркивает и сам автор [Миркин, 1985, с. 51]: «десять независимо работавших исследователей... могут выполнить разбиение массива растительности на фитоценозы и совершенно идентично, и существенно разойтись и в числе установленных первичных единиц, и в их границах».

Б.М. Миркин указывает на один из возможных вариантов выхода из этой ситуации – проводить редукцию континуума с использованием строгих количественных методов, но при этом масштаб разбиения будет все равно задан субъективно. В этом случае можно говорить о необходимости введения операцивизма по П. Юхачу-Наги [Juhasz-Nagy, 1968], т. е. в рамках конкретной исследовательской методологической программы можно попытаться свести субъективизм задания масштаба разбиения континуума к дедуктивной оптимизационной модели: только в этом случае «такой "количественный субъективизм" и обеспечит совпадение результатов у разных исследователей, работающих по одной методике» [Миркин, 1985, с. 52].

Здесь необходимо подчеркнуть следующее обстоятельство. До сих пор «объективизация» геоботанических (и в более широком плане, экологических) исследований путем использования количественных методов ведется, в основном, именно операционным (измерительным) путем. Так, в частности, характеристика структуры фитоценоза осуществляется с использованием



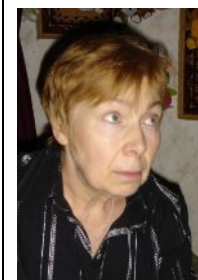
различных индексов разнообразия (см., [Одум, 1986; Миркин и др., 1989]), среди которых наиболее известен *энтропийный индекс Шеннона*<sup>3</sup>. Многочисленные «информационные аналогии» в геоботанике основаны именно на «измерении» информации в соответствии с принципом операционности. При этом забывается, что собственно теория информации не имеет ни какого отношения к измерению информации – фигурирующие в ней энтропийные выражения возникают во многих асимптотических соотношениях комбинаторики и потому встречаются в различных областях науки, её использующих [Флейшман, 1986; Шитиков и др., 2003, 2005]. Таким образом, применение индексов разнообразия для «объективизации» границ фитоценозов на самом деле и будет выступать по Миркину как «количественный субъективизм». Только построение дедуктивных оптимизационных моделей в рамках системологии способно действительно объективизировать процесс установления границ растительных сообществ.



**Шеннон Клод**  
(Claude Elwood Shannon; 1916-2001) – американский математик, кибернетик.

«Наведение порядка» в концептуальных основах изучения горизонтальной структуры растительных сообществ – это еще одна «сильная сторона» исследования Миркина [1985], которая имеет прямой выход на теоретическую фитоценологию. Проведен анализ критериев различения интра- и интерценоотических мозаик, из которых для практического использования рекомендованы два: *каузальные* (причины формирования неоднородности внутренние или внешние) и *динамические* (обратимость или необратимость динамики мозаик), рассмотрены основные типы мозаик, соотношение непрерывности и дискретности в них, масштаб различий микрогруппировок и пр.

В предисловии к своей работе, с обсуждения которой я и начал этот раздел, Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова [1999, с. 10] так формулируют цель исследования: «дать обзор истории и современного состояния основных концепций НОР», при этом постулируется, что «науки НОР исследуют закономерности отношений растений друг с другом и условиями среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до растительности крупных фитоценозов» (с. 8). Фактически, с «точностью до запя-



**Наумова Лениза Гумеровна**  
(г.р. 1947) – отечественный ботаник, фитоценолог, эколог.

<sup>3</sup> Более подробно этот индекс будет обсуждаться далее (см. раздел 5 этой главы).

той» и акцентом на «растительную составляющую» это есть определение экологии (например, «экология – это наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой, о связях в надорганизменных системах, о структуре и функционировании этих систем...» [Чернова, Былова, 1988, с. 3] или «экологию можно определить как систему научных дисциплин, изучающих жизнь на надорганизменном уровне организации... Экология имеет дело в основном с той стороной взаимодействия организмов со средой, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику популяций (видового населения) и сообществ и их роль в протекающих в биоценозах процессах...» [Гиляров и др., 1977, с. 3-4]). И здесь авторы явно нарушают ими же используемый в дальнейшем (с. 25) и неоднократно упоминаемый в этой работе принцип «бритвы **Оккама**», так как «наука о растительности» оказывается тождественной «экологии растительности и растений».

Излагаемая в книге структура НОР весьма дискуссионна, как, впрочем, и любая попытка структурирования (классификации) науки. Эта задача особенно трудновыполнима в период «лавинообразного увеличения объема знаний», когда отчетливо влияние двух наукоформирующих тенденций – дифференциации и интеграции. Родить (выявить), взрастить (определить теоретические основы) и воспитать (оказать влияние) на «супернауку» могут только «генералы» (по остроумной классификации авторов; с. 7), к каковым с полной уверенностью можно отнести Миркина и Наумову. «Генералитету» науки ничто человеческое не чуждо (кстати, «генералы» не обязательно выигрывают все сражения), однако они не как все, потому что говорят и пишут больше и лучше о том, что больше и лучше знают. И еще, «генерал» от «не генерала» отличается тем, что он знает стратегию и это дает возможность всей армии двигаться в заданном направлении успеха.

Объективно классифицировать «живую», развивающуюся науку практически невозможно – она также континуальна, как и само знание. Однако, когда возникает необходимость синтеза некоего МДК, основой становится возможность очертить круг рассматриваемых вопросов. В первой же фразе первой главы "Методология современной НОР: концепция континуума" [Миркин, Наумова, 1999, с. 12] сформулирована идеология рецензируемой работы: «Парадигма современной НОР – это континуальный взгляд на природу всех элементов растительности (от популяции до фитосферы) и прагматический редукционизм, т. е. сведение континуальных явлений к системе дискретных единиц».



**Оккам Уильям**  
(William Ockham  
[Ossam];  
ок. 1285-1349) –  
британский  
философ-  
схоласт,  
теолог.

Обсуждение содержания основного объекта фитоценологии – фитоценоза практически полностью повторяет более ранние представления Миркина [1985] со всей следующей за этим критикой (см. выше). А вот к числу удачных, несомненно, следует отнести и разделы, касающиеся концепции экологических ниш растений, форм организации фитоценозов, классификации, синдинамики. В этих разделах можно найти много полезных (для построения фитоценологической и экологической теории) понятий и закономерностей. Все они хорошо аргументированы и могут стать основой для математической формализации в рамках оптимизационных моделей.

Стратегические цели работы Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой – окончательное и бесповоротное формирование у будущих «офицеров» НОР экологического мировоззрения мирового уровня, выявление и утверждение приоритетов русскоязычных научных школ и вывод национальных традиций НОР на передовые позиции – можно считать достигнутыми [Кудинов и др., 2001]. Вот почему эта книга будет полезна и студенту, и аспиранту, и доктору наук. Выход в свет "Науки о растительности" знаменует также победу континуализма, не только как «методологического стержня современной НОР», но и как образа мышления современного эколога.

## 5. Теория по А.Ф. Алимову

Как уже отмечалось выше, любая наука в процессе познания окружающего мира и своем развитии проходит, как минимум, три основных этапа – накопление эмпирического знания (описательный, инвентаризационный), концептуально-теоретический и этап математической формализации структуры и механизмов функционирования описываемых систем. Как и для фитоценологии, наверное, с определенной долей уверенности можно говорить о том, что первый этап становления гидробиологии завершен (точнее, продвигнут дальше всех), второй находится в стадии активной разработки, а вот третий – еще в начале своего пути.

В начале нового тысячелетия вышла книга **А.Ф. Алимова** [2000], выполненная как раз на стыке второго и третьего этапа становления теоретической гидробиологии. Именно это её уникальное положение на «оси теоретизации» как гидробиологии, так и экологии в целом и заставляет рассмотреть её самым внимательным образом [Розенберг, 2002б].



**Алимов Александр Федорович**  
(г.р. 1933)  
отечественный гидробиолог, эколог; академик РАН.

Во "Введении" автор подчеркивает, что «важнейшими задачами гидробиологии и гидроэкологии можно считать оценку состояния и прогнозирование возможных изменений водных экосистем под влиянием внешних, особенно антропогенных, факторов, определения оптимальных условий и степени эксплуатации экосистем» (с. 7). Естественно, что решение этих задач возможно лишь при достаточной степени разработанности концептуально- и формально-теоретического этапов. В качестве базы их разработки Алимов принимает системный подход, правда, если можно так сказать, в его «традиционном» варианте по Ю. Одуму (несколько отличном, от изложенного в первой главе «конструктивного системного подхода»). Здесь же автор совершенно справедливо выделяет две основные характеристики водных экосистем – их целостную структуру и характер функционирования (динамику). Причем, в основе описания этих характеристик лежат положения «школы продукционной гидробиологии» **Г.Г. Винберга**, активным сторонником и творческим продолжателем которой является Алимов.



**Винберг  
Георгий  
Георгиевич**  
(1905-1987) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог;  
чл.-корр.  
АН СССР.

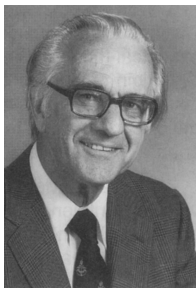
В первой главе "Структура сообществ организмов и экосистем" автор конспективно рассматривает основные структурообразующие факторы (доступность ресурсов, конкуренция, хищничество, волны космических [в дальнейшем эти факторы не обсуждаются и их упоминание «всую» вряд ли оправдано] и климатических явлений, антропогенные воздействия). Обсуждая зависимость числа видов животных от площади местообитания Алимов ограничивается логарифмической кривой, что явно недостаточно (такого рода зависимости подробнее рассмотрены в фитоценологии). Здесь же обсуждается ряд показателей (индексов) разнообразия, среди которых особое место занимает информационный показатель Шеннона, так как именно опираясь на него, Алимов строит свою теорию функционирования водных экосистем.

Выбор в качестве базисного такого рода показателя является принципиальным моментом и потому хочется сделать несколько общих замечаний о современной «индексологии» вообще, и об индексе Шеннона в частности. Пик работ по «вводу» в экологическую науку новых индексов и разного рода коэффициентов пришелся на конец 60-х – начало 80-х годов уже прошлого века. Причем, основная часть этих индексов строилась, если можно так выразиться, «эмпирически», т. е. авторы пытались просто «одеть» в математическую форму свои представления о структуре описываемых систем. Это привело к появлению таких показателей, как например, *индекс значимости вида*

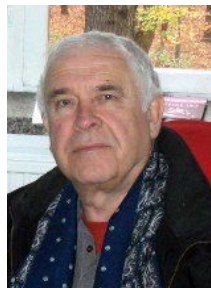
**Кёртиса**, представляющего собой сумму (?) относительных величин численности вида, его проективного покрытия и относительного доминирования [Василевич, 1969]. Сегодня эти показатели продолжают активно использоваться (например, *индекс разнообразия Макинтоша*, связанный с суммой квадратов (?) обилия видов), не взирая на их малое экологическое содержание и полное отсутствие какого-либо модельного обоснования.



**Кёртис Джон**  
(John Thomas Curtis;  
1913-1961) –  
американский  
ботаник, фитоценолог,  
физиолог растений,  
эколог.



**Макинтош Роберт**  
(Robert Patrick McIntosh;  
г.р. 1920) –  
американский  
фитоценолог,  
эколог.



**Сви́режев**  
**Юрий Михайлович**  
(1938-2007) –  
отечественный,  
немецкий  
математик,  
эколог.

Что касается индекса разнообразия Шеннона, то при его использовании «забывают» о ряде его интересных свойств. В частности, приведу интересное замечание **Ю.М. Сви́режева** [1976, с. 272]: «Как больцмановская энтропия в статистической физике, так и информационная энтропия в теории информации (*а это и есть индекс Шеннона. – Г.Р.*) имеют смысл лишь для ансамблей из слабо взаимодействующих частиц или каких-либо других объектов. Введение энтропийной меры для таких множеств вполне обосновано. Но как только мы имеем дело с системами, элементы которых сильно взаимодействуют между собой, энтропийная мера уже неудовлетворительна... С этой точки зрения понятны удачи в применении энтропийной меры на ранних стадиях эволюции сообществ...». Добавим к этому и тот математический факт, что индекс Шеннона достигает своего максимума при одинаковой частоте встречаемости всех видов; иными словами, максимальное разнообразие должно наблюдаться для равновесных сообществ без выраженного доминирования, что в природе обычно не наблюдается (Одум, 1975). Не будем забывать и такой факт: «Много писали о том, что высокое видовое разнообразие обеспечивает стабильность сообщества, объясняя это тем, что при варьировании условий среды во времени одни виды снижают обилие, а другие его увеличивают, но при этом продуктивность сообщества сохраняется. Но это не стабильность сообщества, так как биомасса – не самый важный признак типа

растительных сообществ, т. е. синтаксона. Высокое видовое разнообразие само по себе не обеспечивает стабильности» [Василевич, 2009, с. 514] Думается, что все эти моменты следует учитывать при использовании разного рода индексов.

В разделе "Влияние биотических и абиотических факторов" подробно и с многочисленными примерами демонстрируются различные зависимости индекса разнообразия Шеннона от величины БПК<sub>5</sub>, количества взвешенного органического вещества (ВОВ), бихроматной окисляемости воды (БОВ), от различных соотношений численности и биомассы видов, входящих в оцениваемые сообщества (стено- и эврибионтных видов, хищных и нехищных животных бентоса, фильтраторов к общей биомассе зоопланктона и пр.). Все это позволяет Алимову сделать ряд интересных выводов – это либихо-шелфордовская зависимость разнообразия сообществ бентоса от ВОВ, пропорциональное снижение разнообразия фито- и зоопланктонных сообществ при возрастании первичной продукции в водоеме, возрастание биомассы водных сообществ по мере упрощения их структуры (например, в результате загрязнения или эвтрофирования). Логарифмический характер зависимости удельной продукции сообществ донных организмов и их биомассы от индекса разнообразия хорошо вытекает из эмпирических данных и полностью соответствует общеэкологическим установкам (например, *принципам островной биогеографии Мак-Артура–Уилсона*) – в этом контексте классическими следует признать примеры двукратного увеличения разнообразия при 10-кратном изменении БОВ и содержания общего фосфора.



**Мак-Артур Роберт**  
(Robert Helmer  
MacArthur;  
1930-1972) –  
американский  
математик,  
эколог, генетик,  
биогеограф.

**Уилсон Эдвард**  
(Edward Osborne  
Wilson;  
г.р. 1929) –  
американский  
энтомолог, этолог,  
эколог, биогеограф.



Вторая глава "Динамика биомассы" невелика по объему (12 стр.), но очень важна для строящейся теории функционирования водных экосистем. Наиболее важным моментом, отраженным в этой главе, следует признать методический прием выражения variability динамики биомассы (ВДБ) через отношение максимальной к минимальной биомассе. Это позволило Алимову на обширном литературном материале продемонстрировать разные типы динамики биомассы сообществ животных бентоса в озерах и сделать вывод о том, что ВДБ является одной из важных характеристик динамики вод-



ных сообществ (причем, ВДБ возрастает при усилении антропогенных воздействий на водоемы).

Оценкам зависимости биологической продуктивности (способности живых организмов создавать, консервировать и трансформировать органическое вещество) от абиотических и биотических факторов посвящена следующая глава "Продуктивность водоемов". Для пяти типов водоемов, выделенных **М.В. Мартыновой** [1984, 2010] по соотношению продукции водных макрофитов и суммарной первичной продукции (макрофитов и планктона), автор строит регрессионные зависимости продукции макрофитов от планктона и количественно демонстрирует в целом снижение величины продукции макрофитов по отношению к продукции планктона, что, в принципе, является тривиальным выводом, так как сами типы водоемов выделены по снижению процентного участия в первичной продукции макрофитов. Более интересным представляется выделение четырех типов водоемов по целому спектру характеристик [Алимов, 2000, с. 56] и зависимость продукции планктона от изменчивости температуры водоемов, что подтверждает наблюдаемую картину увеличения продуктивности водоемов по направлению от арктических к тропическим.

В этой главе особый интерес представляет небольшой раздел "Связь структурных и функциональных характеристик", в котором проанализированы зависимости  $P/R$ -коэффициентов (как для сообществ в целом, так и для отдельных групп организмов) от индекса Шеннона и биомассы рыб, что позволило, в частности, количественно подтвердить «положение о том, что рыбы способствуют поддержанию высокого видового разнообразия и стабилизации потоков энергии в сообществах животных» (с. 66).

В главе четыре "Биотический баланс и потоки энергии в экосистемах" рассмотрены различные составляющие биотического баланса и проанализированы их зависимости от различных факторов. Восприятие результатов этой главы было бы облегчено, если бы автор в начале привел блок-схему (граф) связей составляющих биотического баланса (аналогично блок-схемам на с. 86 и 112): тогда различные построенные им зависимости «играли» бы на конечный результат полного описания водной экосистемы. По этой главе (как, впрочем, и по первому разделу следующей главы) хочется сделать еще одно замечание методологического характера. Для любой сложной системы (а водные экосистемы – сложные) следует различать простые и сложные характеристики. Не вдаваясь в мудрёные системологические определения (см., на-



**Мартынова  
Муза  
Владимировна**  
(г.р. 1941) –  
отечественный  
гидрохимик.

пример, [Розенберг и др., 1999] и первую главу настоящей монографии), под первыми понимаются аддитивные (для них то и подходят балансовые соотношения), а под вторыми – неаддитивные характеристики. Естественно, формализация первых – это обязательный этап построения теории сложных систем (в том числе и теории функционирования водных экосистем), но основное содержание этой теории будет определяться теоретическим описанием сложных характеристик (с учетом эффектов нелинейности, эмерджентности и пр.).

Пятая глава состоит из двух разделов – "Потоки вещества" и "Потоки информации". Особый интерес представляет второй раздел. Здесь автор оригинально определяет понятие «информация»: «Используя понятие энтропии, можно сказать, что информация есть мера количества неопределенности, которое исчезает при получении сообщения» (с. 91). Очень интересен краткий обзор современных представлений об информационных сигналах и потоках в экосистемах (хотя, значительная часть описанных феноменов может интерпретироваться не на «языке теории информации», а на «языке аллелохимических взаимодействий»). Следует согласиться с Алимовым в том, что «информацию в экологии чаще всего сводят к разнообразию, благодаря чему получил широкое применение в экологических исследованиях *индекс Шеннона*. Однако из такого понимания информации трудно получить представления о структуре потоков информации и количественно их выразить» (с. 95). Действительно, об опасности подмены конструктивных положений теории информации измерением информации предупреждал еще её создатель К. Шеннон. И все-таки, померить в каких-нибудь «попугаях» информационные процессы в экосистемах очень хочется. И здесь Алимов демонстрирует интересный подход – оценку потоков информации в экосистемах по потокам фосфора (последовательность реакций – канал связи, а отщепление фосфат-иона – сигнал в 1 бит). Правда, в «балансовом варианте» такой информационный подход просто дублирует вещественно-энергетические балансы; а вот оценка сигнальной (сложной) составляющей информации, представляется, может дать новое знание (в качестве примера укажем на информационную модель стайного поведения рыб [Флейшман, 1982, с. 260-284]).

Шестая глава "Стабильность и устойчивость водных экосистем" логически вытекает из всех предыдущих глав. Четко представляя все многообразие типов устойчивости, Алимов под устойчивостью сообщества или экосистемы «предлагает понимать отклонение их характеристик от некоего среднего уровня, свойственного конкретной системе как исторически сложившейся при определенных условиях» (с. 102-103). С этой точки зрения совершенно оправданным в качестве меры устойчивости выглядит показатель ВДБ (рассмотрена его зависимость от индекса разнообразия). Алимов для



оценки влияния антропогенных факторов вводит понятие «выносливости» экосистем – способность противостоять изменениям внешних условий (заметьте, что в чем-то сходное понятие «живучесть» как активное подавление вредных факторов было предложено **Б.С. Флейшманом** [1966, с 14; 1982, с. 31]). В качестве меры выносливости предлагается использовать производную функции, описывающей связь между сложностью системы (индексом разнообразия Шеннона) и конкретным фактором среды. В этом случае, все нелинейные зависимости индекса разнообразия от тех или иных факторов, которые были получены и описаны автором в предыдущих главах, можно использовать для оценки выносливости экосистемы (правда, открытым остается вопрос об оценке выносливости в случае синергетического действия нескольких факторов).

Завершает монографию глава "Закономерности функционирования водных экосистем". Пожалуй, это наиболее интересная глава, демонстрирующая работоспособность системного подхода и комплексного использования отдельных эмпирико-теоретических зависимостей параметров структуры и динамики сообществ для описания процессов функционирования водных экосистем. За основу взята разработанная автором совместно с **А.А. Умновым** математическая модель озерной экосистемы без термоклина. Фактически, осуществлено имитационное моделирование с учетом всей проанализированной в книге информации.

Так в чем же преимущество теории (модели) функционирования водных экосистем по-Алимову над другими моделями? Думается, что автор сумел найти ту «золотую середину», которая отличает его подход от чисто математического (аналитического) описания с одной стороны и имитационного (прагматического) с другой. В первом случае, чаще всего, «зануление» некоторых коэффициентов модели сводит её к классическим вольтерровским системам конкуренции или «хищник – жертва» и анализ таких моделей – в большей степени математика, чем экология. Во втором случае, имитация каждый раз оказывается сугубо индивидуальной (полные прогнозные модели,

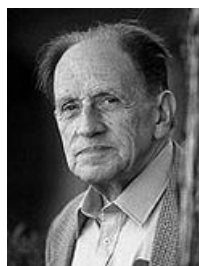


**Флейшман  
Бенцион  
Семёнович  
[Шимонович]**  
(г.р. 1926) –  
отечественный  
математик,  
системолог.



**Умнов  
Альберт  
Александрович**  
(1941-1998) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог.

например, оз. Байкал и Ладожского озера будут существенно различаться и не позволят выявить каких-то общих закономерностей, что и составляет суть



**Маргалёф  
Рамон**  
(Margalef  
[i López]  
Ramón  
(1919–2004) –  
испанский  
гидробиолог,  
эколог;

построения теории данного класса объектов). В этом проявляется *принцип множественности моделей сложных систем*. «Теоретико-практический компромисс» между этими крайностями и дает подход А.Ф. Алимова. Книга, несомненно, интересна, дискуссионна, в ней поставлено задач и задано вопросов значительно больше,

чем получено ответов. Именно в этом она близка к столь же малой по объему книге конца 60-х годов **Р. Маргалёфа** "Перспективы экологической теории" [Margalef, 1968] и потому, хочется верить, ей уготовлена столь же блестящая судьба.

## 6. Теория по В.С. Ипатову и Л.А. Кириковой

Вернемся к растительным сообществам. Во второй половине 1997 г. вышел в свет учебник **В.С. Ипатов** и **Л.А. Кириковой** "Фитоценология" [Ипатов, Кирикова, 1997]. И хотя в названии работы и нет, собственно, слова «теоретическая», эта работа, несомненно, претендует на теоретическое осмысление современной фитоценологии и её можно рассматривать именно в таком контексте.



**Ипатов  
Виктор  
Семёнович**  
(г.р. 1930) –  
отечественный  
ботаник, эколог,  
фитоценолог.

**Кирикова  
Людмила  
Александровна**  
(1929–2004) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог.



Не ставя задачу дать полный критический анализ этой работы (особенно её дидактической составляющей) остановимся лишь на некоторых «теоретических моментах». Прежде всего, это касается достаточно явной (особенно для учебника) дискуссии с В.И. Василевичем [1969] о причинах и соотношении *континуума* и *квантованности* растительного покрова [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 225–232]. Так, по мнению Василевича, одной из основных причин континуума является *относительная неспецифичность воздействия видов на среду*; Ипатов и Кирикова, напротив, обосновывают *специфический характер трансформации растениями среды обитания* – этому посвящен

специальный раздел монографии [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 94-96]. В известном смысле, этот спор достаточно схоластичен: сложные экологические и фитоценотические системы обладают большим числом сложных параметров [Розенберг и др., 1999, 2002] и, в принципе, в природе легко подобрать примеры, подтверждающие как одну, так и другую точку зрения. Еще раз вспомним по этому случаю статью **В.Д. Александровой** [1966] "О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове", более раннюю работу этих же авторов [Ипатов, Кирикова, 1985], да и окончательный вывод: «Континуум и квантованность – коренные свойства растительного покрова и выражены одновременно и всюду» [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 232]. Эта точка зрения многократно обсуждалась ранее, и здесь приведем лишь еще один пример-аналогию [Розенберг и др., 2002].

Пусть имеется два продукта – сыр и шоколад. Первый являет собой пример полного превалирования континуума над дискретностью и его «классификация» (нарезание) будет определяться сугубо прагматическим подходом (очень голоден – толстые куски, для фуршета – тонкие). Шоколад может интерпретироваться как «единение и некоторое превалирование дискретности над непрерывностью» и его «классификация» (разламывание), чаще всего, будет проходить по долькам, то есть будет более «естественной». Возникает вопрос: для какой цели следует добиваться «более естественной классификации» и вести исследования до «...порой мучительного выделения квантов в природе» [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 232]? В принципе, можно свести растительное сообщество к квантам-особям (хотя для растений выделить особь бывает зачастую значительно сложнее, чем для животных – здесь тоже можно говорить о наличии континуума). Но что даст такое «квантирование» для понимания организации растительного сообщества?

Целая глава работы посвящена проблемам организации растительного покрова, а в разделе "Ценоэлементы в растительном покрове" [Ипатов, Кирикова, 1997] авторы, опираясь на почти 30 терминов, приведенных в монографии **А.А. Корчагина** [1976], предлагают следующую классификацию разных функциональных элементов:



**Александрова  
Вера Даниловна**  
(1910-1989) –  
отечественный  
ботаник,  
фитоценолог.



**Корчагин  
Александр  
Александрович**  
(1900-1977) –  
отечественный  
ботанико-  
географ,  
эколог  
растений.

- *инфраценоэлементы* (совокупности растений, которые не охватывают весь растительный покров по вертикали) – ценоячейки, синузии и гиперсинузии;
- *ультраценоэлементы* (совокупности растений, включающие в себя все особи по вертикали растительного покрова) – кономы, ценомы и синомы.

Для наглядности, представим все определения в некотором «формальном виде» (аналогичном **табл. 1.1** в главе 1), что позволяет более четко увидеть как сходство, так и их различия (**табл. 8.1**).

Таблица 8.1

**Некоторые фитоценоотические и внутрифитоценоотические функциональные элементы, рассмотренные В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой**

Функциональные элементы	Определение	Формальная запись определения
1	2	3
Ценоячейка (В.С. Ипатов)	Элементарное ценоотическое образование, в которое входят растения, объединенные индивидуальными топическими трофическими конкурентными отношениями между собой и с центральным растением.	$CY = \bigcap_{i=1}^n \bigcap_{j=1}^m T(S_{ij}^m \rightarrow S)$ <p><math>CY</math> – ценоячейка,  <math>S_{ij}^m</math> – особь <math>j</math> вида <math>i</math> яруса <math>m</math>,  <math>S</math> – центральное растение.</p>
Синузия (Г. Гамс, Т. Липпмаа, Б.Н. Норин)	Совокупность перекрывающихся ценоячеек; синузия – это растения <ul style="list-style-type: none"> <li>• одной или нескольких близких жизненных форм,</li> <li>• которые сближены, сомкнуты в подземных или надземных частях (достигают порога ценоотических влияний),</li> <li>• обладают экологическим сходством,</li> <li>• образуют единую экологическую нишу,</li> <li>• взаимодействуют между собой,</li> <li>• создают собственную экосреду и</li> <li>• обладают относительной автономностью.</li> </ul>	$SIN = T(\bigcap_{i=1}^n CY_i) < R$ <p><math>R</math> – порог ценоотических влияний.</p>
Гиперсинузия (Г. Гамс)	Синузия, образованная растениями разных жизненных форм.	$G-SIN = \bigcap_{i=1}^n \bigcap_{j=1}^m S_{ij} < R$ <p><math>S_{ij}</math> – особь <math>j</math> вида <math>i</math>,</p>

		$\cap$ – ценотические отношения.
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
Коном	Гиперсингузия, охватывающая всю толщу растительного покрова, эдификаторным элементом которой является <i>конфасция</i> (растения в совокупности с симбионтами).	$\text{CON} = \bigcap_{i=1}^n \bigcap_{j=1}^m \text{K}_{ij} < \mathbf{R}$ $\text{K}_{ij}$ – конфасция особи $j$ вида $i$ , $\cap$ – ценотические отношения
Ценом	То же самое, но эдификаторный элемент – ценочейка.	$\text{CEN} = \bigcap_{i=1}^n \bigcap_{j=1}^m \text{CY}_{ij} < \mathbf{R}$
Сином	То же самое, но эдификаторный элемент – сингузия.	$\text{SIM} = \bigcap_{i=1}^n \bigcap_{j=1}^m \text{SIN}_{ij} < \mathbf{R}$



1

2

**1. Гамс Гельмут** (Helmut Gams; 1893-1976) – австрийский ботаник, фитоценолог, эколог.

**2. Липпмаа Теодор** (Theodor M. Lippmaa; 1892-1943) – эстонский, отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.

## 7. Теории *a la modern*

В этом разделе рассмотрим несколько теоретических работ, появившихся с конца 80-х годов и еще не успевших «оформиться» в соответствующие монографии теоретического плана.

**Куль Калеви**  
 (Kalevi Kull;  
 г.р. 1952) –  
 отечественный,  
 эстонский  
 эколог,

**К. Куль** [1988, с. 13] следующим образом сформулировал *центральную задачу фитоценологии* (ЦЗФ): «Пусть на площадке  $S$  в момент  $t$  живет  $n$  известных видов растений в количествах  $a_1, \dots, a_n$ , при этом их возрастные состояния ( $r$ ) образуют спектры  $P_1(r), \dots, P_n(r)$ . Определить (прогнозировать) количества растений разных видов на этой площадке в момент  $t+T$ , при известном микроклимате, почве и инвазии диаспор». Исходя из этого, теория фитоценологии понимается Кулем как совокупность алгоритмов (формул, правил, моделей), которые способствуют решению данной центральной задачи фитоценологии в том или ином частном случае. В этом варианте ЦЗФ являет собой пример физического подхода к построению теории, сложности и недостатки которого уже обсуждались [Розенберг, 2003а].

Столь обобщенная запись ЦЗФ, предложенная Куллем, по справедливому замечанию Б.М. Миркина [1989в, с. 72], представляется «мало реальной в силу её чрезмерной сложности, а потому и опасной: огромные затраты средств могут попросту не окупиться результатами».

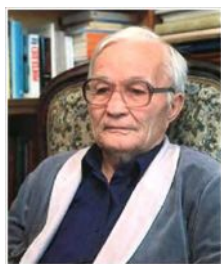
Здесь я сделаю еще одно замечание общесистемного характера. В системологии хорошо известен *принцип множественности моделей сложных систем*

**В.В. Налимова** (см.: [Розенберг и др., 1999] и главу 1, раздел 5), в силу которого, одна и та же экосистема может быть примерно с одинаковой адекватностью (качественной или количественной) описана несколькими различными моделями. Кроме того, в силу уникальности каждой из экосистем нельзя рассчитывать на то, что

все многообразие этих уникальных объектов будет описано с помощью единственной (пусть и очень обобщенной) модели.



специалист по биосемиотике.



**Налимов Василий Васильевич** (1910-1997) – отечественный математик, философ.



**Цобель Мартин**  
(Martin Zobel;  
г.р. 1957) –  
отечественный,  
эстонский  
ботаник, эколог.



**Цобель Кристиан**  
(Kristjan R. Zobel;  
г.р. 1960) –  
отечественный  
эстонский ботаник,  
лихенолог, эколог.

В этом же сборнике "Перспективы теории фитоценологии" опубликована еще одна интересная в теоретическом плане статья **М. Цобеля** и **К. Цобеля** [1988; см. также: K. Zobel, M. Zobel, 1988], в которой развиваются представления о нулевой гипотезе ( $H_0$ ) для фитоценозов, подразумевая под ней то состояние растительных сообществ, при котором наблюдается «отсутствие интеракции между видами и отсутствие гетерогенности среды»

[с. 27]. Иными словами, они [с. 28] задают некоторый «идеальный» фитоценоз, с которым путем вычисления «разницы между степенью варьирования конкретного сообщества и степенью варьирования смоделированного сообщества по условиям  $H_0$ » определяется уровень «фитоценоличности» различных сообществ. Замечу, что аналогичный теоретико-методический подход я использовал [Розенберг, 1975] при оценке качества той или иной количественной классификации одного объекта (точнее степени структурированности матриц сходства сообществ, получаемых разными методами автоматической классификации; при этом в качестве  $H_0$  фигурировала матрица со случайным образом «перетасованными» строками и столбцами, а в качестве «разницы» задавалась некоторая мера диссонанса). Таким образом, методически данный подход уже апробирован при решении некоторых фитоценологических задач, а вот необходимость построения нулевой гипотезы  $H_0$  представляется очень важным шагом в направлении синтеза теоретической фитоценологии.

Вероятно, напрямую к этой работе примыкает очень интересное исследование **А.А. Савельева** [2004], в котором оригинально формулируется нулевая гипотеза для вероятностного описания и статистической проверки концепции непрерывности растительного покрова. Предполагается, что «модель вероятностного описания флористического состава растительного покрова при выполнении гипотезы индивидуальности ( $H_0$ ; – Г.Р.) для получения списка вероятностей присутствия каждого



**Савельев  
Анатолий  
Александрович**  
(г.р. 1957) –  
отечественный  
математик,  
эколог.

вида на площадке не требует данных о факторах среды, а использует только сами флористические списки» [Савельев, 2004, с. 91].

Пусть  $g \in G$  – некоторое значение комплексного фактора среды, а  $P(A|g)$  или  $P_g(A)$  – вероятность наличия вида  $A$  в условиях  $g$ . *Гипотеза индивидуальности видов Раменского–Глисона* задается следующими предположениями:

- виды в среде распределены независимо друг от друга (рассматриваются только парные зависимости между видами):  $P(A|g) = P_g(A) = P_g(A|B)$ ;
- вероятность встретить вид на данной площадке зависит только от условий среды  $g$ .

Тогда вероятность встретить совместно виды  $A$  и  $B$  в условиях среды  $g$  при выполнении гипотезы индивидуальности будет  $P(AB|g) = P(A|g) \cdot P(B|g)$ .



**Глисон Генри**  
(Henry Allan Gleason;  
1882-1975) –  
американский  
ботаник,  
эколог,  
фитоценолог.

Несложные преобразования с помощью *формулы Байеса*<sup>4</sup> позволяют записать условную вероятность встретить вид  $A$  при наличии вида  $B$  для всей территории в следующем виде:

$$P(A|B) = P(A|g_i)P(g_i|B).$$

Если обозначить список видов, присутствующих на некоторой площадке с условиями среды  $g$ , через  $S_g$ , то вероятность встретить вид  $A$  на площадке можно оценить как

$$P(A|g) \approx \max_{B \in S_g} P(A|B).$$

Все эти вероятностные рассуждения позволяют построить статистическое правило для проверки нулевой гипотезы: распределение фактических вероятностей с помощью некоторого критерия (например,  $\chi^2$  или коэффици-

<sup>4</sup> В "Philosophical Transactions of the Royal Society" за 1763 г. была опубликована работа Т. Байеса под названием "Опыт решения задачи по теории вероятностей покойного почтенного мистера Байеса, члена Королевского общества, сообщено мистером Прайсом в письме Джону Кентону, магистру искусств, члену Королевского общества" [Bayes, 1958; Майстров, 1967, с. 104]. Правда, «формула, которую сейчас называют формулой Байеса, в работе Байеса не содержится. Она получила такое название с "легкой руки" Лапласа» [Майстров, 1967, с. 118].



ента корреляции) сравнивается с теоретически рассчитываемым распределением модельных вероятностей  $P(A|g)$ .



**Байес  
Томас**  
(Reverend  
Thomas Bayes;  
1702-1761) –  
британский  
математик,  
священник.

**Лаплас  
Пьер-Симон**  
(Pierre-Simon  
Laplace;  
1749-1827) –  
французский  
математик,  
астроном.



А. А. Савельев [2004, с. 97] приводит убедительный пример такого рода сравнения для более чем 3000 геоботанических описаний территории Республики Татарстан, объединенных базой данных ФЛОРА. Для данного объекта гипотеза об индивидуальности распределения видов не отвергается (коэффициент корреляции между распределениями фактических и модельных вероятностей, используемый в качестве критерия проверки нулевой гипотезы, изменялся от 0,69 до 0,95).

\* \*  
\*

Таким образом, *теоретическая экология* в рассмотренных выше работах в большей степени затрагивает «основание» теории (думается, что оно «отработано» уже достаточно полно), на вербальном уровне определяя фундаментальные понятия и основные теоретические концепции. Как уже отмечалось, по многим «понятийным» вопросам точки зрения авторов прямо противоположны друг другу и поэтому каждый эколог должен определить свою позицию по отношению к дискутирующим сторонам. Очевидно, что степень удачности выбора основных понятий (см., например, [Розенберг, 1999а]), их идеализация и формализация будут во многом определять и саму возможность построения экологической теории.

## Глава 9

# «ОСНОВАНИЕ» ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ

*Умным правит краткий миг,  
глупый знает все из книг.  
Умный глупому не пара;  
Умный - груз, а глупый - тара.*

**Даниил Хармс,**

**Стихотворения, 1933 г.**

[http://www.lib.ru/HARMS/xarms\\_poetry.txt#18](http://www.lib.ru/HARMS/xarms_poetry.txt#18)

Как уже отмечалось в главе 7, «**основание**» теории включает пять элементов: *первоначальный эмпирический базис, идеализированный объект, систему фундаментальных понятий (экологических величин), процедуры измерения и правила действия над экологическими величинами.*

### 1. Первоначальный эмпирический базис

Развитие науки на своих ранних этапах обычно соответствует самому начальному периоду человеческого познания конкретной предметной области. *Эмпирическое познание*, как правило, становится исходным (выступает в качестве своеобразной «среды») и для всех других более высоких стадий и ступеней познания. Период эмпирического познания знаменует первое вторжение науки в область, где прежде безраздельно властвовало только чувственное восприятие (религия, искусство). При этом эмпирический уровень познания реализует лишь возможности описания и предсказания фактов, свойств и явлений рассматриваемой предметной области, но не даёт им объяснения. Последующее развитие науки в рамках этого периода характеризуются всё бóльшим использованием простейших количественных методов (чаще всего, в виде статистической обработки).

В итоге развития любой (частной) науки на уровне эмпирического предметного познания формируются *эмпирические основы предметной науки*, включающие в свой состав *эмпирические факты* (факты, приводящие к эмпирическим выводам), которые с помощью познавательных методов образуют массив вторичных знаний в виде *эмпирических данных*.

Более 200 лет тому назад, **И. Кант** написал слова, с которыми трудно не согласиться и сегодня: «Без сомнения, *всякое наше познание начинается с опыта*; в самом деле, чем же пробуждалась бы в действительности познавательная способность, если не предметами, которые действуют на наши чувства и отчасти сами производят представления, отчасти побуждают наш рассудок сравнивать их, связывать или разделять и таким образом перерабатывать грубый материал чувственных впечатлений в познание предметов, называемое опытом? Следовательно, никакое познание не предшествует во времени опыту, *оно всегда начинается с опыта* (выделено мной. – Г.Р.)» [Кант, 1964, с. 105].



**Кант Иммануил**  
[Эммануил]  
(Immanuel Kant;  
1724-1804) –  
немецкий философ;  
почетный академик  
Императорской  
академии наук и  
художеств в  
Санкт-Петербурге.

Чтобы «не изобретать велосипеда», приведу достаточно пространную цитату, фиксирующую современное представление только об одном элементе философской теории познания (эпистемологии) – эмпирическом знании [Канке, 2001, с. 87-89]: «*Наука – это деятельность человека по выработке, систематизации и проверке знаний*. Научным является не всякое знание, а лишь хорошо проверенное и обоснованное... Наука начинается с непосредственных наблюдений отдельных событий, фактов, которые фиксируются высказываниями... Для ученого очень важно обнаружить некоторую *регулярность*, ибо обнаруженная регулярность позволяет объяснять и предсказывать явления... При анализе эмпирических фактов надо учитывать все обстоятельства... Знания о явлениях уточняются благодаря измерениям, различного рода подсчетам. Одно дело знать явление только качественно, другое – иметь количественные сведения. Без количественных данных невозможно построить, например, сколько-нибудь сложное техническое устройство.

Основа эмпирического исследования – *эксперимент* (от лат. *experimentum* – проба, опыт). Эксперимент и есть испытание изучаемых явлений в контролируемых и управляемых условиях. Экспериментатор стремится выделить изучаемое явление в чистом виде, побочные обстоятельства должны быть устранены... При этом должно учитываться значение каждой составляющей эксперимента. В этой связи особое значение имеют *приборы*...

Среди методов эмпирического познания часто называют *наблюдение*. Имеется в виду наблюдение не как этап любого эксперимента, а самостоятельный способ изучения явлений... Интерпретация наблюдаемых состояний в принципе не отличается от понимания результатов экспериментов. Наблюдение можно считать своеобразным экспериментом.

Интересной возможностью развития метода экспериментирования является так называемое *модельное экспериментирование*. В этом случае экспериментируют не с оригиналом, а с его моделью, образцом, похожим на оригинал. Оригиналу ведет себя не так чисто, образцово, как модель. Модель может иметь физическую, математическую, биологическую или иную природу. Важно, чтобы манипуляции с ней давали возможность переносить получаемые сведения на оригинал. В наши дни широко используется компьютерное моделирование.

Модельное экспериментирование особенно уместно там, где изучаемый объект недоступен прямому эксперименту... (*подробнее см. о познавательных установках в главе 1, раздел 7. – Г.Р.*).

Важнейшим экспериментальным методом является *измерение*, позволяющее получить количественные данные. Измерение А и В предполагает: 1). установление качественной одинаковости А и В; 2). введение единицы измерения (секунда, метр, килограмм, рубль, балл); 3) сопоставление А и В с показанием прибора, который обладает той же качественной характеристикой, что А и В; 4). считывание показаний прибора... (*выделено автором. – Г.Р.*)».

Таким образом, *эмпирический уровень познания* – это процесс мыслительной (языковой) переработки информации, полученной с помощью органов чувств. Переработка заключается в анализе, классификации, обобщении материала, получаемого посредством наблюдения. Здесь синтезируются понятия, обобщающие наблюдаемые предметы и явления. Таким образом, формируются эмпирический базис тех или иных теорий. Для *теоретического уровня познания* характерно то, что «здесь включается деятельность мышления как другого источника знания: происходит построение теорий, объясняющих наблюдаемые явления, открывающих законы области действительности, которая является предметом изучения той или иной теории» [Войшвилло, Дегтярев, 2001, с. 14]. Общенаучными методами, применяемыми как на эмпирическом, так и на теоретическом уровнях познания, являются такие методы как: *анализ* (метод исследования, состоящий в том, что изучаемый предмет «расчленяется» на составные элементы [признаки, свойства, отношения], каждый из которых затем исследуется в отдельности как часть расчленённого целого) и *синтез* («соединение» частей предмета, расчленённого в процессе анализа, установление взаимодействия и связей частей и познание этого предмета как единого целого), *индукция* и *дедукция*, *аналогия* и *моделирование*.

Соотношение эмпирического базиса и моделей (если это только не эмпирико-статистические или самоорганизующиеся модели, построенные с использованием эмпирической информации) далеко не всегда оказывается



**Хилборн Рей**  
(Ray William Hilborn;  
г.р. 1947) –  
американский  
ихтиолог, эколог.

**Мэнгел Марк**  
(Marc Mangel;  
г.р. 1950) –  
американский  
математик,  
статистик.



идеальным. Как справедливо подчеркивают **Р. Хилборн** и **М. Мэнгел** [Hilborn, Mangel, 1997], модели, прежде всего, направлены на «обнаружение» тех экологических процессов, которые мы пытаемся понять по экспериментальным данным. Совместное использование экспериментальных и модельных данных позволяет распутать этот «экологический детектив» [Hilborn, Mangel, 1997; Проблемы экологического..., 2008].

Таким образом, эмпирический базис – набор достоверных экологических фактов. Так, например, практически вся фитоценотическая информация содержится в геоботанических описаниях растительных сообществ, которые выполняются в вариантах площадочных или бесплощадочных учетов. При этом основными задачами таких описаний являются выявление полного списка видов данного растительного сообщества (качественная составляющая) и установление роли видов в сложении фитоценоза (количественная составляющая). Кроме того, геоботаническое описание несет информацию о географии и топографии местности, где оно выполнено, а также целый ряд сведений экологического характера. Являясь элементарным измерением, геоботаническое описание используется для всех видов исследования растительных сообществ – классификации, ординации, оценке разнообразия, геоботанической индикации, изучения динамики фитоценозов, их структуры и пр. Это позволяет на примере именно геоботанического описания формализовать некоторые параметры эмпирического базиса [Розенберг, 1989б].

От каких объективных и субъективных факторов зависит точность (следовательно, и достоверность) геоботанического описания? По-видимому, точность  $P$  (под точностью описания понимаем вероятность качественного и количественного учета на пробной площадке всех видов сообщества) может быть представлена в следующем виде:

$$P = f_1(t, T, S, F, R), \quad S = f_2(T, Q, G, \alpha). \quad (9.1)$$

Здесь  $t$  – время проведения описания (сезон),  $T$  – тип растительности; это объективные характеристики, влияющие на точность описания  $P$  (очевидно, что в условиях северной тундры, когда растительный покров разомкнут и

представлен сравнительно небольшим числом видов, как качественный, так и количественный учет на одинаковых по размеру пробных площадках можно осуществить точнее, чем во флористически более богатых типах растительности (замечу, что здесь имеется ввиду «общая» зависимость точности описания от типа растительности, а не «частная», выраженная через площадь описания фитоценоза  $S$ , т. е. зависимость от гамма-, а не от альфа-разнообразия [Уиттекер, 1980]). В первом приближении можно предположить, что падение точности описания будет происходить при «движении» от тундры через луговую растительность к тропическим лесам (усложняется процесс описания и, тем самым, увеличивается вероятность совершения ошибки). Влияние времени описания (сезона) на точность не столь однозначно (особенно, на количественные характеристики ценопопуляций растений). Так, в бореальном лесу, примерно также богатом флористически, как и луговое сообщество, время описания будет меньше влиять на точность, так как в последнем случае существенное воздействие на характер растительности оказывает явление сменодоминантности [Работнов, 1983]. Наконец, на точность описания достаточно объективное влияние оказывает альфа-разнообразие ( $\alpha$ ) сообщества и степень гомогенности растительности ( $G$ ): «избираемые площадки должны быть по возможности однородными в отношении внешних условий; кроме того, сообщество должно выглядеть гомогенным» [Вальтер, 1982, с. 101].

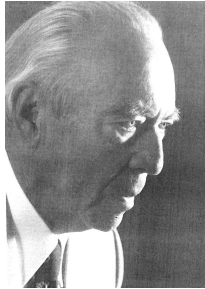
Остальные параметры субъективны в значительно большей степени: не вызывает сомнений факт влияния на точность геоботанического описания размера пробной площади ( $S$ ), её формы ( $F$ ), характера расположения описаний в пространстве ( $R$ ) и, наконец, целей исследования и теоретической «установки» (парадигмы), которой придерживается исследователь ( $Q$ ). Естественно, одни параметры в большей степени влияют на  $P$  (например, размер  $S$ ), другие – в меньшей. Так, форма пробных площадок (круглая, прямоугольная, квадратная), чаще всего, выбирается из соображений удобства (см.: [Быков, 1988]), хотя имеются сведения о большей точности определения средней численности вида на прямоугольных площадках по сравнению с квадратными [Грейг-Смит, 1967], и еще большей – на круглых [Василевич, 1969]. Что касается характера размещения учетных единиц, то здесь предпочтение отдается случайному расположению пробных площадок [Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969], хотя и регулярный способ размещения мест описаний растительности при объеме выборки более 50 описаний дает результат, практически ничем не отличимый от случайного [Миркин, Розенберг, 1978б].

Сложность задачи формализации выбора размера площади описания часто отмечается геоботаниками. Например, **В.И. Василевич** [1969, с. 187] указывает, что «вполне возможно, что нам не удастся найти количественных

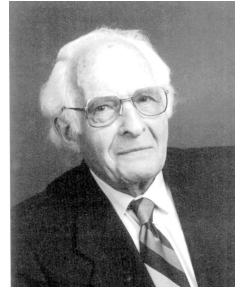
критериев для размеров площади выявления и придется определять её путем соглашения, установив общие правила для всех типов растительности». Именно так поступает **Г. Вальтер** [1982, с. 102], приводя таблицу приблизительных минимальных размеров пробных площадок для различных растительных сообществ (по данным **Г. Элленберга**).



**Василевич Владислав Иванович** (г.р. 1935) – отечественный ботаник, фитоценолог, эколог.



**Вальтер Генрих** (Heinrich [Karl] Walter; 1898-1989) – немецкий эколог, фитоценолог.



**Элленберг Гейнц** (Heinz Ellenberg; 1913-1997) – немецкий эколог, фитоценолог.

Количественному изучению влияния размера пробных площадок на точность описания посвящена многочисленная методическая литература. Оптимальный размер пробной площади ( $S_{opt}$  – площадь, позволяющая учитывать, например, не менее 80% всех видов сообщества) существенно зависит как от альфа-разнообразия (обратная задача формулируется так: по какому закону с ростом площади описания увеличивается число встреченных видов), так и от типа растительности (точнее, от гамма-разнообразия: чем «беднее» флора, тем требуется больший размер площади описания). Так, для описания пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии по эмпирически подобрана следующая кривая связи числа видов на  $100 \text{ м}^2$  ( $n_{100}$ ) с величиной  $S_{opt}$  в  $\text{м}^2$  [Миркин, Розенберг, 19786, с. 150]:

$$S_{opt} = 250 \cdot \exp(-0,08n_{100}). \quad (9.2)$$

Аналогичная (с точностью до коэффициентов) экспоненциальная зависимость получена и для связи площади изолята с числом видов [Домбровский, Тютюнов, 1987, с. 5] в соответствии с теорией островной биогеографии [MacArthur, Wilson, 1967]. Естественно, что эти эмпирические формулы применимы только в области интерполяции (например, для пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии это, примерно,  $10 \leq n_{100} \leq 50$  видов).

Как уже отмечалось выше, размер пробной площадки зависит не только от типа растительности ( $T$ ), но и от целей исследования ( $Q$ ). При изучении влияния изменения площади описания на сопряженность между видами, был сделан вывод о том, что «если позволяют условия, всегда целесооб-

разно провести наблюдения, используя пробные площади различных размеров» [Грейг-Смит, 1967, с. 161-163]. Таким образом, для классификации и ординации растительности необходим один размер пробных площадок, для вскрытия внутрифитоценологических структур (мик로그уппировок) – другой, для экспериментального анализа конкурентных отношений между видами растений – третий. А так как постановка задачи – процесс творческий и слабо формализуемый, то и указать характер зависимости размеров пробных площадей от целей исследования не представляется возможным. Аналогичная ситуация возникает и при выборе исследователем той или иной теоретической парадигмы своей науки [Кун, 1977], т. к. она влияет не только на интерпретацию результата наблюдения, но и на сам процесс восприятия<sup>1</sup>. В частности, в фитоценологии (да и в экологии в целом) смена представлений о соотношении дискретности и непрерывности растительного покрова позволяла в одном случае (дискретность и монотетический характер классификации растительности по доминантам) делать сравнительно «неполные» описания фитоценозов (указание доминирующих в сообществе видов и некоторых их ближайших «спутников»), в другом (непрерывность и политетические методы) – учитывать весь флористический состав. Иными словами, сторонники разных концепций на одном и том же участке будут «видеть» различные свойства растительности и по-разному отражать их в описаниях.

Если фиксировать  $t$ ,  $G$ ,  $R$ ,  $F$  и  $Q$ , то выше приведенные соотношения (9.1) примут следующий вид:

$$P = f_1^*(T, S), \quad S = f_2^*(T, \alpha) \quad \text{или} \quad P = f_1^*(T, f_2^*(T, \alpha)).$$

Пусть предстоит провести опыт со случайными исходами, который будет состоять в следующем. На площадке размером  $S$  проводится геоботаническое описание, в результате которого из общего числа видов  $n$  (кон-

<sup>1</sup> В этом контексте интересным представляется факт проверки **И. Ньютоном** опытов по дифракции света, когда он «не увидел» дифракционных полос в области центральной тени, обнаружение которых нанесло бы сильный удар по его корпускулярной теории света. Комментируя эту «ненаблюдательность» блестящего экспериментатора, один из создателей волновой теории света **О. Френель** приходит к выводу о том, что она связана с теоретическим предубеждением Ньютона, «не пожелавшего» заметить явление, которое ослабляло его теорию [Мамчур, 1975].



**Ньютон Исаак**  
(Isaac Newton;  
1643-1727) –  
британский  
математик, физик,  
алхимик, историк.



**Френель**  
**Огюстен Жан**  
(Augustin-Jean  
Fresnel;  
1788-1827) –  
французский  
физик.



кретная флора как показатель гамма-разнообразия) будет зарегистрировано  $k \leq n$  видов. Будем считать, что каждый вид может присутствовать на данной площадке равновероятно, т. е.  $p_i = p$  (это является условием гомогенности сообщества). Таким образом, элементарным событием будет обнаружение вида  $i$  на площадке размером  $S$ . Тогда вероятность обнаружения более  $k$  видов на площадке  $S$  из  $n$  возможных в данном типе растительных сообщества будет удовлетворять *распределению Бернулли* (аналогичная схема применена, например, и в работе [Godron, 1971]) и запишется в следующем виде:



**Бернулли Даниил** (Daniel Bernoulli; 1700-1782) – швейцарский физик, математик, академик Петербургской Академии наук.

$$P = \sum_{j=k+1}^n C_n^j \cdot p^j (1-p)^{n-j}, \quad \text{где} \quad C_n^j = \frac{n!}{j!(n-j)!}. \quad (9.3)$$

**Б.С. Флейшманом** [1971, с. 207] получены следующие оценки биномиальных сумм:

$$\sum_{j=0}^k C_n^j \cdot p^j (1-p)^{n-j} \begin{cases} \leq \exp[-\varphi(\frac{k}{n}, p)n], & \text{при } \frac{k}{n} < p, \\ \geq 1 - \exp[-\varphi(\frac{k}{n}, p)n] & \text{при } \frac{k}{n} > p, \end{cases} \quad (9.4)$$

где  $\varphi(x, y) = x \ln \frac{x}{y} + (1-x) \ln \frac{1-x}{1-y}$ , для  $0 \leq x, y \leq 1$ . В этих обозначениях

величина  $k/n$  задает долю встреченных видов сообщества на площадке размера  $S$ , т. е. является пороговым значением при определении величины минимального ареала по кривой «число видов / площадь» (одним из рекомендуемых значений этой величины может быть  $k/n = 0,8$  [Миркин, Розенберг, 1978б]). Тогда неравенство (9.4) при  $k/n < p$  задает условие для видов частой встречаемости, а при  $k/n > p$  – для видов средней и редкой встречаемости. Отсюда, подставляя в (9.3) неравенства (9.4), в первом случае имеем:



**Флейшман Бенцион Семёнович [Шимонович]** (г.р. 1926) – отечественный математик, системолог.

$$P > 1 - \exp[-\varphi(\frac{k}{n}, p)n],$$

т. е. при условии, что  $p > k/n$  и стремлении  $n \rightarrow \infty$  вероятность  $P$  встретить на площадке размером  $S$  более  $k$  видов будет стремиться к 1. Таким образом, размер площадки  $S$  должен подбираться из условия  $p \geq k/n$ . Сформулируем характер зависимости  $p$  от  $S$ .

Пусть  $p$  – это вероятность встретить вид на площадке  $S$ . Тогда вероятность встретить вид на площадке  $S + \Delta S$  будет  $p + \Delta p$ . Можно предположить, что  $\Delta p$  будет прямо пропорционально величине  $\Delta S$  (приращению площади), вероятности отсутствия вида на данной площади  $S$  (вероятности  $1 - p$ ) и некоторой функции гамма-разнообразия  $\gamma(n_S)$ , задающей скорость изменения флористического состава сообщества при переходе от одного типа растительности к другому:

$$\Delta p = \gamma_0 \cdot \gamma(n_S) \cdot (1 - p) \cdot \Delta S,$$

где  $\gamma_0$  – некоторый коэффициент пропорциональности. Переходя к пределу при  $\Delta S \rightarrow 0$ , получаем дифференциальное уравнение:

$$\frac{dp}{dS} = \gamma_0 \cdot \gamma(n_S) \cdot (1 - p),$$

из которого легко определяется зависимость вероятности встретить вид от площади описания:

$$p = 1 - \exp\{\gamma_0 \cdot \gamma(n_S) \cdot S\}, \quad (9.5)$$

Тогда из условия  $p > k/n$  (9.5) получаем:

$$S \geq -\frac{\ln(1 - k/n)}{\gamma_0 \cdot \gamma(n_S)}. \quad (9.6)$$

Чтобы определить характер зависимости  $S$  от  $n_S$ , необходимо определить вид  $\gamma(n_S)$ . Поступим аналогичным образом: пусть  $\gamma(n_S)$  – некоторая функция гамма-разнообразия, задаваемая числом видов  $n_S$  на определенной площади. Тогда, «переход» к другому типу растительности, флористически более богатому, можно представить как  $n_S + \Delta n_S$ , а это повлечет за собой и изменение  $\gamma(n_S) + \Delta \gamma(n_S)$ . Можно предположить, что  $\Delta \gamma(n_S)$  будет прямо пропорционально «текущим» значениям  $\gamma(n_S)$ , а также величине  $\Delta n_S$ . Отсюда следует, что

$$\Delta \gamma(n_S) = b \cdot \gamma(n_S) \cdot \Delta n_S,$$

где  $b$  – некоторый коэффициент пропорциональности. Переходя к пределу при  $\Delta n_S \rightarrow 0$ , получаем дифференциальное уравнение:

$$\frac{d\gamma}{dn_S} = b\gamma,$$

решение которого дает интересующую нас зависимость:

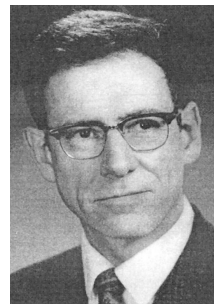
$$\gamma(n_S) = \exp\{b \cdot n_S\}. \quad (9.7)$$

Подставляя соотношение (9.7) в неравенство (9.6), получаем

$$S \geq -\frac{\ln(1 - k/n)}{\gamma_0} \cdot \exp\{-b \cdot n_S\}. \quad (9.8)$$

Легко убедиться, что неравенство (9.8) с точностью до коэффициентов совпадает с эмпирической формулой (9.2) для определения размера пробной площади для описания пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии [Миркин, Розенберг, 19786]. Однако, в отличие от эмпирической формулы, построенной на основе интуитивных представлений, последний результат является строго детерминированным и теоретически достоверным (при условии, естественно, справедливости гипотез, положенных в основу его вывода), а коэффициенты уравнения «наполнены» биологическим содержанием.

Коэффициент пропорциональности  $b$  можно определить из следующих соображений [Розенберг, 1989б; Розенберг и др., 1999, с. 242]. Фактически, он представляет собой отношение встреченного в данном описании числа видов (естественно, в среднем) к общему числу видов флоры данного типа растительности. **Р. Уиттекер** [1980] подробно рассмотрел 21 тип наземных биомов – экосистем, имеющих сходную структуру растительности и общих характер условий среды в глобальном масштабе. В **табл. 9.1** показаны те биомы, для которых можно было более или менее точно указать общее флористическое богатство [Толмачев, 1974; Жуковский, 1982]. Для части этих биомов имеются сведения и о средней видовой насыщенности в одном стандартном описании. Анализируя **табл. 9.1**, можно отметить одну особенность: практически для всех биомов величина коэффициента  $b$  оказывается очень устойчивой и изменяется в пределах 0,03-0,05. Косвенным подтверждением этого факта является и величина аналогичного коэффициента в эмпирическом уравнении экспоненциальной зависимости для значимости видов при описании разнообразия растительности западной Австралии [Lamont et al., 1977, p. 439]. Это позволяет принять величину  $b = 0,04$ .



**Уиттекер  
Роберт**  
(Robert Harding  
Whittaker;  
1920-1980) –  
американский  
эколог, ботаник,  
фитоценолог.

Таблица 9.1

**Число видов сосудистых растений во флорах и в описаниях  
основных биомов**

Биомы	Число видов		b
	во флоре	в описании	
1. Тропические дождевые леса	10 000		
2. Тропические сезонные леса	8000		
3. Тропические широколиственные леса из невысоких деревьев (церрадо, миомбо)	4000		
4. Вечнозеленые леса умеренной зоны (субтропики)	3000	160	0,05
5. Полупустынные кустарники теплого климата (теплые полупустыни)	2200	60	0,03
6. Листопадные леса умеренной зоны	1500	40	0,03
7. Тайга (субарктические или субальпийские хвойные леса)	1000	30	0,03
8. Холодные полупустыни	1000		
9. Злаковники умеренной зоны (степи, вельды, пампасы, прерии)	800	25	0,03
10. Альпийские луга	600		
11. Настоящие пустыни	500		
12. Тундра	400	15	0,04
13. Аркто-альпийские полупустыни	200		
14. Аркто-альпийские пустыни в условиях крайне холодного климата	40	1-2	0,03-0,05

Коэффициент пропорциональности  $\gamma_0$  призван в какой-то степени «уравновесить» экспоненциальное влияние на  $\Delta p$  функции разнообразия  $\gamma(n_s)$ . Условия нормирования позволяют допустить изменение произведения  $\gamma_0 \cdot \gamma(n_s)$  от 0 до 1 при изменении среднего числа видов в описании от 1 до 100 (в эту ситуацию «попадают» все биомы от 4 до 14 из табл. 9.1, т. е. от субтропиков до холодных арктоальпийских пустынь). Учитывая, что при  $b = 0,04$  из уравнения (9.7) имеем  $\gamma(100) = e^4 = 54,6$ , определяем  $\gamma_0 = 0,02$ . Подставляя эти коэффициенты в уравнение (9.8), получаем окончательное соотношение:

$$S \geq -\frac{\ln(1 - k/n)}{0,02} \cdot \exp\{-0,04 \cdot n_s\} \dots \quad (9.9)$$

Для иллюстрации работоспособности соотношения (9.9) оценим величину  $\bar{p} = k/n$  в ряде работ по количественной классификации растительных сообществ (цель  $Q$ ) в различных типах растительности (см. табл. 9.2).

Таблица 9.2

**Теоретическое значение доли встреченных видов ( $\bar{p}$ ) в одном описании площади  $S$  для различных геоботанических объектов, которые были классифицированы с помощью количественных методов**

Тип растительности	Размер площадок (м x м)	$\bar{p}$ (%)	$n$	Авторы*
Сосновый лес (Карелия)	0,33 x 0,33	1,0	26	Г.Г. Герасименко, 1977
Луга горно-лесной зоны (Башкирия)	0,33 x 0,33	0,4	14	Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1977
Засоленные марши (Великобритания)	0,5 x 0,5	1,2	39	J.A. Lee, 1977
Хвойные леса восточной части Каскадных гор (США)	0,5 x 0,5	1,6	32	R. Moral, D. Deardorff, 1977
Каменистые степи Средней Чехии	0,5 x 0,5	1,2	27	M. Pivničková, 1973
Болотная растительность (Нидерланды)	1,0 x 1,0	4,0	165	D.H. Vitt, N.G. Slack, 1975
Пустоши и луга Нидерландов	3 x 2	27,4	34	M. Werger, 1973
Верещатники открытых приморских утесов (Великобритания)	3 x 3	30,3	78	F.B. Goldsmith, 1973
Растительность юго-западного побережья оз. Эри (Канада)	5 x 2	48,4	59	G. Bradfield, L. Orloci, 1975
Тугайные леса Средней Азии	5 x 5	86,9	21	Б.М. Миркин, С.Н. Сагитов, 1971
Степи северо-восточного Хангая (МНР)	10 x 10	99,6	107	Р.Ш. Кашапов и др., 1975
Незасоленные марши Египта	14 x 14	100	56	M.A. Ayyad, 1976
Саванны Центральной Африки	25 x 10	100	80	G. Bouxin, 1975
Злаковники национальных парков Канады	91 x 61	100	292	P.W. Stringer, 1973

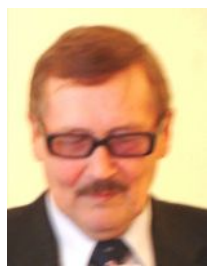
\* – Библиографию работ см. в обзоре [Миркин, Розенберг, 1979].

Анализ этой таблицы позволяет сделать вывод о практически полном отсутствии планирования размеров пробных площадей для заданной цели (в этом конкретном случае – для классификации растительных сообществ): 80% видов учтено только при классификации растительности тугайных лесов Средней Азии. В остальных случаях, либо размеры пробных площадей явно занижены (например, для первых 6 объектов **табл. 9.2** каждое описание несет информацию о менее 5% видов растительных сообществ, что не позволяет считать результаты классификации достоверными; справедливости ради отмечу, что при изучение луговой растительности горно-лесной зоны Башкирии задачей исследования была не классификация растительности, а анализ микрогруппировок – иная цель исследования  $Q$  продиктовала и другой размер площадок), либо площадки слишком велики, что сделало геоботаническое исследование экономически неэффективным. В последнем случае, для учета в описании 80% видов по формуле (9.9) можно рекомендовать следующие размеры площадок:

- для степной растительности Монголии – 6 x 6 м,
- незасоленных маршей Египта – 2,5 x 2,5 м,
- для саванн Центральной Африки – 3 x 3 м,
- для злаковников Канады – 6 x 6 м (в этом случае эффективность исследования может быть повышена более чем в 150 раз!).

Еще один пример – флористическая классификация растительных сообществ солонцеватых степей Башкирского Предуралья, выполненная **Д.Н. Карповым** [1985] на основании описаний 366 площадок размером 2 x 2 м. В рецензии на эту работу **В.Б. Голуб** [1986, с. 976] указывает, что «такая площадь недостаточна для характеристики ксерофитных фитоценозов... и выбранная площадь 4 м<sup>2</sup> далека от минимального ареала выявления

основных черт растительного сообщества». По формуле (9.9) для учета в описании 80% видов (из данных Карпова следует, что в среднем в одном описании встречается 10 видов, т. е.  $n_S = 10$ ) размер площадок должен быть 7 x 7 м, т. е. более чем в 10 раз больше. Кстати, и сам Голуб в аналогичных условиях флористической бедности травянистых сообществ дельты р. Волги строит флористическую классификацию также на основе описаний растительности на площадках 2 x 2 м



**Карпов Даниэль Николаевич**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
фитоценолог,  
эколог.



**Голуб Валентин Борисович**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
фитоценолог,  
эколог.

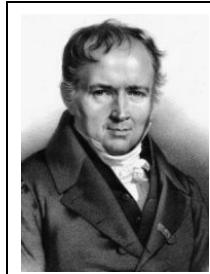
[Голуб, 1985; Golub, Mirkin, 1986], хотя для  $n_s = 25$  и  $\bar{p} = 0,8$  размер площадки по формуле (9.9) оценивается как  $5 \times 5$  м. Правда, определенным оправданием «заниженных» размеров пробных площадок при флористической классификации растительности может выступать элемент прагматизма [Миркин, 1987], связанный с тем, что диагностирующие синтаксоны виды составляют менее половины всех встреченных видов, т. е.  $\bar{p} = 0,5$  (тогда планируемый размер площадок для Карпова –  $5 \times 5$  м, а для Голуба –  $3,5 \times 3,5$  м). При этом более или менее пропорционально снижается постоянство видов, что в малой степени сказывается на результате классификации – это позволяет говорить об известной устойчивости результата флористической классификации к размеру пробных площадок [Денисова, Акьюлова, 1987].

Подчеркну, что все эти примеры иллюстрируют лишь нижнюю оценку планируемого размера площади описания, связанную с гамма-разнообразием, т. е. для данной вероятности  $\bar{p}$  нельзя планировать площадь описания меньше, чем задает неравенство (9.9). Кроме того, это неравенство получено для условия гомогенной растительности, т. е. представляет собой «еще более нижнюю» оценку площади описания  $S$  с заданной точностью  $\bar{p}$ . Однако условия гомогенности растительных сообществ (в частности, равновероятность присутствия видов в любой точке сообщества) сформулированы довольно жестко и практически редко можно встретить растительность, которая им бы соответствовала [Dagnelie, 1968; Василевич, 1972]. Естественно, что более реалистичными выглядят представления о разной значимости видов [Уиттекер, 1980], которые чаще всего формализуются геометрическим рядом, логнормальным распределением и пр. (см. раздел 2.3). Таким образом, для уточнения зависимости числа встреченных видов от площади описания условие  $p_i = p$ , на основании которого записано равенство (9.3), следует заменить соответствующим законом распределения.

Зависимость числа встреченных видов от размера площади описания сообщества, т. е. зависимость с альфа-разнообразием, исследовалась (в частности, в фитоценологии) несравненно более часто, чем связь с гамма-разнообразием (см., например: [Макарова, 1983]). Не ставя своей задачей «переоткрытие» этих законов или вывод каких-то новых соотношений, возьму за основу взаимосвязи альфа-разнообразия (числа видов в растительном сообществе) и размера площади описания уравнение, получившее как преимущество при экспериментальном сравнении с другими зависимостями [Макарова, 1983], так и достаточно твердую «дедуктивную основу» [Немченко, Суханов, 1986], что весьма важно при построении теории в экологии:

$$n_s = \frac{N_{\max}^T \cdot c \cdot S}{1 + c \cdot S}, \quad (9.10)$$

где  $n_s$  – среднее число видов на пробной площади размера  $S$ , встреченных хотя бы один раз,  $N_{\max}^T$  – предельное число видов в сообществе для данного



**Пуассон**  
**Симеон-Дени**  
(Siméon-Denis  
Poisson;  
1781-1840) –  
французский  
математик,  
физик.

типа растительности  $T$ ,  $c$  – математическое ожидание показательной плотности распределения численности популяции во времени (в модели предполагается, что входящие в сообщество виды слабо взаимодействуют друг с другом, распределены в пространстве в соответствии с *законом Пуассона* и устойчивое стационарное состояние сообщества наблюдается лишь в среднем<sup>2</sup>).

Зависимость (9.10) можно переписать в обратном виде:

$$S = \frac{n_s}{c \cdot (N_{\max}^T - n_s)} = \frac{\bar{p}}{c \cdot (1 - \bar{p})}, \quad (9.11)$$

где  $\bar{p} = n_s / N_{\max}^T$  – доля встреченных видов на площадке размера  $S$ . Тогда, объединяя представления о зависимости площади описания как от альфа-, так и от гамма разнообразия, запишем

$$S = S_\gamma + S_\alpha \geq -\frac{\ln(1 - \bar{p})}{0,02} \cdot \exp\{-0,04 \cdot n_s\} + \frac{\bar{p}}{c \cdot (1 - \bar{p})}. \quad (9.12)$$

где  $S_\gamma$  задается соотношением (9.9), а  $S_\alpha$  – (9.11). График-схема зависимости (9.12) показан на **рис. 9.1** [Розенберг, 1989б; Розенберг и др., 1999, с. 242]. Для того, чтобы на практике пользоваться соотношением (9.12), необходимо оценить параметр  $c$ ; в **табл. 9.3** представлены такие оценки для различных типов сообществ.

Итак, процесс формирования эмпирического базиса экологии, по-видимому, бесконечен (точнее, для наземной экологии ограничен существованием планеты Земля), что связано как с уникальностью каждой экосистемы (в силу её сложности), так и с изменчивостью её компонент под воздействием меняющихся экологических факторов. Системологический *принцип множественности моделей* (см. глава 1, раздел 5) также накладывает свои особенности на объём исходной экологической информации (для конкретной модели может потребоваться дополнительная информация, что неизбежно увеличит объём эмпирического базиса).

<sup>2</sup> Эти предположения также характеризуют гомогенную растительность со всеми, рассмотренными выше, недостатками.



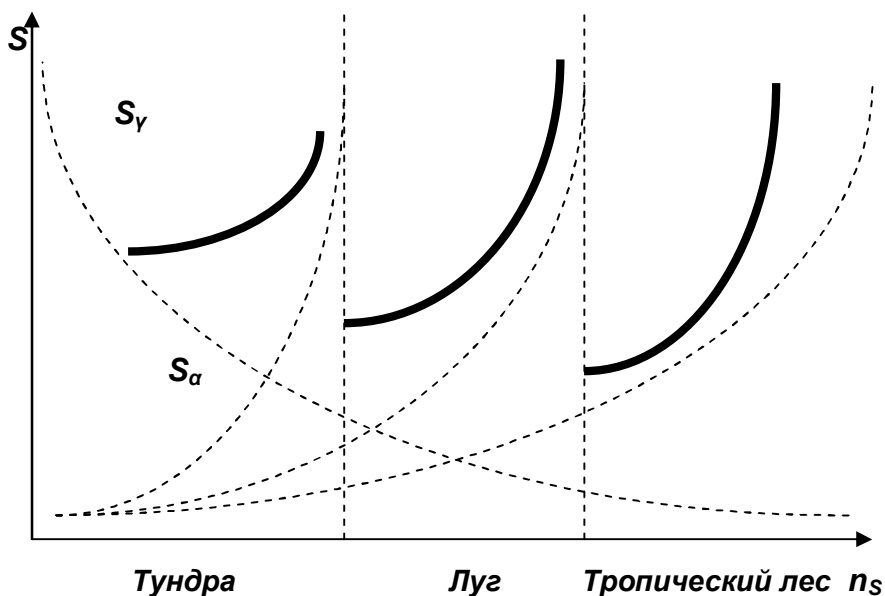


Рис. 9.1. График-схема зависимости площади описания  $S$  от  $n_s$  для различных типов растительности

Таблица 9.3

Оценки некоторых параметров соотношения (9.12) для различных геоботанических объектов

Тип растительного сообщества	Источник информации	$N_{\max}^T$	$c$	$S_{\max}$
Кедрово-широколиственный лес	[Немченко, Суханов, 1986]	40	1,4	4
Степальное сообщество	[Минибаев, 1961; Минибаев и др., 1971]	15	2,0	15
Райграсовое пастбище ( <i>Lolieto-Cynosuretum typicum</i> )	[Ellenberg, 1978; цит. по: [Вальтер, 1982]	25	1,8	64
Осочник ( <i>Curvuletum typicum</i> )	[Braun-Blanquet, Jenny, 1926; цит. по: [Воронов, 1973, с. 40]	35	0,5	100
Луговое сообщество	[Hopkins, 1955]	45	0,2	100
Черничный тип леса ( <i>Myrtillustyp</i> )	[Ilvessalo, 1922; цит. по: [Воронов, 1973, с. 40]	35	0,1	250
Первичный тропический лес	[Drees, 1954; цит. по: [Воронов, 1973, с. 322]	150	0,003	2500
Флора земли Вюртемберг (Германия)	[Макарова, 1983]	1500	$0,08 \cdot 10^{-6}$	$500 \cdot 10^6$

## 2. Идеализированный объект

Теории различаются, прежде всего, положенными в их основу *идеализированными объектами* [Гайденко, 1986]. Так, в классический (евклидовой) геометрии – это точка, прямая; классическая (ньютоновская) механика основана на идеальных объектах с отсутствием трения; в специальной теории относительности – это абстрактное псевдоевклидово четырехмерное пространство-время при условии отсутствия поля тяготения; в квантовой электродинамике – система гармоничных осцилляторов, колебания которых подчинены квантовым законам [И. Кузнецов, 1967]. «Образом такого идеализированного объекта предполагаемой биологической теории может быть представление о "начале" биологического движения материи» [Болтенков, 1997, с. 127]...



**Гринченко  
Сергей Николаевич**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
кибернетик.



**Кордонский  
Симон Гдальевич**  
(г.р. 1944) –  
отечественный  
философ, социолог,  
общественный деятель.

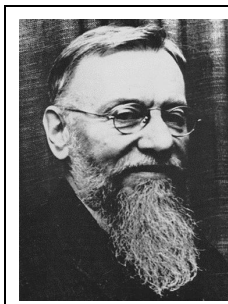


**Заварзин Георгий  
Александрович**  
(1933-2011) –  
отечественный  
микробиолог;  
академик РАН.

В своей интересной, но, на мой взгляд, несколько эклектичной работе по системологии, **С.Н. Гринченко** [2004, р. 470-471] приводит обширную цитату **С.Г. Кордонского** [2001] о некоторых «предельно идеализированных "теоретических мирах"». Под таковыми последний понимает миры периодической таблицы химических элементов [Менделеев, 1958], структурной химии и кристаллографии [Е. Фёдоров, 1949], молекулярной генетики вирусов [Агол, 1974], гомологические ряды в наследственной изменчивости [Вавилов, 1920] и пр. К этому можно добавить еще ряд исследований общебиологического и экологического характера, в которых создаются свои периодические «теоретические миры» [Заварзин, 1969, 1974; Розенберг, 2000б; Багоцкий, 2006; Попов, 2008]. Так, **Г.А. Заварзин** [1974, с. 46], исходя из представлений о том, что «полезно осознание того факта, что систематизируются не прообразы, объекты реального мира, а наши представления о них», и используя идеализированные объекты таких наук, как биохимия, генетика, иммуноло-

гия, цитология (78 признаков, разбитых на 13 групп для диагностики родов бактерий), осуществил полный перебор этих признаков, «отсеял» те комбинации, которые не выдержали проверку на совместимость, и структурировал совокупность родов бактерий в новые таксоны. Более того, в работе сделаны предсказания о существовании ещё не описанных таксонов бактерий и определена совокупность признаков, которыми они могут быть описаны. Идеализированные объекты использовал и я [Розенберг, 2000б, 2002а]: в частности, *метод проверки случайности колебаний временных рядов* (глава 2, раздел 3) опирается на идеализированные конструкции «поворотная точки типа максимума (минимума)» или *вероятностная модель достижения экосистемой климаксового состояния* (пример 5.3.6) использует идеализированные представления о тех или иных законах распределения вероятности «успеть подготовиться к катастрофе».

Здесь вполне уместно привести без комментариев пространную цитату **Н. Рашевского** [Rashevsky, 1938; цит. по: Моровиц, 1968, с. 41-42]: «Следуя основному методу физико-химических наук, мы не пытаемся дать математическое описание какой-либо конкретной клетки во всей её сложности (*если шире – любого биологического объекта. – Г.Р.*). Мы начинаем с исследования в высшей степени идеализированных систем (*курсив мой. – Г.Р.*), которые могут не иметь никаких прямых аналогов в реальной природе. Этот момент следует особо подчеркнуть. Против такого подхода можно выдвинуть возражение, что подобные системы не имеют никакой связи с действительностью и что поэтому никакие заключения относительно таких систем не могут быть перенесены на реальные системы. Тем не менее, именно этот подход применяли и всегда применяют в физике. Физик занимается детальным математическим исследованием таких нереальных вещей, как "материальные точки", "абсолютно твердые тела", "идеальные жидкости" и т. п. *В природе подобных вещей не существует.* Однако же физик не только изучает их, но и применяет свои выводы к *реальным вещам (курсив автора. – Г.Р.)*. И что же? Такое применение ведет к практическим результатам – по крайней мере, в известных пределах. Все дело в том, что в этих пределах реальные вещи имеют свойства, общие с воображаемыми идеальными объектами! Только сверхчеловек мог бы охватить в математическом аспекте сразу всю сложность реального предмета. Мы, обыкновенные смертные, должны быть



**Рашевски  
Николас**  
(Nicolas  
Rashevsky;  
1899-1972) –  
отечественный,  
американский  
биофизик,  
математик.

и что поэтому никакие заключения относительно таких систем не могут быть перенесены на реальные системы. Тем не менее, именно этот подход применяли и всегда применяют в физике. Физик занимается детальным математическим исследованием таких нереальных вещей, как "материальные точки", "абсолютно твердые тела", "идеальные жидкости" и т. п. *В природе подобных вещей не существует.* Однако же физик не только изучает их, но и применяет свои выводы к *реальным вещам (курсив автора. – Г.Р.)*. И что же? Такое применение ведет к практическим результатам – по крайней мере, в известных пределах. Все дело в том, что в этих пределах реальные вещи имеют свойства, общие с воображаемыми идеальными объектами! Только сверхчеловек мог бы охватить в математическом аспекте сразу всю сложность реального предмета. Мы, обыкновенные смертные, должны быть

скромнее, и нам следует подходить к реальности асимптотически, путем постепенного приближения».

Как и в различных разделах теоретической физики, выбор идеализированного, «основного» объекта экологии крайне затруднен. Так, только в фитоценологии (одном из разделов общей экологии), на сегодня существует не меньше десяти различных объектов (реальных и абстрактных), которые, так или иначе, претендуют на эту роль (см. табл. 9.4).

Аналогичная трудность проблемы выбора наблюдается и при определении идеализированного, «основного» объекта экологии (см. выше глава 1, раздел 3), где наряду с понятием «экосистема» [Одум, 1986, т. 1, с. 24] имеют хождение и другие понятия («сообщество» [Риклефс, 1979, с. 331; Уиттекер, 1980, с. 70], «биогеоценоз» [Сукачев, 1942; Работнов, 1983, с. 8]), которые, по мнению исследователей, могут претендовать на роль «основных» объектов в экологии. Мне представляется, что в главе 1 выполнен достаточно подробный сравнительный анализ этих понятий (см. табл. 1.1) с использованием «структурных формул», которые позволили единообразно представить сравниваемые понятия.

Таблица 9.4

**Сравнение некоторых фитоценологических и внутрифитоценологических функциональных элементов для определения «основного» объекта фитоценологии (см.: [Розенберг, 2002а])**

Объект, претендующий на роль «основного» в фитоценологии	Определение	Структурная формула*
1	2	3
Растительность (по А.П. Шенникову) Растительный покров (по А.А. Ниценко)	Часть растительного покрова, состоящая только из растительных сообществ.	$V = \bigcup_{i=1}^n PH_i ;$ U – знак объединения
Растительность (по А.А. Ниценко, В.И. Василевичу) Растительный покров (по А.П. Шенникову) Интегральная (комплексная) фитоценологическая система (по В.Б. Сочаве)	Любая совокупность растений на какой-либо площади (включает растительные сообщества и агрегации).	$VEG = \bigcap_{i=1}^n PH_i + \bigcap_{j=1}^m AG_j =$ $= \bigcap_{i=1}^n (CY + SIN + CEN + PH)$ ∩ – знак взаимодействия (пересечения)

1	2	3
Фитохора (по <b>Б.Н. Норину</b> )	В разной степени морфологически однородные территориальные выделы растительного покрова мезоразмера (фитоценотическая система, агрегация, однообразное чередование нескольких фитоценологических систем).	$TSP = \left\{ \bigcap_{i=1}^n PH_i + \bigcap_{j=1}^m AG_j \right\};$ <p>TSP – территориальный выдел растительного покрова; {...} – обозначение морфологической однородности</p>
Растительное сообщество (фитоценоз; по <b>Б.М. Миркину</b> )	Условно отграниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть фитоценологического континуума.	$PH = TSP \in PH.cont$ <p>PH.cont – фитоценологический континуум;  <math>\in</math> – знак отношения</p>
Растительное сообщество (фитоценоз; по <b>Б.Н. Норину</b> )	Система ценомов, эдификаторные растения которых относятся к одному виду или к ценогически родственным видам и при этом образуют синузию (систему синузий).	$PH = \bigcap_{i=1}^n CEN_i(ED \in SIN);$ <p>ED – вид-эдификатор</p>
Ценоячейка (по <b>В.С. Ипатову</b> )	Группа растений, принадлежащих к одному морфологическому ярусу, которые имеют индивидуальные топические непосредственные взаимодействия с центральным растением.	$CY = \bigcup_{i=1}^n \bigcup_{j=1}^m T(S_{ij}^M \in S);$ <p>CY – ценоячейка,  <math>S_{ij}^M</math> – особь j вида i яруса m,            S – центральное растение</p>
Синузия (по <b>Х. Гамсу, Т. Липпмаа</b> )	Одноярусная, ценогическая система; элементами являются не отдельные растения, а ценоячейки, системообразующими отношениями которых служат топические взаимодействия, достигающие порога ценогических влияний.	$SIN = T\left(\bigcap_{i=1}^n CY_i\right) < R;$ <p>R – порог ценогических влияний</p>
Ценом (по <b>В.С. Ипатову</b> )  Ценоячейка (по <b>В.И. Василевичу</b> )	Фитоценогическая система из растения верхнего яруса со всеми растениями нижних ярусов в его фитогенном поле.	$CEN = F(S^{M+1} + S_{ij}^M)$

1	2	3
<p>Агрегация (по В.Н. Сукачеву)</p> <p>Группировка растений (по Б.М. Миркину)</p>	<p>При зарастании растительностью незанятого участка вначале фитоценоза нет, так как между растениями нет борьбы за существование и нет между ними сколь-нибудь ясно выраженного взаимного влияния.</p>	$AG = \bigvee_{i=1}^n S_i ;$ <p><math>\bigvee</math> – объединение растений без конкурентных отношений</p>

\* Структурные формулы (см. главу 1, раздел 3) в данном контексте представляют собой символическую запись определений с использованием некоторых математических символов и буквенных обозначений; к этой таблице можно «добавить» и данные из главы 8, раздел 6.



**Шенников Александр Петрович** (1888-1962) – отечественный геоботаник, ботаник; чл.-корр. АН СССР.



**Ниценко Андрей Александрович** (1910-1970) – отечественный ботаник, фитоценолог.



**Сочава Виктор Борисович** (1905-1978) – отечественный ботаник, географ, геоботаник; академик АН СССР.



**Норин Борис Николаевич** (1924-2000) – отечественный ботаник, фитоценолог.



**Миркин Борис Михайлович** (г.р. 1937) – отечественный ботаник, фитоценолог, эколог.



**Ипатов Виктор Семёнович** (г.р. 1930) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.



**Гамс Хельмут** (Helmut Gams; 1893-1976) – австрийский эколог, ботаник, геоботаник.

**Липпмаа Теодор** (Theodor M. Lippmaa; 1892-1943) – эстонский эколог, ботаник, геоботаник.



**Сукачев Владимир Николаевич** (1902-1982) – отечественный ботаник, эколог, геоботаник, лесовед; академик АН СССР.

Рассмотрим еще одно определение «биогеоценоза» [Галицкий, Тюрюканов, 1981], которое, как отмечают сами авторы, существенно отличается от определения В.Н. Сукачева (уже по этой причине за данным термином следовало бы закрепить какое-то другое название). В наших обозначениях структурная формула этого определения будет иметь следующий вид:

$$(Bi \cap Ei) \in F[\cup_{j \neq i} (Bj \cap Ej)] \rightarrow St ,$$

где  $B$  – биоценоз,  $E$  – экотоп,  $i$ -й биогеоценоз определяется экоценоотическими факторами  $F$  всех окружающих его биогеоценозов и характеризуется естественным развитием в сторону единого стационарного (или квазистационарного) состояния  $St$ , соответствующего набору растительных и животных видов в конкретном регионе;  $\cap$  и  $\cup$  – знаки для описания взаимодействия и объединения объектов. Естественно, что область пространства, заданная экоценоотическими факторами  $F$ , может рассматриваться как подобласть общей области  $S$ , причем, чем больше факторов  $F$  будет учтено, тем более «сблизятся» эти два пространства. Что касается стационарного состояния  $St$ , то оно представляет собой климаксовое состояние биогеоценоза, т. е. с известными оговорками может характеризоваться достаточно совершенной структурой и оптимальным круговоротом веществ (см.: [Миркин, 1985, с. 89]). Отсюда следует, что это определение «биогеоценоза» [Галицкий, Тюрюканов, 1981] также является «узким» по сравнению с «экосистемой» **Ю. Одума**.

Наконец, совсем недавно в дискуссию об основном объекте экологии вступил **С.А. Остроумов** [2002, с. 571-572] и предложил следующим образом модернизировать понятия «экосистема» и «биогеоценоз»:

- экосистема – комплекс взаимосвязанных живых существ, обитающих на

определенном участке или в определенном объеме, вместе со средой их обитания и взаимодействиями между собой и со средой; характеризуется описанием численности (обилия) конкретных видов, связей между видами, активности организмов, физических и химических характеристик среды, потоков вещества, энергии и информации, а также описанием изменений этих показателей во времени;



**Одум Юджин**  
(Eugene Pleasants Odum; 1913-2002) – американский эколог.



**Остроумов Сергей Андреевич**  
(г.р. 1949) – отечественный гидробиолог, эколог.

- биogeоценоз – совокупность на известном протяжении земной или водной поверхности природных составляющих компонентов (атмосферы, горной породы, растений, животных, мира микроорганизмов и грибов, почвы и гидрологических условий; донных отложений в случае водных систем), имеющая свою особенную специфику взаимодействий слагающих ее компонентов и определенный тип потоков вещества, энергии и информации, обладающая определенной степенью единства (объединенности компонентов, целостности) и подверженная изменениям во времени; организмы обычно содействуют формированию среды обитания или влияют на нее.

В принципе, эти уточненные (модифицированные) определения демонстрируют тенденцию к «слиянию» понятий «экосистема» и «биogeоценоз», что следует только приветствовать.

Подводя итог этому краткому сравнению, отмечу, что все рассмотренные объекты являются системами взаимодействующих биоценологических и экотопических составляющих и различия наблюдаются лишь в определении границ этих систем в природе. Конкретизация границ экосистемы (кстати, сам Одум решает эту проблему путем задания значений среды на входе и выходе системы в её описании в терминах круговорота вещества и потока энергии; [Одум, 1986, т. 1, с. 27]) во многом зависит от целей исследования. С другой стороны, точное задание границ, например, биogeоценоза, подразумевает разделение непрерывного по своей природе пространства экоценологических факторов на своеобразные дискретные «соты» [Галицкий, Тюрюканов, 1981], что является отражением организменных аналогий в противовес континуальным представлениям об экологических объектах [Миркин, 1985, 2005; Миркин, Наумова, 1998].

Все это заставляет, повторю еще раз фразу из главы 1, рассматривать «экосистему» в определении Ю. Одума как основной, идеализированный объект экологического исследования.

### 3. Система фундаментальных понятий

Выбор идеализированного объекта, как уже отмечалось, индуцирует введение целой *системы фундаментальных понятий*, специфических для каждой теории. Общий список понятий современной экологии очень велик – только монографии энциклопедического характера [Быков, 1988; Дедю, 1990; Реймерс, 1990; Миркин, Наумова, 2003, 2010] включают до 8 тыс. понятий, «теоретических конструкций», методов, терминологический аппарат прикладной экологии и пр. При этом собственно к экологическим понятиям можно отнести не более 20% от общего списка «языка экологии». Категорий-



но-понятийный аппарат экологии не создавался одномоментно, это был (и ещё остается) очень длительный и трудный процесс [Большаков и др., 1996]. Экологические понятия, во-первых, должны быть увязаны в единую сбалансированную понятийную систему и, во-вторых, «синхронизированы» с категориями и понятиями, имеющимися в смежных разделах науки; а так как экология, в самом широком плане, претендует на роль «науки обо всём», то сложность выделения системы фундаментальных понятий очевидна.

Естественно, в рамках одной монографии практически невозможно охватить всё многообразие тонкостей и деталей всех экологических понятий и категорий, поэтому далее я остановлюсь лишь на собственно фундаментальных экологических понятиях, без которых невозможно четко отграничить предмет науки экологии от других дисциплин. За основу понятийного аппарата я взял свою с коллегами монографию, в которой имеется «Предметный указатель» [Розенберг и др., 1999, с. 379-383]. Всё многообразие экологических понятий удалось свести (по принципу того, как строятся определения: «*ценопопуляция* – это *популяция* в пределах сообщества» или «*сукцессия* – постепенные необратимые... изменения состава и структуры сообществ» [Миркин и др., 1989, с. 176]) в семь основных групп<sup>3</sup>; при этом жирным шрифтом выделено 21 понятие (нравится мне это число...), которое и может составить один из вариантов системы фундаментальных понятий современной экологии:

- **местообитание** (фактор экологический, градиент комплексный);
- **популяция** (агрегация, ценопопуляция);
- **взаимодействие популяций** (отбор естественный, симбиоз, **конкуренция**, аменсализм, нейтрализм, паразитизм, **хищничество**, комменсализм, протокооперация, **мутуализм**, кооперация, аллелопатия);
- **экосистема** (сообщество, биогеоценоз, биом, **биосфера [ноосфера]**, ценом, ценоячейка, синузия, консорция, гильдия);
- **структура экосистем (биоценоз, ниша экологическая, формы жизненные, стратегия эколого-ценотическая [ЭЦС], разнообразие, континуум, зональность [вертикальная, горизонтальная, географическая], цепь трофическая)**;
- **динамика (изменение) экосистем** (флуктуации, эволюция сообществ, **коэволюция, сукцессия** [эндоэкогенез, сингенез, гейтогенез, гологенез],

<sup>3</sup> Первый абзац этого раздела, в известной степени, – «страховочный», так как сложность экологических объектов и множественность целей их математического описания накладывают свои ограничения на конечный список фундаментальных экологических понятий. Однако мне представляется, что «ядро» этих понятий в данной системе охвачено (тем более что все эти 21 понятие широко используются как в отечественной, так и в англоязычной научной экологической литературе).

климакс, устойчивость, развитие устойчивое, **адаптация**, круговорот веществ в биосфере);

- **продукция экосистем** (пирамида [чисел, биомасс, продуктивности], энергия биогенная).

Как показал **В.С. Библер** [1975], современные научные понятия (даже фундаментальные) являются *понятиями-проблемами*: зачастую, они не

столько решают те или иные задачи теории и практической деятельности, сколько, напротив, ставят эту деятельность под вопрос, выводя её к вечным, принципиально неразрешимым вопросам бытия человечества – «что есть истина?» [Евангелие от Иоанна,



**Библер  
Владимир  
Соломонович**  
(1918–2000) –  
отечественный  
философ.

18:38]. Данные понятия включают в себя историю своего формирования, выступая как нескончаемый диалог старого и современного типов видения мира, диалог различных логик и культур. Не являются исключением и фундаментальные экологические понятия (я уже демонстрировал продолжающийся процесс «поиска» идеализированного «основного» объекта экологии; см. раздел 3 в главах 1 и 9). Поэтому, на современном этапе развития теоретической экологии представляется оправданным *определить систему фундаментальных экологических понятий путем соглашения* (может быть не столь строгого, как знаменитая конвенция Шуры Балаганова...) и «аксиоматизировать» её.

#### 4. Процедуры измерения

*Я теперь считаю так:  
меры нет.*

*Вместо меры наши мысли,  
заключенные в предмет.*

**Даниил Хармс,  
«Измерение вещей»,  
17-21 октября 1929 г.  
(Хармс, 1988, с. 76).**

*Шел по улице отряд -  
сорок мальчиков подряд:  
раз, два, три, четыре,  
и четырежды четыре,  
и четыре на четыре,  
и потом еще четыре.*

**Даниил Хармс,  
«Миллион», 1930 г.  
(Хармс, 1988, с. 239).**

Современные подходы к моделированию экологических объектов основаны на предположении, что все рассматриваемые переменные и параметры могут быть в принципе измерены. В этом экологи следуют за представителями классической физики, по словам **В.А. Фока** [1976, с. 9-10], «предполагая, что всегда можно "подсмотреть" явление, не вмешиваясь в него и не влияя на него. Правда, если "подсматривать" физический процесс (как и экологический. – Г.Р.) с разных точек зрения (и соответственно описывать его в разных системах отсчета), то вид его будет различным... Пренебрежение этим обстоятельством представляет собой абстракцию, которую можно назвать *абсолютизацией* физического процесса (выделено автором. – Г.Р.). Если её принять, то становится возможным рассмотрение физических процессов как происходящих самих по себе, вне зависимости от того, существует ли принципиальная возможность их наблюдения». По сути дела, – это «физикалистский» (см. главу 1) подход к изучению сложных систем. Для экологических объектов наиболее важны сложные характеристики (устойчивость, разнообразие и пр.), измерение которых путем «подглядывания» вряд ли возможно.



**Фок Владимир  
Александрович**  
(1898-1974) –  
отечественный  
физик-  
теоретик;  
академик  
АН СССР.



**Розенберг  
Александр**  
(Alexander  
[Alex]  
Rosenberg;  
г.р. 1946) –  
американский  
философ.

**Дюпре  
Джон**  
(John  
Dupré;  
г.р. 1952) –  
британский  
философ.



Именно такой точки зрения придерживается и мой однофамилец – **А. Розенберг** [Rosenberg, 1994], который утверждает, что в то время как физика и химия развивают свою теорию, биология обречена быть практической, инструментальной дисциплиной. Причины этого он видит и в сложности биологии как научной дисциплины, и в её стохастической основе, и в ограниченности редукционизма как метода исследования. В одной из рецензий на эту работу [Dupré, 1995, p. 283], книга названа «апологией расстроенного редукциониста». А потому мне ближе точка зрения именно **Д. Дюпре**, который считает «инструментальный характер» биологического знания моего однофамильца проявлением механистической метафизики.

Значение термина «измерение» не вполне однозначно. Традиционно измерение в *узком смысле* трактуется как операция, в результате которой получается численное значение величины, причем числа должны соответствовать наблюдаемым свойствам, фактам, качествам, законам науки и т. д. «Измерить, значит установить однозначное (гомоморфное) отображение эмпирической реляционной структуры в числовую реляционную структуру» (*реляционная структура* – это множество объектов вместе со всеми отношениями и операциями на нем [Суслов и др., 2005, с. 25]). Измерения в *широком смысле* понимаются как получение, сравнение и упорядочение информации, что подразумевает наличие некоей системы «эталонов», по которой предполагается смысловая оценка анализируемых объектов на основании интенсивности измеряемых свойств [Розенберг и др., 2008, с. 174]. Измерение – это процесс моделирования реальности [Stevens, 1946, 1950; Стивенс, 1960; Толстова, 1998], что «позволяет привести к единому основанию разнородные подходы к измерению, с единой точки зрения (построения адекватной модели реальности) – взглянуть на весьма разнородные результаты» [Масленников, 1999, с. 144].

Потребность в точном измерении окружающих предметов уходит вглубь веков и связана, по-видимому, с возникновением земледелия и первых орудий труда. Тысячи лет мир мерил всё и вся шагами, локтями, шкурками, раковинами и пр. Уже первые письменные источники, найденные в Двуречье,

содержат и первые единицы мер. Первоначально, единицами измерения служили размеры частей человеческого тела (пядь, локоть), размеры окружающих человека предметов, расстояние, которое мог бы пройти человек за день, и т. д. Индейцы мерили путь дневными переходами, у финнов была мера «пенникулума» (равная, примерно, 10 км – на таком расстоянии охотники слышали собачий лай), у тибетцев была в ходу мера пути, определяемая расстоянием, при прохождении которого чашка горячего чая остывала настолько, что её можно было выпить... Еще сравнительно недавно (в XIX в.) в России яйца мерили лукошками, молоко – кринками. Но яйца кринками не продавали; кринка – мера не всякого товара, а только для молока. Самым древним английским эталоном является бронзовый ярд времён короля **Генриха I**. Известно несколько вариантов легенд появления этой меры. По одной из них, ярд – это расстояние от кончика носа Генриха I до конца пальцев вытянутой в сторону руки; по второй версии, ярд равнялся окружности талии короля, по третьей – длине его меча. При этом английский ярд, доживший до наших дней, более чем за 800 лет изменился всего на 0,04 дюйма, то есть на 1,016 миллиметра. Всё это были единицы не универсальные, а просто удобные в быту [Исаков, 1923; Каменцева, Устюгов, 1975; Артамонова, 1998; М. Волков, 2005].



**Генрих I**  
(Henry I  
Beauclerc;  
1068-1135) –  
король Англии  
и герцог  
Нормандии.

Первые важные шаги по созданию всеобщей системы мер связаны с именами **Ж. Пикара**, **О.К. Ремера**, **С. Пудловского**<sup>4</sup>, **Т.Л. Бураттини**<sup>5</sup> (кстати, именно он ввел понятие «метр» в своей книге 1675 г. "Универсальная мера" ["Misura universale"]), **Г. Мутона**<sup>6</sup> (предложил десятичную основу для метрологических систем), **Х. Гюйгенса** и др. А практически через сто лет (26 марта 1791 г.), Учредительным Собранием Франции был принят проект метрической системы мер. Естественно, знакомя читателя с самым кратким списком тех, кто, так или иначе, внес вклад в становление теории измерений, нельзя не назвать и нашего великого соотечественника – **Д.И. Менделеева**,

<sup>4</sup> **Пудловский Станислав** (Stanisław Pudłowski; 1579-1645) – польский математик, физик, астроном, правовед.

<sup>5</sup> **Бураттини Тит Ливий** (Tito Livio Burattini [ ] 1617-1681) – итальянский, польский философ, механик, архитектор, географ, египтолог, дипломат.

<sup>6</sup> **Мутон Габриель** (Gabriel Mouton; 1618-1694) – французский астроном, богослов.

который последние 15 лет своей жизни заведовал Главной палатой мер и весов России. Именно он является автором крылатой фразы: «Наука начинается с тех пор, как начинают измерять. Точная наука немыслима без меры» [Менделеев, 1950, с. 26].



**Пикар Жан**  
(Jean-Felix Picard;  
1620-1682) –  
французский  
астроном.



**Ремер Оле**  
**Кристенсен**  
(Ole Christensen  
Rømer;  
1644-1710) –  
датский  
астроном.



**Гюйгенс Христиан**  
(Christiaan Huygens;  
1629-1695) –  
нидерландский  
механик, физик,  
астроном,  
математик.



**Менделеев**  
**Дмитрий Иванович**  
(1834-1907) –  
отечественный ученый-  
энциклопедист; химик,  
чл.-корр. Императорской  
Санкт-Петербургской АН.

Прежде чем перейти к рассмотрению некоторых аспектов измерения в рамках экологической теории, приведу еще высказывание **Я.-Х. Ван дер Свиндена** – одного из членов Международной комиссии, работавшей в Париже в 1798 г. и утвердившей прототипы метрической системы:



**Ван дер Свинден**  
**Ян Хендрик**  
(Jan Hendrik  
van der Swinden;  
1746-1823) –  
нидерландский  
математик.

и утвердившей прототипы метрической системы: «Для создания истинно философской системы мер, которая была бы достойна просвещенного века, нельзя допустить ничего, что не покоилось бы на новых основаниях, что не связано теснейшим образом с предметами неизменными, ничто, что могло бы впоследствии времени зависеть от людей и от событий. Надо обратиться к самой природе, почерпнув основу системы мер в её недрах, и суметь найти в ней же способ проверки» (цит. по: [Исаков, 1923, с. 7]).

В соответствии с представлениями о содержательном (физическом) подходе к созданию теоретической экологии (см. [И. Кузнецов, 1967; Розенберг, 1984, 1991б, 2003а, 2005а]), существенными элементами «основания» теории будут процедуры измерения фундаментальных величин этой теории и правила действия над ними. К сожалению, именно этим элементам в экологических исследованиях уделялось меньше всего внимания.

В настоящее время теория и техника измерений оказались в эпицентре «информационного взрыва» [Суппес, Зинес, 1967; Пфанцагль, 1976; Ор-

лов, 1978; Толстова, 1998, Мурашкина и др., 2007 и др.]: проблеме измерений посвящен большой и все возрастающий поток публикаций, созданием и использованием средств измерений занимаются многочисленные специалисты, большие научные и производственные коллективы. Относительно новым и быстро развивающимся разделом теоретической метрологии является общая теория измерений, приобретающая особую важность в связи с усложнением, автоматизацией и компьютеризацией измерений, решением новых метрологических задач в производстве и, в том числе, в области точного приборостроения. Известный афоризм – «нет ничего практичнее хорошей теории»<sup>7</sup> – превратился в констатацию полезности теории измерений, способствующей повышению достоверности измерительного эксперимента.

В самостоятельные разделы теории измерений выделились *теория измерительных процедур*, *теория обработки экспериментальных данных при измерениях*. На этих разделах базируется и *теория моделирования измерительных систем* (в большей степени является разделом измерительной техники). Поэтому далее я остановлюсь только на некоторых аспектах теории измерительных процедур и обработки результатов измерений.

«Зависимость состояния конкретной науки от качества измерений настолько жесткая, что точными мы называем именно те науки, в которых с позиций потребностей сегодняшнего дня решена проблема измерения» [Митропольский, 1985, с. 3]. Эта цитата свидетельствует о том большом значении, которое сегодня придается измерениям, так как процесс развития любой нау-

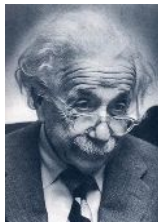
<sup>7</sup> Чаще всего, этот афоризм приписывается физикам: либо **Г. Кирхгофу**, либо **Л. Больцману**; любили его повторять и **А. Эйнштейн**, и **М. Планк**, и **Н.Н. Боголюбов**, и...



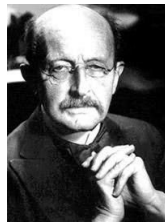
**Кирхгоф Густав**  
(Kirchhoff Gustav Robert; 1824-1887) – немецкий физик.



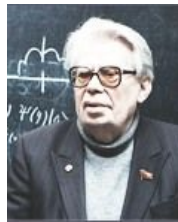
**Больцман Людвиг**  
(Boltzmann Ludwig; 1844-1906) – австрийский физик; чл.-корр. Петербургской академии наук.



**Эйнштейн Альберт**  
(Albert Einstein; 1879-1955) – немецкий физик, лауреат Нобелевской премии (1921 г.), иностранный чл.-корр. РАН, иностранный почётный академик АН СССР.



**Планк Макс**  
(Max Karl Ernst Ludwig Planck; 1858-1947) – немецкий физик-теоретик, лауреат Нобелевской премии (1918 г.).



**Боголюбов Николай Николаевич**  
(1909-1992) – отечественный математик, физик-теоретик; академик АН СССР и РАН.

ки идет в направлении от менее точного уровня к более точному, теоретическому. Что же следует называть «измерением» в экологических исследованиях?

Прежде всего, с математической точки зрения, *измерением* называется операция установления взаимно однозначного соответствия множества объектов и символов (как частный случай – чисел). Символы (числа) приписываются вещам по определенным правилам. Правила, на основании которых числа приписываются объектам, определяют *шкалу измерения*.

Несколько видоизменяя и конкретизируя определение **В.Н. Котова**<sup>8</sup> [1985, с. 7], можно дать следующее толкование: *измерение – приписывание различным проявлениям некоторого свойства экологических систем действительных чисел с целью познания этого свойства*. При этом, производя измерение (приписывая, например, показателю биоразнообразия или устойчивости экосистемы действительные числа), мы тем самым невольно приписываем измеряемому показателю и свойства самих чисел (самое очевидное – свойство их аддитивности). Естественно, что такой упрощенный подход отражает лишь одну («простую») сторону сложных экологических систем.

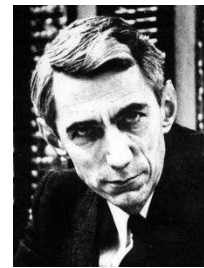
Новая системная методология заставляет с иных позиций подходить и к выбору системных параметров исследуемых сложных объектов, и к процедурам измерения, и к формированию связывающих их законов. Ранее [Розенберг, 1984; Брусиловский, 1987; Розенберг, Мозговой, 1992; Розенберг и др., 1999] было введено различие между простыми и сложными (системными) свойствами сложных объектов. *Целостные характеристики отличаются от простых ярко выраженной неаддитивностью*. Так, биомассу некоторого растительного сообщества можно узнать путем взвешивания и суммирования веса каждого растения. Однако, в противоположность вещественно-энергетическим параметрам (простым характеристикам) экосистем, при создании экологической теории необходимо уделять большее внимание системным параметрам (например, целостности, замкнутости, биологическому разнообразию, устойчивости и др.).

Введение в разряд формализуемых дисциплин биологических наук (в том числе и экологии), экономики, социологии заставило, как уже отмечалось, использовать числа для измерения совершенно новых и необычных свойств (сходство, разнообразие, устойчивость) и широко использовать нетрадиционные (негеометрические и нефизические) шкалы (например, шкалы порядка и наименований). На этом пути сразу возникло большое количество неверного, неадекватного измерения экологических величин. В качестве примеров назову:

<sup>8</sup> **Котов Виктор Николаевич** (г.р. 1947) – отечественный, украинский гидробиолог.



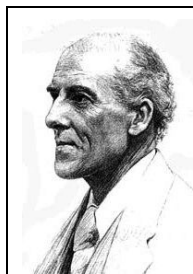
- индексы фитоценотической значимости видов, определяемые путем произведения фитомассы на проективное покрытие или на встречаемость и потому не имеющие ни физического, ни экологического смысла (см.: [Понятовская, Сырокомская, 1960; Миркин, Розенберг, 1983, с. 37]);
- попытки напрямую увязать биоразнообразие, измеряемое по **Шеннону**, с устойчивостью экосистем, что неправомерно в силу математических свойств этого показателя, также выбранного неадекватно поставленной задаче [Свирижев, Логофет, 1978, с. 11-14; Левич, 1980, с. 51];



**Шеннон Клод**  
(Claude Elwood Shannon; 1916-2001) – американский математик, кибернетик, инженер.

- бурную дискуссию 70-х годов прошлого века о преимуществах измерения сопряженности видов с помощью коэффициентов корреляции **Пирсона**, **Коула** [Cole, 1949, 1954], **Дайса** [Dice, 1945] и пр. (см. [Миркин, Розенберг, 1978б]), которая продемонстрировала необходимость каждый раз учитывать область применения того или иного измеряемого показателя сопряженности.

В основе процедур измерения и правил действия над измеряемыми экологическими параметрами (теория измерений) лежит несколько понятий и принципов [Котов, 1985]. Так, различают *эмпирическую систему отношений* (например, конкурентоспособность популяции проявляется в ее взаимодействии в пространстве с другими популяциями) и *числовую систему отношений*, с помощью которой можно вычлениить из всех числовых свойств те, которые позволяют приспособить их для изучения и измерения интересующего свойства (показателя). Измерить свойство (показатель) – это поставить ему в соответствие некоторое число так, чтобы если объекты вступают в эмпирические отношения, то их числовые образы должны вступать в соответствующие числовые отношения. При этом *цель измерения не в том, чтобы приписать свойству (показателю) то или иное число, а чтобы извлечь из этих чисел информацию об этом свойстве (показателе)*. Иными словами, отношения должны быть *адекватными* и *инвариантными* (если температура



**Пирсон Карл**  
(Karl Pearson; 1857-1936) – британский математик, биолог, философ-позитивист.



**Дайс Ли**  
(Lee Raymond Dice; 1887-1977) – американский зоолог, эколог.

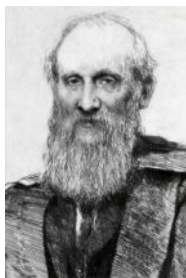
и инвариантными (если температура

<sup>9</sup> **Коул Ламонт** (Lamont C. Cole; ? ) – американский эколог.

кипения воды выше температуры замерзания, то это должно отражаться в разных шкалах – **Цельсия, Кельвина, Реомюра** и пр.). Наконец, результаты измерений в дальнейшем подвергают математической обработке, что неиз-



**Цельсий Андерс**  
(Anders Celsius;  
1701-1744) –  
шведский астроном,  
геолог, метеоролог.



**Кельвин Томсон Уильям,**  
(William Thomson,  
1<sup>st</sup> Baron Kelvin;  
1824-1907) –  
британский физик.



**Реомюр Рене Антуан**  
(René Antoine de Réaumur;  
1683-1757) – французский  
естествоиспытатель,  
зоолог, физик.

бежно требует введения *адекватных функций от результатов измерений* (одна и та же функция, в зависимости от множества допустимых преобразований частной числовой шкалы, в одних случаях может нести информацию о действительности и быть совершенно бессмысленной в других; например, использование для оценки сопряженности коэффициента корреляции для выборок разного эколого-фитоценологического диапазона [Миркин, Розенберг, 1978б; Миркин, 1985]). В этом случае можно говорить об *адекватном моделировании*.

В прогностических экологических исследованиях широко распространено описание и моделирование систем в количественных шкалах (отношений или интервалов). Вместе с тем, зачастую результаты исследования формируются в шкалах наименований. Так, при описании динамики млекопитающих (цит. по: [Брусиловский, 1987]), в модели фигурируют переменные, измеряемые в количественных шкалах (численность популяции), результаты же моделирования и прогнозы описываются в терминах переменных, измеряемых в шкале наименований (в такие-то годы произойдет вспышка численности, а в такие-то – нет).

В экологии, как правило, точность наблюдений и достоверность выводов в шкалах наименований (например, при работе с бинарными данными) выше, чем в количественных шкалах. Поэтому часто имеет смысл описывать, измерять и предсказывать параметры экосистем сразу в шкалах наименований, минуя промежуточный этап исследований в количественных (годы сильного «цветения» водохранилищ, вспышек численности популяций вредителей и пр.).

Часто, мнения экспертов выражены в порядковой шкале (т. е. эксперт может сказать [и обосновать], что один показатель более важен, чем другой, первый более опасен, чем второй, и т. д.). Но он не в состоянии сказать, во сколько раз или на сколько более важен, соответственно, более опасен тот или иной показатель. Экспертов часто просят ранжировать (упорядочить) объекты экспертизы, т. е. расположить их в порядке возрастания (или убывания) интенсивности интересующей организаторов экспертизы характеристики [Орлов, 2002]. Ранг – это номер (объекта экспертизы) в упорядоченном ряду. Формально ранги выражаются числами 1, 2, 3, ..., но с этими числами нельзя делать привычные арифметические операции (вряд ли кто-либо будет утверждать, что знания отличника равны сумме знаний двоечника и троечника [хотя  $5 = 2 + 3$ ], а между отличником и троечником такая же разница, как между хорошистом и двоечником [ $5 - 3 = 4 - 2$ ]). Поэтому очевидно (на это особо указывает **А.И. Орлов** [2002]), что для анализа подобного рода качественных данных необходима другая теория («другая арифметика»), дающая базу для разработки, изучения и применения конкретных методов расчета, – это, фактически, и есть **репрезентативная теория измерений** (РТИ; [Суппес, Зинес, 1967; Орлов, 2002; Мурашкина и др., 2007]), которая понимает измерения в *широком смысле* (см. начало этого раздела). Одним из основоположников РТИ считается **С. Стивенс**, который основное внимание уделял шкалам измерения [Stevens, 1946, 1950; Стивенс, 1960].

В соответствии с РТИ при математическом моделировании реального явления или процесса следует, прежде всего, установить, в каких типах шкал измерены те или иные переменные. Тип шкалы задает группу допустимых преобразований. Допустимые преобразования не меняют соотношений между объектами измерения. Например, при измерении длины переход от аршин к метрам не меняет соотношений между длинами рассматриваемых объектов – если первый объект длиннее второго, то это будет установлено и при измерении в аршинах, и при измерении в метрах.

Существуют следующие основные типы шкал: наименований, порядка, интервалов, отношений. Ряд специалистов выделяет также абсолютную



**Орлов Александр Иванович** (г.р. 1949) – отечественный экономист, статистик, математик.

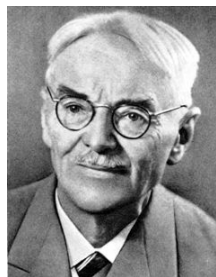


**Стивенс Стэнли Смит** (Stanley Smith Stevens; 1906-1973) – американский психолог.

шкалу и шкалу разностей. Кратко рассмотрим особенности каждого типа шкал [Дружинин, 1994; Schneider, 1994, 1998, 2009; Толстова, 1998; Орлов, 2002; Суслов и др., 2005 и мн. др.].

**Шкала наименований** (другое название – *номинальная шкала, шкала низкого типа, качественная, нечисловая*) получается путем присвоения «имен» объектам. При этом нужно разделить множество объектов на непере-секающиеся подмножества. О шкале наименований можно говорить в том случае, когда эмпирические объекты просто «помечаются» числом. Примером таких пометок являются номера на майках футболистов или номера пас-портов. В принципе, вместо чисел при использовании шкалы наименований необходимо применять другие символы, ибо числовая шкала (натуральный ряд чисел) характеризуется разными системами операций.

Примером шкалы наименований в экологии может служить шкала жизнестойкости (виталяитета; англ. *scale of vitality*) – оценка процветания популя-ции вида в сообществе. В частности, в фитоценологии используется сле-дующая 4-х балльная шкала (см.: [Миркин и др., 1989]), которая была пред-ложена еще в 1922 г. **Ж. Браун-Бланке** и **Ж. Павийяром** (см.: [Westhoff, Maarel, 1973]):



**Браун-Бланке  
Жозья**  
(Josias  
Braun-Blanquet;  
1884-1980) –  
швейцарский,  
французский,  
фитоценолог,  
эколог.

**Павийяр Жак**  
(Jacques  
Pavillard;  
1868-1961) –  
французский  
ботаник,  
фитоценолог.



1. – прорастание, но отсутствие развития вегетативных органов;
2. – ослабление с недостаточным вегетативным развитием и не прохожде-нием всего жизненного цикла;
3. – хорошее вегетативное развитие, но не прохождение всего жизненного цикла;
4. – хорошее вегетативное развитие и прохождение всего жизненного цикла.

Исследователь, пользующийся шкалой наименований, может приме-нять следующие инвариантные статистики: относительные частоты, моду, корреляции случайных событий, осуществлять классификации.

**Шкала порядка** образуется, если на множестве реализовано одно би-нарное отношение – порядок (отношения «не больше» и «меньше»). По-строение шкалы порядка – процедура несколько более сложная, чем создание

шкалы наименований. На шкале порядка объект может находиться между двумя другими, причем, если  $a > b$ ,  $b > c$ , то  $a > c$  (*правило транзитивности отношений*); соотношения  $a > b$  и  $b > a$  не могут выполняться одновременно (*правило антисимметричности*).

Шкала порядка позволяет ввести линейную упорядоченность объектов на некоторой оси признака. Тем самым вводится важнейшее понятие – *измеряемое свойство*, или линейное свойство, тогда как шкала наименований использует «вырожденный» вариант интерпретации понятия «свойство» (свойство есть – свойства нет).

Примером шкалы порядка может служить геоботаническая шкала **О. Друде** – оценка глазомерного учета обилия видов (точнее, не обилия, а проективного покрытия видов [Миркин и др., 1989]):

- soc. (лат. *socialis* – обильно) – растения смыкаются надземными частями;
- сор<sub>3</sub> (лат. *copiosae* – много) – растения очень обильны;
- сор<sub>2</sub> – растения обильны;
- сор<sub>1</sub> – растения довольно обильны;
- sp. (лат. *sparsae* – мало) – растения редки;
- sol. (лат. *solitariae* – очень мало) – растения единичны.

Субъективный (порядковый) характер этой шкалы вызывал её многочисленную критику (см.: [Шенников, 1964]). И главным недостатком является безмасштабность – для определения проективного покрытия лучше пользоваться оценками (шкалами), позволяющими вести контроль их суммированием.

В качестве характеристики центральной тенденции можно использовать *медиану*, а в качестве характеристики разброса – *процентили*<sup>10</sup>. Для установления связи двух измерений допустима порядковая корреляция (например, *коэффициент Спирмена*). Еще раз подчеркну, что число-



**Друде  
Оскар**  
(Carl Georg Oscar Drude, 1852-1933) – немецкий ботаник, эколог, геоботаник.



**Спирмен  
Чарльз**  
(Charles Edward Spearman; 1863-1945) – британский психолог, статистик.

<sup>10</sup> Процентиль распределения (термин был впервые использован в 1885 г.) – это такое число  $x_p$ , что значения  $p$ -й части совокупности меньше или равны  $x_p$ . Например, 25-я процентиль (также называемая *квантилью 0,25* или *нижней квантилью*) переменной – это такое значение ( $x_p$ ), что 25% ( $p$ ) значений переменной попадают ниже этого значения. Аналогичным образом вычисляется 75-я процентиль (также называемая *квантилью 0,75* или *верхней квантилью*) – такое значение, ниже которого попадают 75% значений переменной.

вые значения порядковой шкалы нельзя складывать, вычитать, делить и умножать.

**Шкала интервалов** (часто называют шкалой *высокого типа*, *количественной*, *числовой*) является первой метрической шкалой. Собственно, начиная с нее, имеет смысл говорить об измерениях в узком смысле этого слова – о введении меры на множестве объектов. Шкала интервалов определяет величину различий между объектами в проявлении свойства. С помощью шкалы интервалов можно сравнивать два объекта. При этом выясняют, насколько более или менее выражено определенное свойство у одного объекта, чем у другого.

Шкала интервалов очень часто используется исследователями-экологами. Классическим примером применения этой шкалы является измерение проективного покрытия (симметричные и асимметричные, равно дистанционные и неравно дистанционные шкалы). Замечу, что экологами рекомендуется отдавать предпочтение шкалам проективного покрытия с логарифмически возрастающими интервалами (причем, не более –5-балльных [Миркин и др., 1989]).

Шкала интервалов имеет масштабную единицу, но положение нуля на ней произвольно, поэтому нет смысла говорить о том, во сколько раз больше или меньше покрытие того или иного балла.

Интервальная шкала позволяет применять практически всю параметрическую статистику для анализа данных, полученных с её помощью. Помимо *медианы* и *моды* для характеристики центральной тенденции используется *среднее арифметическое*, а для оценки разброса – *дисперсия*. Можно вычислять *коэффициенты асимметрии* и *эксцесса* и другие параметры распределения. Для оценки величины статистической связи между переменными применяется *коэффициент линейной корреляции Пирсона* и т. д.

**Шкала отношений** – наиболее часто используемая в естественных науках шкала. По крайней мере, идеалом измерительной процедуры является получение таких данных о выраженности свойств объектов, когда можно ска-

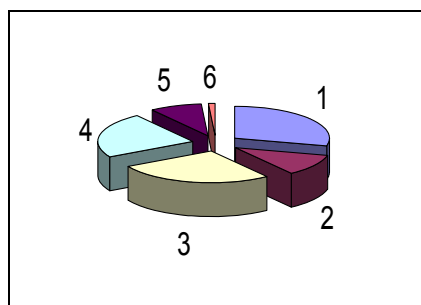
зать, во сколько раз один объект больше или меньше другого. Как подчеркивает **В.Н. Дружинин** [1994], это возможно лишь тогда, когда помимо определения равенства, рангового порядка, равенства интервалов известно равенство отношений. Шкала отношений отличается от шкалы интервалов тем, что на ней определено положение «естественного нуля».



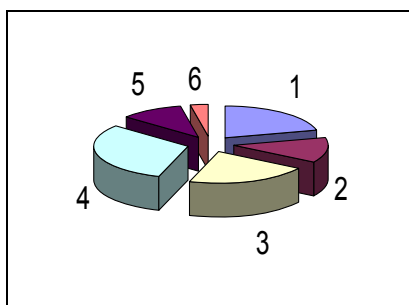
**Дружинин  
Владимир  
Николаевич**  
(1955-2001) –  
отечественный  
психолог.

Значения шкалы отношений инвариантны относительно преобразования вида:  $x' = ax$ . Значения шкалы можно умножать на константу. К ним применимы любые статистические меры.

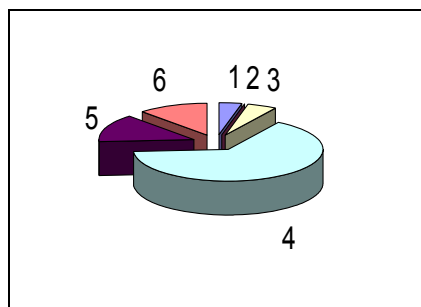
В качестве примера шкалы отношений укажу на шкалу для определения размерной структуры бактериального сообщества, все клетки которого разделены на 6 классов со средним объемом клетки, изменяющимся вдвое от класса к классу (см.: [Жариков и др., 2007, с. 57, 59]). С помощью этой шкалы весьма наглядно демонстрируются особенности бактериальных сообществ водоемов заповедной территории Самарской Луки, различающихся морфометрическими характеристиками и разной степенью эвтрофирования (см. **рис. 9.2**). Замечу, что размерная структура бактериопланктона (соотношение клеток различных размеров [объемов] независимо от их формы) имеет большое значение для общей характеристики бактериопланктона, т. к. позволяет дать косвенную характеристику его функционального состояния и видового состава [Уманская, 2001; Жариков и др., 2007, 2009].



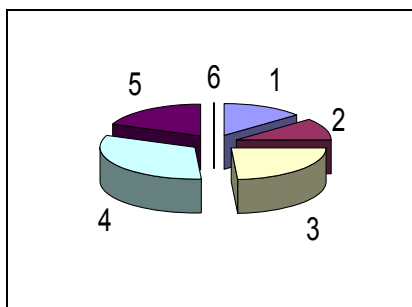
оз. Золотенка



оз. Ужиное



оз. Опкан



оз. Клюквенное

**Рис. 9.2.** Размерная структура бактериопланктона водоемов Самарской Луки:

классы по объему клеток бактериопланктона (в  $\mu\text{м}^3$ ):  
 1 – 0,0125-0,0249; 2 – 0,025-0,049; 3 – 0,050-0,099; 4 – 0,01-0,19;  
 5 – 0,20-0,39; 6 – более 0,4.



Только для **абсолютной шкалы** результаты измерений – числа в обычном смысле слова. Примером является число особей какого-нибудь вида на заданной территории. Для абсолютной шкалы допустимыми являются только тождественные преобразования.

В **шкале разностей** имеется естественная единица измерения, но нет естественного начала отсчета. Например, время измеряется и по шкале разностей, если год (или сутки – от полудня до полудня) мы принимаем естественной единицей измерения, и по шкале интервалов в общем случае. На современном уровне знаний естественного начала отсчета летоисчисления, например, указать нельзя (так, дату сотворения мира различные авторы рассчитывают по-разному, –7 октября 3761 г. до н. э. по календарю иудаизма, 23 октября 4004 г. до н. э. по оценке ирландского архиепископа **Дж. Ашера**, 25 мая 5493 г. до н. э. по Александрийской хронологии и пр. [Розенберг и др., 2003б]; да и точка отсчета – «наша эра» – подвергается сомнению, в частности, создателем «новой хронологии» **А.Т. Фоменко**...).

Большое число примеров разного рода шкал гидроэкологического характера (наименований, порядка, интервалов, отношений, разностей, абсолютных) подробно были рассмотрены ранее [Шитиков и др., 2005, т. 1, гл. 2 и 3] и здесь я не буду их приводить.

В процессе развития соответствующей области знания тип шкалы может меняться. Так, сначала температура измерялась по порядковой шкале (холоднее – теплее), затем – по интервальной (шкалы Цельсия, **Фаренгейта**, Реомюра), наконец, после открытия абсолютного нуля, температуру стали измерять по шкале отношений (шкала Кельвина). Надо отметить, что среди специалистов иногда имеются разногласия по поводу того, по каким шкалам следует считать измеренными те или иные реальные величины. Другими словами [Орлов, 2002], *процесс измерения включает в себя и определение типа шкалы (вместе с обоснованием)*. Аналогичной точки зрения придерживается и **Ю.Н. Толстова** [1998, с. 22]: «измерение, в конце концов, нужно не



**Ашер Джеймс**  
(James Ussher  
[Usher];  
1581-1656) –  
британский  
священник.



**Фоменко Анатолий**  
**Тимофеевич**  
(г.р. 1945) –  
отечественный  
математик;  
академик РАН.



**Фаренгейт**  
**Габриель Даниель**  
(Gabriel Daniel  
Fahrenheit;  
1686-1736) –  
немецкий физик.



**Толстова Юлиана**  
**Николаевна**  
(г.р. 1942) –  
отечественный  
математик,  
социолог.



само по себе, а именно для последующего изучения его результатов. И качество подходов к измерению должно оцениваться не в последнюю очередь с точки зрения возможности конструктивного определения того, что можно делать с этими результатами».

Еще один важный аспект РТИ связан с тем, что наряду с установлением типа шкалы осуществляется поиск алгоритмов анализа данных, результат работы которых не меняется при любом допустимом преобразовании шкалы (т. е. является инвариантным относительно этого преобразования).

Возможны два варианта шкальных преобразований [Орлов, 2002]:

- повышение мощности шкалы;
- понижение мощности шкалы.

Вторая процедура является тривиальной. Поскольку все возможные процедуры преобразований, которые приемлемы для более мощной шкалы (например, шкалы интервалов), допустимы и для менее мощной (например, шкалы порядка), то у нас есть право рассматривать данные, полученные с помощью интервальной шкалы, как порядковые или, допустим, порядковую шкалу – в качестве номинальной (например, в ряде фитоценологических классификационных процедур исследователь сознательно «уходит» от абсолютной шкалы или шкалы разностей к дихотомической шкале наименований «есть – нет»).

Другое дело, если по каким-либо соображениям у нас возникает потребность перейти от шкалы наименований к шкале порядка и т. д. Для этого требуется вводить необъективные (с позиций математической теории измерений) допущения и эмпирические приемы, базирующиеся лишь на интуиции и правдоподобных рассуждениях. Правда при этом, в большинстве случаев производится эмпирическая проверка: в какой мере данные, полученные с помощью «слабой» шкалы, удовлетворяют требованиям более «мощной» шкалы.

В серии работ **Д. Шнейдера** [Schneider, 1994, 1998, 2009 и др.] подробно рассматривается проблема «масштаб-зависимых» процессов или образцов (*scale-dependent patterns or processes*).

Так, сила тяжести действует в любом пространственном масштабе, который мы хотим рассмотреть. Такой биологический процесс, как мутация, работает во временных рамках от секунд до тысячелетий и мы не можем говорить о том, что этот процесс специфичен для какого-то особого масштаба. Но мы можем указать на определенные интервалы времени и пространства, в которых процесс или



**Шнейдер Дэвид**  
(David Clayton Schneider; г.р. 1949) – канадский эколог.

структура системы могут изменяться. Например, показатели плотности животных зависят от движения; некоторые демографические показатели (рождение, смерть) явно зависят от площади рассматриваемой территории и либо больше (для небольшой территории), либо меньше (для более крупных областей) темпов миграции через её границы; процесс затенения лесной растительности меняется как сезонном цикле, так и в результате, например, пожаров. Наконец, хорошо известен факт видоспецифичности масштабов пространства и времени (сукцессия для простейших протекает в течение минут и суток, для растительности – десятки и сотни лет).

**Измерение средних величин.** Рассмотрим самый простой пример – измерение и определение средней тенденции некоторой экологической характеристики [Розенберг и др., 1994; Розенберг, 2002а, 2007а; Шитиков и др., 2003, 2005].

В общем случае определение статистических характеристик случайной функции по экспериментальным данным представляет собой весьма сложную процедуру, состоящую из трех этапов: оценки стационарности функции, оценки характеристик ординат случайной функции и осреднения этих оценок. На практике при анализе временных рядов им приписывают свойство *эргодичности*, основанное на предположении о том, что единственная реализация случайной функции репрезентативной продолжительности является достаточным опытным материалом для получения её статистических характеристик. Другим свойством, которым должна обладать итоговая статистика, является *устойчивость*. Если при резком изменении малой доли количества данных (вследствие выбросов или других случайных искажений) значение статистической характеристики претерпевает существенные изменения, то такая статистика неустойчива.

Источники погрешностей измерения можно разделить на пять групп [Вознесенский, 1981; Розенберг и др., 2008, с. 174]:

- 1) *погрешности, вызванные объектом исследования*: изменение объекта во времени (смыв почвы, разложение органического материала, увеличение возраста особей и т. п.); неоднородность объекта в пространстве (влияние структурных особенностей материала в месте контакта измерительного датчика, отличия между наблюдательными площадками и т. д.); влияние процесса измерения на состояние объекта (изменение поведения или состояния животного в исследуемой популяции под влиянием наблюдения, стрессы при биофизических измерениях с вживленными датчиками и т. п.);

- 2) *погрешности оператора*, связанные с уровнем его квалификации (обучение, опыт, сознание ответственности) и психофизиологическим со-

стоянием (усталость, болезнь, возбуждение, торможение, реакция на внешние раздражители и т. п.);

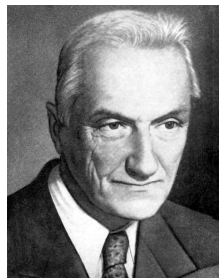
3) *инструментальные погрешности*, связанные с погрешностями измерительных приборов и испытательных машин;

4) *методические погрешности*, связанные с ошибочными или упрощенными представлениями о закономерностях проявления некоторого свойства объекта, а также недостаточный уровень разработки методики проведения измерительных операций (отбор образцов, последовательность операций, обоснованность допусков, полнота учета факторов и ограничений на них, эффекты взаимодействия объекта с измерительным комплексом и т. д.);

5) *погрешности влияния внешней среды* (температура, осадки, солнечная радиация, радиоактивность и т. п.) на исследуемый объект и измерительную систему.

Качество исследования существенно определяется тем, насколько исследователю удастся устранить или компенсировать воздействие вышеуказанных источников погрешностей на результат измерения.

**Среднее значение** для стационарного временного ряда определяется как математическое ожидание любого индивидуального значения (ввиду стационарности это ожидание не зависит от момента наблюдения). В качестве оценки среднего используют обычно *выборочное среднее* значение ряда – сумму значений ряда, деленную на их общее число. При предположениях эргодичности эта оценка состоятельна, хотя при наличии сильной автокорреляции она теряет свою эффективность. **Арифметическое среднее** (при условии равновероятного закона распределения) является примером неустойчивой статистики (если в данных изменится какое-нибудь одно значение на  $n$  единиц, то среднее изменится в том же направлении на  $n/m$  единиц, где  $m$  – объем выборки). В экологических исследованиях равновероятность всех значений – редкое явление, и в этом случае рекомендуется использовать **средне-взвешенную среднюю** (фактически, этот показатель как «*элективное среднее*» использовал **Л.Г. Раменский** [1929]). Кроме того, для распределений слишком отличных от нормального (отдельные значения в выборке далеко отстоят от остальных значений), используют **геометрическое среднее**. В общем виде оценки математического ожидания стационарного ряда выглядят следующим образом (см.: [Розенберг и др., 1993]):



**Раменский  
Леонтий  
Григорьевич**  
(1884-1953) –  
отечественный  
ботаник, эколог,  
фитоценолог.

$$X_z = \bar{x} \sqrt{\sum x(i)^2 / n},$$

где  $x(i)$  –  $i$ -я реализация величины  $X$  ( $i = 1, n$ ). Тогда при  $z = 1$  получаем среднюю арифметическую,  $z = -1$  – среднюю гармоническую,  $z = 2$  – среднюю квадратическую,  $z = 0$  – среднюю геометрическую:

$$X_0 = \sqrt[n]{\prod_{i=1}^n x(i)},$$

Легко убедиться, что имеет место *правило мажоритарности*:

$$X_{-1} < X_0 < X_1 < X_2.$$

**Медиана** временного ряда определяется как медиана распределения реализаций случайной функции в момент времени  $t$ , т. е. такое действительное число, вероятность превышения которого для произвольного измерения равна 0,5 (для стационарного временного ряда эта величина не зависит от момента наблюдения). Для оценки медианы используют выборочную медиану ряда, т. е. центральный член (либо полусумму центральных членов) последовательности измерений, упорядоченной по возрастанию. В случае симметричного (например, гауссовского) распределения теоретическое значение медианы совпадает со средним значением ряда, а выборочная медиана является альтернативной оценкой среднего значения. *Медиана служит примером устойчивой статистики*. На медиану не влияют величины «больших» и «малых» значений: она терпима к нарушениям нормальности на «хвостах» распределения. Однако кроме *робастности* (устойчивости) к *предположкам*, «хорошая» статистика должна обладать еще и свойством *робастности к эффективности*, т. е. высокая эффективность оценивания должна гарантироваться при широком варьировании ситуаций.

Если для определения средней тенденции требуется *робастность к эффективности*, то рекомендуется использовать более сложные статистики, например, *бивес-оценку* [Мостеллер, Тьюки, 1982]:

$$b = \frac{\sum \omega_i \cdot x_i}{\sum \omega_i},$$

где

$$\omega_i = \begin{cases} \left[ 1 - \left( \frac{x_i - b}{c \cdot \mu_s} \right)^2 \right]^2, & \text{если } \left( \frac{x_i - b}{c \cdot \mu_s} \right)^2 < 1; \\ 0 & \text{в противном случае;} \end{cases}$$

$\mu_s$  – медиана абсолютных отклонений  $(x_i - b)$ ,  $c$  – константа, которая берется равной 6 или 9. Поскольку  $\mu_s$  – оценка для примерно  $2/3\sigma$ , то при расчете *бивес-оценки* не учитываются «хвосты» нормального распределения, т. е. из-

мерения, превышающие  $4\sigma$  (при  $c = 6$ ) или  $6\sigma$  (при  $c = 9$ ). Так как мы не можем непосредственно вычислить  $b$ , не зная вектора весовых коэффициентов  $\omega$ , и в то же время не можем найти веса, пока не знаем  $b$ , бивес-оценка рассчитывается по приведенным формулам с использованием итеративной процедуры.

Дисперсия динамического ряда определяется как дисперсия любого индивидуального значения (для стационарных рядов эта величина не зависит от момента наблюдения). Для его оценки используют обычно выборочную дисперсию ряда – сумму квадратов отклонений от среднего значения ряда, деленную на  $(n - 1)$ , где  $n$  – число значений ряда. При справедливости предположения об эргодичности эта оценка состоятельна, хотя при наличии сильной автокорреляции она теряет эффективность. Выборочные оценки среднего, медианы и дисперсии могут быть вычислены и для нестационарного ряда, но в этом случае они не имеют вероятностной интерпретации.

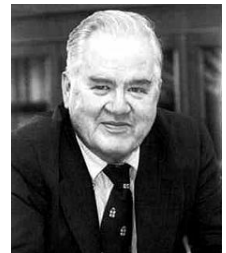
По результатам измерений вычисляется выборочная оценка  $s$ , среднеквадратичного отклонения ошибки эксперимента, которую иногда называют *среднеквадратичным отклонением ошибки воспроизводимости отклика* [Айвазян и др., 1983; Цейтлин, 2007] или просто «ошибкой эксперимента». Перед вычислением оценки  $s$ , необходимо исключить из ряда измерений  $\{x(i)\}$  аномальные измерения (грубые погрешности, «промахи»), если они допущены. Поскольку даже опытному экспериментатору бывает трудно только на логическом уровне решить вопрос об аномальности того или иного результата, то рекомендуется [Цейтлин, 2007] использовать статистические критерии для проверки такой гипотезы.

Методы определения оценки  $s$ , ошибки эксперимента зависят от схемы организации этого эксперимента; достаточно подробно они рассмотрены в уже цитированной работе [Розенберг и др., 2008].



**Мостеллер  
Чарльз Фредерик**  
(Charles Frederick  
[Fred] Mosteller;  
1916-2006) –  
американский  
математик,  
статистик.

**Тьюки Джон**  
(John Wilder  
Tukey;  
1915-2000) –  
американский  
математик,  
статистик.



**Ф. Мостеллер** и **Дж. Тьюки** [1982, с. 214] приводят важную для практики таблицу свойств некоторых статистик центральной тенденции, которую имеет смысл здесь воспроизвести (см. далее **табл. 9.5**).

Анализ этой таблицы позволяет сделать вывод о том, что, если пренебречь совсем малыми выборками, бивес-оценка обладает всеми желаемыми свойствами и может быть рекомендована для практики. В ситуациях для дос-

таточно умеренной эффективности, а также при малых выборках, лучше работать с медианой. Среднее же нужно использовать достаточно осторожно, когда нет выбросов, «хвосты» распределения коротки и т. п. Таким образом, *сложившаяся практика прогнозирования численности различных видов только с помощью среднего неадекватна реальной ситуации.*

Таблица 9.5

**Устойчивость и робастность к эффективности некоторых статистик центральной тенденции**

Статистика	Объем выборки	Устойчивость	Гауссова эффективность	Эффективность при разбросанных «хвостах»	Робастность к эффективности
Арифметическое среднее	малый	нет	100%	плохая	плохая
	большой	нет	100%	очень плохая	очень плохая
Медиана	малый	да	высокая	достаточно высокая	высокая
	большой	да	60%	достаточно высокая	умеренная
Бивес-оценка	малый	разумно	неплохая	достаточно высокая	высокая
	большой	да	90%	90%	высокая

В табл. 9.6, в качестве примера, представлены результаты сравнения некоторых средних величин для временных рядов [Розенберг и др., 1994, с. 49], которые позволяют видеть существенное различие между средней и медианой для ряда численности каляноид, что объясняется существенной асимметрией распределения данных этого показателя. Наиболее близки оценки для повторяемости северного ветра (распределение этого показателя близко к нормальному). Значения бивес-оценки, как правило, «занимают» промежуточное положение между средней и медианой.

В прогностических экологических исследованиях широко распространено описание и моделирование систем в количественных шкалах (отношений или интервалов). Вместе с тем, зачастую результаты исследования формируются в шкалах наименований. Так, при описании динамики млекопитающих (цит. по: [Брусиловский, 1987]) в модели фигурируют переменные, измеряемые в количественных шкалах (численность популяции), результаты же моделирования и прогнозы описываются в терминах переменных, изме-

ряемых в шкале наименований (в такие-то годы произойдет вспышка численности, а в такие-то – нет).

Таблица 9.6

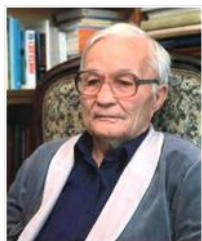
**Характеристики некоторых временных рядов,  
полученных при исследовании Куйбышевского водохранилища  
в районе Жигулевской ГЭС**

Ряд	Среднее	Медиана	Бивес-оценка	Стандартная ошибка средней
Суммарный расход воды (км <sup>3</sup> /год; 1957-1988 гг.; 384 набл.)	20,2	16,6	16,4	12,37
Повторяемость северного ветра (%; 1961-1988 гг.; 336 набл.)	12,1	11	11,6	7,35
Концентрация ионов аммония (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ) за вегетационный период май – октябрь (мкг/л; 1958-1988 гг.; 144 набл.)	90,0	60	70,2	79,01
Численность каляноид (Calanoida) за вегетационный период май – октябрь (тыс.экз./м <sup>3</sup> ; 1958-1984 гг.; 126 набл.)	2,1	1,0	1,5	2,89
Численность ротаторий (Rotatoria) за вегетационный период май – октябрь (тыс.экз./м <sup>3</sup> ; 1958-1984 гг.; 126 набл.)	64,6	48,5	56,3	67,63

В экологии, как правило, точность наблюдений и достоверность выводов в шкалах наименований (например, при работе с бинарными данными) выше, чем в количественных шкалах. Поэтому часто имеет смысл описывать, измерять и предсказывать параметры экосистем сразу в шкалах наименований, минуя промежуточный этап исследований в количественных (годы сильного «цветения» водохранилищ, вспышек численности популяций вредителей и пр.).

Таким образом, прогнозы состояния экосистем, как уже отмечалось, могут строиться и в количественных, и в качественных шкалах одновременно. Можно сказать, что в таких ситуациях отдельные предикторы «разговаривают» на различных диалектах языка

прикладной математики (представления **В.В. Налимова** [1979]). Но при этом одни из них никак не используются для повышения надежности других. Вопросам повышения надежности экологического прогнозирования и адекватности получаемых прогнозов посвящены монографии [Бру-



**Налимов  
Василий  
Васильевич**  
(1910-1997) –  
отечественный  
математик,  
философ.

силовский, 1987; Розенберг и др., 1994] и это – предмет специального рассмотрения.

Завершая этот небольшой экскурс в теорию измерений (РТИ), назову еще одну важную проблему – проблему адекватности в теории измерений [Толстова, 1979, с. 78]: «при обработке экспертных оценок важное значение имеет решение вопросов, связанных с корректностью применения математического аппарата к информации, полученной по различным шкалам». В какой-то степени эта проблема родственна оценке адекватности математических моделей (см. главу 6, раздел 1). Здесь можно рекомендовать исследователям также различать *собственно адекватность* измерения (качественная адекватность – инвариантность относительно допустимых преобразований рассматриваемой шкалы) и *праксеологичность* (количественная адекватность – для измерений достаточно высокого уровня [начиная с интервального]; см.: [Толстова, 1979, с. 82]). Подобное разделение обусловлено различиями используемых в РТИ шкал.

## 5. Правила действия над экологическими величинами

Начну с математики и физики. Система счисления – это способ представления чисел с помощью числовых знаков (цифр) и соответствующие ему *правила действия над числами*. Конкретные способы оперирования числами (действия над числами) многообразны; их основные группы – арифметические, алгебраические, статистические. Например, арифметические операции в двоичной системе счисления задаются следующим образом:

Сложение	Вычитание	Умножение
$0 + 0 = 0$	$0 - 0 = 0$	$0 * 0 = 0$
$0 + 1 = 1$	$1 - 0 = 1$	$1 * 0 = 0$
$1 + 0 = 1$	$1 - 1 = 0$	$0 * 1 = 0$
$1 + 1 = 10$	$10 - 1 = 1$	$1 * 1 = 1$

С помощью этой таблицы легко получить двоичное представление десятичных чисел. Таковы же, по своей сути, *правила действия над тригонометрическими функциями*.



**Бомбелли Рафаэль**  
(Rafaël Bombelli;  
наст. фамилия:  
Маццоли [Mazzoli];  
1526-1572) –  
итальянский  
математик,  
инженер-гидравлик.

В 1572 г. вышла книга **Р. Бомбелли** [Bombelli, 1929], в которой были установлены первые *правила арифметических операций над мнимыми (комплексными) числами* (хотя сами эти понятия появились значительно позднее), вплоть до извлечения из них кубических корней.



Эмпирические основания классической механики включают в себя *правила действия с векторными величинами, координатный метод описания движения тел, свободное падение тел, периодическое движение*. Таким образом, классическая механика потребовала введения дифференциального и интегрального исчисления.

Прежде всего, остановлюсь на шкалах измерений. Вслед за С. Стивенсом [Stevens, 1950; Стивенс, 1960; Толстова, 1998] буду отождествлять тип шкалы с совокупностью отвечающих ей допустимых преобразований (см. **табл. 9.7**), что позволяет поставить вопрос о сравнении введенных типов шкал.

Таблица 9.7

### Допустимые преобразования шкал

Тип шкалы	Отвечающие типу шкалы допустимые преобразования и их определение
Номинальная	Взаимно-однозначные $(x = y) = (f(x) = f(y))$
Порядковая	Монотонно возрастающие $(x < y) = (f(x) < f(y))$
Интервальная	Положительные линейные $f(x) = ax + b$ ; $a, b$ – произвольные действительные числа, $a > 0$
Разностей	Преобразования сдвига $f(x) = x + b$
Отношений	Преобразования подобия $f(x) = ax$ , $a > 0$
Абсолютная	Тождественное $f(x) = x$

Назовем тип одной шкалы *более высоким*, чем тип другой, если совокупность допустимых преобразований первой шкалы включается в совокупность допустимых преобразований второй [Толстова, 1998, с. 181]. Ясно, что к более устойчивым (высоким) шкалам можно применять большее количество математических методов обработки. Если принять это определение, то между всеми типами шкал можно установить соответствующее отношение порядка (см. схему; более высокому типу шкал отвечает более высоко расположенный прямоугольник [Толстова, 1998, с. 182]):



Можно показать (и это неоднократно делалось; см., например, [Котов, 1985; Шитиков и др., 2005]), что все эти шкалы, в том или ином варианте, встречаются в экологических исследованиях. В частности, *шкала отношений* возникает при измерении биомассы сообщества (измерив веса организмов в килограммах, мы можем получить те же веса в центнерах, пудах, фунтах путем умножения первоначальных весов всех организмов одновременно на подходящий множитель; это и есть преобразование подобия). *Шкала разностей* получается, например, в том случае, когда у нас фиксируется единица измерения, но может изменяться начало отсчета. Например, в дендрохронологических работах принято даты формирования колец деревьев приводить в т. н. «дендро–годы» (между 1 г. н. э. и 1 г. до н. э. имеется еще и нулевой год; в «дендро–шкале» это нулевой год соответствует 1 г. до н. э. в григорианской системе счета времени, и далее все года до н. э. смещены на один год вперед [Хантемиров, 2009, с. 12]). Перевод совокупности возрастов какой-либо совокупности людей из одной системы расчетов в другую – это преобразование сдвига (например, в Монголии возраст любого человека определяется путем прибавления еще 9 месяцев [Котов, 1985]; учитывая, что у животных сроки беременности различны, то сдвиги могут быть различными).

Отсюда видно, что *правила действия над экологическими величинами* должны рассматриваться как своеобразный «язык» теории [Межжерин, 1974; Чебанов, 1983] и будут в большей степени определяться тем математическим аппаратом, который предполагается использовать для формализации известных и новых экологических законов и закономерностей. Естественно, при этом следует учитывать особенности фундаментальных экологических понятий. Так, действие экологических факторов на те или иные параметры попу-

ляций или экосистем, чаще всего, будет зависимым и нелинейным, что делает некоторые приёмы их математического описания неадекватным реальным экологическим объектам (надо с большой осторожностью относиться, например, к разного рода линейным регрессиям и балансовым соотношениям при описании сложных свойств экосистем; см. главу 1, раздел 4).

В соответствии с разделением параметров сложных экологических объектов на простые (аддитивные) и сложные (неаддитивные), соответствующие экологические величины, характеризующие эти параметры, также наделим свойствами аддитивности и неаддитивности (см. табл. 9.8).

Таблица 9.8

### Простые и сложные параметры экологических объектов

Параметры	Простые (аддитивные) свойства	Сложные (неаддитивные) свойства
<b>Популяция</b>		
биомасса	+	
плотность популяции средняя экологическая	+	
рождаемость максимальная	+	
реализованная	+	
смертность минимальная	+	
реализованная	+	
возрастной состав популяции (вектор)	+	
половая структура популяции (вектор)	+	
устойчивость		+
адаптация		+
живучесть		+
минимальный размер жизнеспособной популяции		+
<b>Экосистема</b>		
биомасса	+	
продуктивность	+	
видовая структура (вектор)		+
разнообразии		+
спектр жизненных форм (вектор)		+
соотношение «дискретность – непрерывность»		+
устойчивость (климакс)		+
целостность		+
замкнутость		+

## Глава 10

# «ЯДРО» ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ

*Либо вечно, либо невечно. Почти вечно не существует, оно есть простое невечно. Но явление почти невечно возможно, мы отнесем его к вечному. В наших устах оно прозвучит как только могущее совершиться, <о> <сть> вечное, но могущее стать не вечным. Как только оно совершится, оно станет нашим уже не вечным. Но существует ли несовершившееся? Я думаю, в вечном – да.*

**Даниил Хармс,**

**Дневниковые записи** (апрель-май, 1931 г.)

[http://www.klassika.ru/read.html?proza/harms/xarms\\_diaries.txt&page=3](http://www.klassika.ru/read.html?proza/harms/xarms_diaries.txt&page=3)

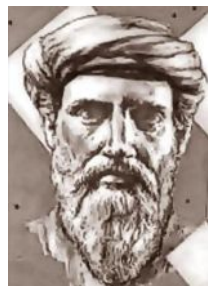
### 1. Экологические константы

Еще в 1902 г. в статье "О научном мировоззрении" **В.И. Вернадский** [1990, с. 181-182] писал: «Через **Пифагора** и пифагорейцев концепции музыки проникли в науку и надолго охватили её. С тех пор искание гармонии (в широком смысле), *искание числовых соотношений является основным элементом научной работы (выделено мной. – Г.Р.)*. Найдя числовые соотношения, наш ум успокаивается, так как нам кажется, что вопрос, который нас мучил, решен. В концепциях ученых нашего века число и числовое соотношение играют такую же мистическую роль, какую они играли в древних общинах, связанных религиозным культом, в созерцании служителей храмов, откуда они проникли и охватили научное мировоззрение».



**Вернадский Владимир Иванович** – отечественный естествоиспытатель, мыслитель; академик Императорской Санкт-Петербургской, Российской и АН СССР.

**Пифагор Самосский** (др.-греч. Πυθαγόρας ὁ Σάμιος, лат. Pythagoras; ок. 570-ок. 490 гг. до н.э.) – древнегреческий философ, математик.



Из школьной математики всем хорошо известны фундаментальные константы нашего мира – иррациональные числа  $\pi$  (математическая кон-

станта, выражающая отношение длины окружности к длине ее диаметра) и  $e$  (основание натурального логарифма). Эти числа известны не только «физикам», но и «лирикам» (подробнее см.: [Горобец, 2004]): так, число  $\pi \approx 3,14159265358979323846\dots$ , вдохновило польскую поэтессу **В. Шимборску** на создание стихотворения "Число Пи", цитату из которого я и привожу далее:

*$\pi$  – число, достойное восхищения:  
Три запятая один четыре один.  
Каждая цифра дает ощущение  
начала – пять девять два,  
ведь до конца не дойти никогда.  
Взглядом всех цифр не объять –  
шесть пять три пять.  
Арифметических действий –  
восемь девять –  
уже не хватает, и трудно поверить –  
семь девять –  
что не отделаться – три два три  
восемь –  
ни уравнением, которого нет,  
ни шутливым сравнением –  
оных не счесть.*

*Двинемся дальше: четыре шесть...*

*(Перевод с польского – Б. Горобца)*



**Шимборска**  
**(Шимборская)**  
**Вислава**  
(Wisława Szymborska; 1923-2012) – польская поэтесса; лауреат Нобелевской премии (1996 г.).

**Горобец Борис**  
**Соломонович**  
(г.р. 1948) – отечественный геолог, геофизик, математик, поэт, переводчик, автор публикаций на историко-научные темы.



Известен и целый ряд мировых физических констант (например, *скорость света в вакууме*  $c = 299\,792\,458$  м/сек, *масса электрона*  $e = 9,10938188 \cdot 10^{-31}$  кг и др.). Физики прилагают немало усилий, чтобы измерить их со всё более высокой точностью, но никому еще не удалось хоть как-то объяснить, *почему их значения именно таковы, каковы они есть*. Эти константы обладают одним общим свойством: изменись они хоть немного, и существование сложных атомных структур, в том числе живых организмов, окажется под большим вопросом.

«Особый интерес представляет, например, величина  $\alpha = e^2/2\alpha_0 hc$ , объединяющая скорость света  $c$  (опыт **А. Майкельсона**), электрический заряд электрона  $e$  (опыт **Р. Милликэна**), постоянную **Планка**  $h$  и, так называемую, диэлектрическую постоянную вакуума  $\alpha_0$  (её называют *постоянной тонкой структуры*); впервые она была введена в 1916 г. **А. Зоммерфельдом**, который одним из первых попытался применить квантовую механику к электромагнетизму:  $\alpha$  связывает релятивистскую ( $c$ ) и квантовую ( $h$ ) характеристики электромагнитных ( $e$ ) взаимодействий, в которых участвуют заряженные частицы в пустом пространстве ( $\alpha_0$ ). Измерения показали, что эта вели-



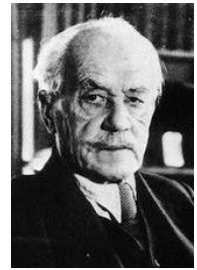
**Майкельсон Альберт** (Albert Abraham Michelson; 1852-1931) – американский физик; лауреат Нобелевской премии (1907 г.).



**Милликэн Роберт** (Robert Andrews Millikan; 1868-1953) – американский физик; лауреат Нобелевской премии (1923 г.).



**Планк Макс** (Max Karl Ernst Ludwig Planck; 1858-1947) – немецкий физик; лауреат Нобелевской премии (1918 г.).



**Зоммерфельд Арнольд** (Arnold Johannes Wilhelm Sommerfeld; 1868-1951) – немецкий физик.

чина равна  $1/137,03599976$  (приблизительно  $1/137$ ). Если бы  $\alpha$  имела другое значение, то изменился бы весь окружающий мир. Будь она меньше, плотность твердого вещества, состоящего из атомов, уменьшилась бы (пропорционально  $\alpha^3$ ), молекулярные связи разрывались бы при более низких температурах ( $\alpha^2$ ), а число устойчивых элементов в таблице Менделеева могло бы возрасти ( $1/\alpha$ ). Окажись  $\alpha$  слишком большой, малые атомные ядра не могли бы существовать, потому что связывающие их ядерные силы не смогли бы препятствовать взаимному отталкиванию протонов. При  $\alpha > 0,1$  не мог бы существовать углерод» [Ваггов, Webb, p. 33].

Стремление обосновать значения констант стало одним из стимулов к разработке *единой теории*, полностью описывающей все существующие явления. С её помощью ученые надеялись показать, что у каждой мировой постоянной может быть *только одно* возможное значение, обусловленное внутренними механизмами, которые определяют обманчивую произвольность

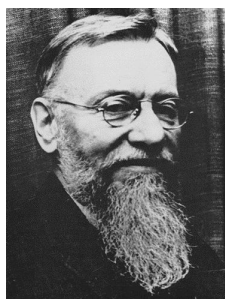
природы. Однако, **Д. Бэрроу** и **Д. Веб** [Barrow, 2002; Webb, 2003; Barrow, Webb, 2005; Бэрроу, Веб, 2005] сравнительно недавно довольно аргументировано показали, что и такая фундаментальная физическая константа как  $\alpha$ , *непостоянна* (экспериментально было зарегистрировано достоверное увеличение  $\alpha$  на  $6 \cdot 10^{-6}$  за прошедшие 6-12 млрд. лет). «Нам остается ждать появления новых данных и проведения новых исследований, которые окончательно подтвердят или опровергнут гипотезу об изменении  $\alpha$ . Исследователи сосредоточились именно на этой константе просто потому, что эффекты, обусловленные её вариациями, легче заметить. Но если  $\alpha$  действительно непостоянна, то другие константы тоже должны изменяться. В таком случае нам придется признать, что внутренние механизмы природы гораздо сложнее, чем мы предполагали» [Barrow, Webb, 2005, p. 39].



**Бэрроу Джон**  
(John David Barrow;  
г.р. 1952) –  
британский  
астрофизик,  
математик.



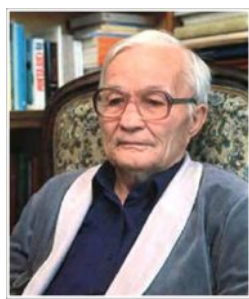
**Веб Джон**  
(John K. Webb;  
г.р. 1953) –  
австралийский  
астрофизик.



**Рашевски Николас**  
(Nicolas Rashevsky;  
1899-1972) –  
отечественный,  
американский  
биофизик, математик.



**Фёдоров**  
**Вадим Дмитриевич**  
(г.р. 1934) –  
отечественный  
гидробиолог, эколог,  
поэт.

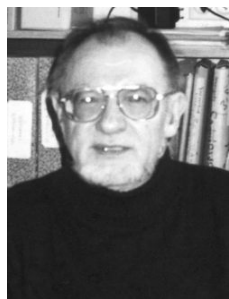


**Налимов**  
**Василий Васильевич**  
(1910-1997) –  
отечественный  
математик, философ.

Когда нет «порядка» в такой традиционно строгой области, как физика, трудно ожидать лучшего положения дел в биологии и экологии. Специалист в области математической биологии **Н. Рашевски** [1968, с. 271] писал, что «несмотря на различия, мы находим поразительное *относительное* подобие между *всеми* организмами... (выделено автором. – Г.Р.) В общей биологии мы *не имеем универсальных констант* (выделено мной. – Г.Р.), таких, какие мы в большом количестве находим в физике. Однако мы находим опре-

деленные инвариантные системы отношений между различными свойствами, общими для всех организмов». Говоря об инвариантных системах, он имел в виду системы, так называемых, «биоинвариантов» (биологических свойств организмов, характеризующих организм как целое), подчеркивая их различие по своей физико-химической конституции. Сходные высказывания находим у **В.Д. Фёдорова** [1983, с. 10]: «А вот в биологии, по-видимому, констант нет. По крайней мере, нет постоянных ранга, имеющих место в физике и химии, ранга безусловной точности как некоего абсолюта... В некотором смысле жизнь как временное консервирование свободной энергии в потоке химических связей при прохождении через систему потока энергии постоянно меняющейся мощности поддерживает количественные соотношения слагающих её элементов и других более высоких образований материи, так сказать, "приблизительно", "в среднем"» и **В.В. Налимова** [1983, с. 39; Nalimov, 1985]: «В биологических мирах нет аналога фундаментальным физическим постоянным, или, если он даже и есть, то в силу своей крайней размытости не наблюдается» и [Налимов, 1986]: «В биологии модель не может обрести прогностической силы хотя бы уже потому, что в Мире живого нет опорных вех – фундаментальных констант».

Аналогично можно говорить и об экологических константах – приведу еще две цитаты. «В биологии *нет констант типа фундаментальных констант физики*, но есть примерно точные и вполне выразимые количественно зависимости типа скорости процессов фотосинтеза или потребления кислорода при дыхании, которые с определенной точностью известны для очень многих биологических видов... Вполне возможно, что при создании лабораторных сообществ из нескольких видов взаимовлияние численностей этих видов на скорости их роста также будет характеризоваться какими-то величинами, которые не слишком сильно колеблются от опыта к опыту и в этом смысле *могут играть роль экологических констант*, насколько константы в биологии вообще возможны. Речь идет, естественно, о таких константах, которые не сильно зависят от самих плотностей изучаемых видов в среде, а по-



**Гиляров  
Алексей  
Меркурьевич**  
(г.р. 1943) –  
отечественный  
гидробиолог,  
эколог.

скольку эти плотности в течение роста сообщества могут меняться сильно, то нам, собственно, принципиально ничего и не остается, кроме коэффициентов в тех или иных уравнениях для скоростей роста (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Тутубалин и др., 1999, с. 166-167]. Аналогично видит эту проблему и **А.М. Гиляров** [1998а, с. 97-98]: «Экосистемный подход



можно также назвать "номотетическим", в том смысле, что он стремится выявить количественно формулируемые "законы" (и соответствующие числовые "константы"), характеризующие трансформацию вещества и энергии в экосистемах... Надо сказать, что все эти величины могут изменяться в довольно широких пределах *и поэтому никакими константами, строго говоря, не являются*. В качестве "констант" они выступают лишь в расчетах исследователей, стремящихся построить количественные схемы потоков вещества и энергии в экосистемах, причем результаты этих расчетов могут трактоваться только как "принципиально возможные". Другие величины, как правило, отражающие фундаментальные особенности физиологии и биохимии организмов, более постоянны. Например, у животных *зависимость интенсивности обмена от массы тела* описывается степенной функцией с показателем степени 0,75. Соответственно, зная количество и размерный состав животного населения на какой-то территории или акватории, можно рассчитать количество расходуемой ими энергии (или же эквивалентное количество потребленного кислорода; *выделено мной. – Г.Р.*)».

Понятие «энергетической эквивалентности» [Damuth, 1981] подразумевает, что произведение индивидуального энергопотребления на плотность численности не зависит от массы тела. Было показано [Damuth, 1981], что плотность численности видов млекопитающих меняется как масса тела в степени  $-0,75$ . Только в том случае, когда индивидуальное энергопотребление (метаболизм) растет как масса в степени  $+0,75$ , возникает энергетическая эквивалентность видов разного размера. В конце прошлого века усилиями **Д. Веста**, **Д. Брауна** и **Б. Энквиста** [West et al., 1997, 1999, 2001, 2003, 2004 и др.] была предложена еще одна теория, которая давала объяснение тому фак-



**Вест Джеффри**  
(Geoffrey West;  
г.р. 1941) –  
американский физик.



**Браун Джеймс**  
(James Hemphill Brown;  
г.р. 1942) –  
американский эколог.

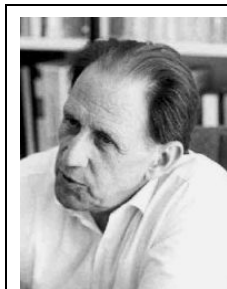


**Энквист Брайан**  
(Brian Joseph Enquist;  
г.р. 1969) –  
американский эколог.

ту, что скорость метаболических процессов эквивалентна массе в степени  $+0,75$ , и которая основывалась на структуре биологических сетей распределения (кровеносная система у позвоночных и ксилема у растений). Еще одно

допущение этой теории состояло в том, что скорость метаболических процессов считалась эквивалентной скорости, с которой эти сети доставляют ресурсы из «мест добычи» (например, из легких или корней) к «месту потребления» (например, к клеткам).

В процессе эволюции минимизируется время и энергия, необходимые для доставки веществ; также предполагалось, что хотя организмы и могут сильно различаться в размерах, конечные элементы распределительной сети – такие, как кровяные капилляры или жилки листа – по размерам вполне сравнимы. Критика этой теории не заставила себя долго ждать (см., например, [Dodds et al., 2001; Kozlowski, Konarzewski, 2004; Glazier, 2005 и др.]). За де-



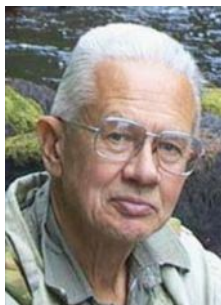
**Маргалеп  
Рамон**  
(Margalef  
[i López]  
Ramón;  
1919-2004) –  
испанский  
гидробиолог,  
эколог.

сять лет до этих работ, **Р. Маргалеп** [1992, с. 43] предположил, что «даже при самом поверхностном взгляде очевидно неизбежное воздействие природы физического мира на пути эволюции. Различия между эмпирически полученными показателями степени и степенями, ожидаемыми от комбинации соответствующих физических размерностей, можно преодолеть

путем введения фрактальных размерностей – отношений отдельных величин, отражающих прежде всего складчатость и изменчивость поверхностей, включенных в физиологический обмен».



**Макар'ева Анастасия  
Михайловна** (г.р. 1973) –  
отечественный физик,  
биофизик, эколог.



**Горшков Виктор  
Георгиевич** (г.р. 1935) –  
отечественный физик,  
биофизик, эколог.

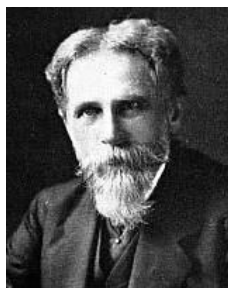


**Полищук Леонард  
Владимирович**  
(г.р. 1956) –  
отечественный эколог.

Интересна и показательна в этом отношении дискуссия, которая развернулась в Интернете на сайте <http://elementy.ru> [У фитопланктона соотношение..., 2006] между **А.М. Макар'евой** и **В.Г. Горшковым**, с одной стороны, и **Л.В. Полищуком** – с другой. Последний отстаивает [Л. Полищук, 2006], ставшие уже традиционными для биологов (см., например, краткое

«историческое эссе» по этой проблеме А.М. Гилярова<sup>8</sup> в рамках этой же дискуссии и более современные работы [West et al., 1997, 1999, 2001, 2003, 2004; Gillooly et al., 2001, 2002, 2005; Savage et al., 2004; Brown et al., 2005; Meehan, 2006 и др.], представления по поводу степенной зависимости темпа потребления кислорода от массы тела организмов (показатель степени  $+0,75$ ) и численности популяции от массы тела организмов (показатель степени  $-0,75$ ; вот они – *экологические константы!*). Следует подчеркнуть, что Полищук абсолютно четко понимает случайную природу такого рода зависимости: «Экология – не физика и в ней, к сожалению или к счастью (о вкусах не спорят!), нет мировых констант. Но нечто похожее на константы все-таки есть. Обычным примером таких *слабых констант* являются показатели степени при массе тела в разнообразных зависимостях от массы. Эти зависимости могут быть самыми разными – не только обмен и численность, но и частота сокращений сердца, продолжительность развития до половой зрелости, скорость роста численности – список можно продолжить. И в очень многих из них обнаруживаются показатели степени, примерно равные или группирующиеся вокруг  $+1/4$  или  $+3/4$ . Что означают эти мои постоянные оговорки – "примерно равные", "похожие на константы"? Экологические константы имеют вероятностную природу» [У фитопланктона соотношение..., 2006; выделено

<sup>8</sup> «Господа! Представление о том, что показатель степени в уравнении, которое связывает интенсивность метаболизма и массу тела, равен  $3/4$ , а не  $2/3$ , как то на рубеже XIX и XX веков предполагал **М. Рубнер** (правило соотношения поверхности и объема), восходит к эмпирическим работам **М. Клейбера** [Kleiber, 1932], **Г.Г. Винберга** [1950, 1976] (работа по дыханию ракообразных), сводной статьи **А. Хеммингсена** [Hemmingsen, 1960; **Хеммингсен Аксель** (*Axel M. Hemmingsen*; 1900-1978) – датский зоолог, орнитолог. – Г.П.] и ряду других публикаций. Я назвал только некоторые по памяти. У Винберга показатель был  $0,8$ , но потом он согласился, что значимого отличия от  $0,75$  не было. Существенно, что четкая зависимость и величина около  $0,75$  получается только тогда, когда рассмотрена не просто большая совокупность данных, а есть и большой диапазон значений массы. Млекопитающие и ракообразные как раз и представляют собой "идеальные" группы в этом отношении» [У фитопланктона соотношение..., 2006].



**Рубнер Макс** (Max Rubner; 1854-1932) – немецкий физиолог, гигиенист.



**Клейбер Макс** (Max Kleiber; 1893-1976) – швейцарский зоолог, физиолог животных.



**Винберг Георгий Георгиевич** (1905-1987) – отечественный гидробиолог; чл.-корр. АН СССР.

мног. – Г.Р.]. Иными словами, величина 0,75 является математическим ожиданием («средней величиной») для соответствующей выборки) некоего вероятностного распределения величины показателя степени в аллометрических уравнениях. Следует подчеркнуть и тот факт, что коэффициент  $b$  в зависимости метаболизма от массы тела, в свою очередь, может быть, например, случайной функцией температуры тела организма [Gillooly et al., 2001, 2002; Loeuille, Loreau, 2006; Meehan, 2006; Pennington, Meehan, 2007 и др.], и тогда он будет определяться с учетом закона распределения этой функции.

А.М. Макарьева и В.Г. Горшков, напротив, со ссылками на ряд последних публикаций [Dodds et al., 2001; Savage et al., 2004; Glazier, 2005; Makarieva et al., 2005; Chauvi-Berlinck, 2006 и др.], указывают на отсутствие универсальности этого параметра: «Одновременно с публикациями по теоретическому опровержению работ группы Брауна и Веста на больших объемах данных были проведены исследования степенного показателя  $b$  в зависимости метаболизма от массы тела. Эти исследования опровергают какое-либо доминирование степенного показателя  $3/4$  для метаболизма» [У фитопланктона соотношение..., 2006]. При этом Макарьева и Горшков приводят интересную табличку, построенную по результатам оценки коэффициента  $b$  для разных групп организмов и демонстрирующую, по их мнению, отсутствие степенной зависимости темпа потребления кислорода от массы тела организмов с показателем степени  $+0,75$ :

	$b$	
Птицы:	0,66	(398 видов)
Млекопитающие:	0,71	(626 видов)
Рыбы:	0,80	(69 видов)
Насекомые:	0,82	(402 вида)
Бактерии:	1,00	(53 вида)
Высшие растения:	1,00	(46 видов)

Однако, статистика «умеет много гитик», – средневзвешенная величина  $b$  (см. главу 9, раздел 4), которую легко подсчитать по всем приведенным в табличке группам организмов, равна 0,747... Естественно (здесь следует согласиться с Макарьевой и Горшковым), оценка «статистического распределения степенных показателей в зависимости метаболизма от массы лишена смысла в той же мере, в какой лишена смысла средняя температура пациентов больницы». Более того, они указывают на еще одну работу [Vokma, 2004], в которой, основываясь на статистике 3572 измерений 112 видов рыб, было показано, что степенной показать  $b$  в зависимости метаболизма от массы тела у исследованных видов меняется от  $-0,8(!)$  до 2, причем, всё-таки, среднее значение для всех видов – 0,715 (правда, достоверно отличается и от  $2/3$ , и от  $3/4$ ). Этот пример имеет больше оснований на существование в каче-

стве «доказательной базы» в данной дискуссии, так как он демонстрирует разброс в оценке коэффициента  $b$  для «более однородной» группы организмов (хотя, размерная структура организмов группы «рыбы вообще» также различается на порядки).

Каков же «сухой остаток» этой дискуссии? С одной стороны, имеет место феномен степенной зависимости обменных процессов от массы тела для большой группы организмов; причем, показатель  $b$  в этой зависимости меняется в широких пределах, но «в среднем» близок к 0,7-0,8. Построен ряд моделей, объясняющих этот феномен (назову еще и модели на основе фрактальной геометрии [West et al., 1999; Chaui-Berlinck, 2006; Savage et al., 2007]). С другой, ошибочность многих из этих моделей для теоретической поддержки *метаболического «закона 3/4»* показана в целом ряде работ [Dodds et al., 2001; Kozłowski, Konarzewski, 2004; Makarieva et al., 2005; Chaui-Berlinck, 2006; Makela, Valentine, 2006 и др.]. Как я уже заметил выше,  $b$ , в свою очередь, может быть случайной функцией температуры тела организма [Маргалев, 1992; Loeuille, Loreau, 2006; Meehan, 2006; Pennington, Meehan, 2007 и др.] или зависеть от других факторов [B.-L. Li et al., 2008]. Предлагаются (и тут же критикуются) и другие теории, объясняющие такого рода степенную зависимость – «Проблема коренится не в неверно выбранном показателе для расчетов, а в самом подходе. Не нужно тратить силы, определяя, с каким показателем степени продуктивность экосистем связана с массой тела — экосистемы состоят из тел, отличающихся на много порядков. Как убедительно Ян Козловский критикует гипотезу Брауна! Но предположение Козловского, что скорость метаболизма определяется длиной ДНК (см. [Kozłowski et al., 2003]. – Г.Р.), ничуть не лучше. Автор этих строк немало сил потратил на поиск различий между диплоидными и тетраплоидными зелеными жабами. По длине ДНК они отличаются в два раза, а внешние проявления этого фактора исчезающе тонки и нестабильны» [Шабанов, 2005]. Наконец, назову еще одно исследование [Коростышевский, Эппель, 1979], в котором степенная связь между параметрами аллометрического роста объясняется их зависимостью от единого управляющего центра. При этом, основной обмен измеряется как потребление кислорода в единицу времени в «оптимальных» условиях (эта величина пропорциональна количеству митохондрий –  $y$ ), а вес организма пропорционален количеству составляющих его клеток ( $x$ ). Тогда коэффициент  $b$  в уравнении  $y = ax^b$  интерпретируется как «отношение чувствительности подсистем "x" и "y" к управлению, а константа  $a$  зависит от начальных условий, т.е. соотношения подсистем к моменту формирования структуры управления в онтогенезе» [Коростышевский, Эппель, 1979, с. 939]). В этом контексте получает весьма легкое объяснение факт того, что коэффициент  $b$  удивительно близок у разных типов организмов животных: «величина

*b* зависит от отношения чувствительностей подсистем к управлению, которое в данном случае связано со структурными свойствами не организма в целом, а свойствами клеток и митохондрий. Поэтому коэффициент *b* оказался стабильным в ходе эволюционного процесса. Что касается коэффициента *a*, то, поскольку закладка управляющего центра в ходе эмбриогенеза у различных типов происходит на разных стадиях (при разном соотношении между численностью клеток и митохондрий), нет ничего удивительного в том, что этот коэффициент варьирует у разных типов животных» [Коростышевский, Эппель, 1979, с. 940].

Думаю, однако, что только на том основании, что некоторые ученые показали неадекватность точного значения этой «константы» некоторым организмам, по-видимому, нельзя согласиться с А.М. Макарьевой и В.Г. Горшковым в том, что «в отсутствие универсальности степенного показателя для метаболизма, никакие данные о плотности численности не могут свидетельствовать о наличии или отсутствии "энергетической эквивалентности"... Выхватывание из этой общей картины научно скомпрометированных положений двадцатилетней давности для представления их на научно-популярном сайте является, с нашей точки зрения, контрпродуктивным... Принимая во внимание все имеющиеся на сегодняшний день результаты, обсуждения аллометрии на уровне  $3/4$ ,  $-3/4$  и энергетическая эквивалентность" действительно дезинформируют читателя, отбрасывая его на десятилетия назад».

Исходя из представлений о существенном влиянии случайных факторов на показатели метаболизма различных организмов, мне ближе, всё-таки, позиция Л.В. Полищука, который заканчивает свою часть дискуссии несколько переиначенным высказыванием из одной из наиболее часто цитируемых сводок по зависимостям от массы тела [Peters 1983]: «Может быть, пора уже принять, что  $3/4$  или близкая к  $3/4$  величина (которую с учетом ошибки невозможно отличить от  $3/4$ ) является модальным значением для вероятностных распределений показателя степени во многих зависимостях от массы тела – и *начать изучать характеристики этих распределений* и порождающие их причины?» (выделено мной. – Г.Р.). Иными словами, «поиски теоретического объяснения и закона скорости метаболизма, если такой закон существует вообще, остаются открытыми» [Chauvi-Berlinck, 2006, p. 3052].

Если придерживаться точки зрения о том, что любая «экологическая константа» вероятна по своей природе (по В.Д. Федорову определяется «приблизительно», «в среднем» или по Л.В. Полищуку «похожа на константу») и её значение, скорее всего, должно быть задано интервально с некоторой статистической ошибкой, то такими константами в экологии могут считаться (без учета значимости в их порядке), например:

- «коэффициент экологической эффективности **Станчинского–Линдемана**» (10%; [Станчинский, 1931; Lindeman, 1942<sup>9</sup>]);

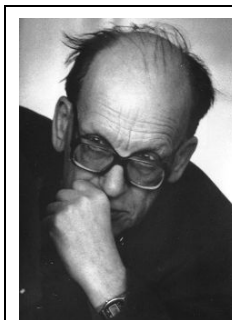


**Станчинский Владимир Владимирович** (1882-1942) – отечественный зоолог, орнитолог, эколог.

**Линдеман Рой** (Raymond [Ray] Laurel indeman; 1915-1942) – американский гидробиолог, эколог.



- «показатель критического уровня развития природных систем **Жирмунского–Кузьмина**» ( $e^e = 7,3885\dots$ ; [Жирмунский и др., 1981; Жирмунский, Кузьмин, 1983, 1990; Zhirmunsky, Kuzmin, 1988]; «В книге А.В. Жирмунского и В.И. Кузьмина есть упоминание имени **Б. Мандельброта**, ссылки на статью **Р. Тома**, работы **А.А. Андропова**, книгу **Т. Постона** и **Н. Стюарта** по теории катастроф и работу **М. Фейгенбаума** об универсальном поведении нелинейных систем. Однако самоубийственность, смелость и некоторое легкомыслие увлекли АВ и его соавтора по собственной "нелинейной" траектории, лежащей вне ставших теперь классическими теоретических обобщений Тома, Мандельброта, Фейгенбаума (называем лишь авторов, идейно наиболее близких). К примеру, при рассмотрении динамики роста популяций в стороне остались важнейшие результаты, уже полученные к тому времени **А.П. Шапиро**, **Р. Мэем** и **М. Фейгенбаумом**» [Исаева, Касьянов, 2005, с. 7]);



**Жирмунский Алексей Викторович** (1921-2000) – отечественный гидробиолог, эколог; академик АН СССР и РАН.

**Кузьмин Виктор Иванович** (г.р. ? ) – отечественный математик.

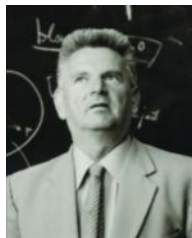


<sup>9</sup> Можно указать на определенную «связь времён»: имеется работа [R. Williams, 1971], в которой на данных Линдемана построена уже имитационная модель гидросистемы Cedar Bog Lake в штате Миннесота.





**Мандельброт  
Бенуа** (Benoit B.  
Mandelbrot;  
1924-2010) –  
французский  
математик.



**Том Рене  
Фредерик** (René  
Frédéric Thom;  
1923-2002) –  
французский  
математик,  
философ.



**Андронов  
Александр  
Александрович**  
(1901-1952) –  
отечественный  
физик-теоретик,  
математик;  
академик  
АН СССР.



**Постон Тим**  
(Tim Poston;  
г.р. 1945) –  
британский  
математик.



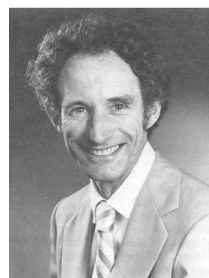
**Стюарт Иэн**  
(Ian Nicholas  
Stewart;  
г.р. 1945) –  
британский  
математик.



**Фейгенбаум  
Митчелл**  
(Mitchell Jay  
Feigenbaum;  
г.р. 1944) –  
американский  
математик, физик.



**Шапиро  
Александр  
Павлович**  
(1932-1987) –  
отечественный  
математик,  
эколог.



**Мэй Роберт** (Sir  
Robert McCredie,  
Lord May of Oxford;  
г.р. 1936) –  
британский  
математик,  
биофизик, эколог.

- константы Фейгенбаума (хаотизация поведения большого числа нелинейных систем [в частности, для логистического разностного уравнения; подробнее см. главу 5, раздел 2] количественно описывается универсальными числами  $\delta = 4,669201609\dots$  и  $\alpha = 2,502907875\dots$ ); вообще-то, эти два числа совершенно справедливо претендуют на ранг мировых констант;
- «отношение Редфилда» («Redfield Ratio» или «Redfield–Richards Ratio»; соотношение в океаническом планктоне числа атомов углерода, азота и фосфора, оцениваемое как  $106 : 16 : 1$ ; это соотношение для зоопланктона выдерживается гораздо более строго, чем для фитопланктона [Redfield, 1934; Redfield et al., 1963]);





**Рэдфилд Альфред**  
(Alfred Clarence Redfield; 1890-1983) – американский океанограф, гидрохимик.



**Престон Фрэнк**  
(Frank W. Preston; 1896-1989) – британский зоолог, орнитолог, эколог.



**Мальшев Леонид Иванович**  
(г.р. 1931) – отечественный ботаник.

- «закон степени  $-3/2$ » (средний вес растения изменяется в зависимости от плотности растений на некоторой территории как степень  $-3/2$  [Yoda et al., 1963, p. 107; Уиттекер, 1980, с. 83-84; Христофорова, 1999, с. 216]);
- «коэффициент Горшкова» (изменение энергетики природной системы на 1%, как правило, выводит природную систему из равновесного [квазистационарного] состояния [Горшков, 1980, 1985, 1988; Gorshkov et al., 2000]);
- «показатель **Престона**  $z = 0,27$ » (показатель сходства из уравнения Престона, при котором флоры статистически однородны [Preston, 1962; Мальшев, 1973, 1975; А. Иванова и др., 2006; Савенко, 2009]); одним из активных популяризаторов этого показателя является **Л.И. Мальшев** [1975, с. 1541]: «для определения флористического различия, оцениваемого экспонентов  $z$ , можно использовать каноническое уравнение Престона, которое основано на прямом учете количества общих и специфических таксонов... Большое значение имеет установленная Престоном теоретическим путем критическая, или пороговая, величина  $z$  около 0,27 (или 0,265 для флор с количеством видов более 10 тыс.). При различии выше 0,27 сравниваемые флоры являются изолятами»;
- «показатель Л. Полищука – годовая плодовитость вида млекопитающих для включения в "Красную книгу"  $L = 2,9$  самок/год и меньше» (чем меньше плодовитость, тем выше вероятность оказаться под угрозой вымирания, т. е. вероятность попасть в "Красную книгу"; годовая плодовитость ниже 2,9 самок/год является критической [Polishchuk, 2002; Л. Полищук, 2003]);

- «показатель сложности системы **Макдональда**<sup>10</sup> – **Пыха**  $IC \approx 2$ » [MacDonald, 1979, Пых, 1983]; этот индекс, в какой-то степени, инвариантен для естественных экосистем, что позволяет предположить, что в процессе эволюции в экосистемах сложилось вполне определенное соотношение связей между популяциями;
- «постоянная давления живого вещества на окружающую среду в биосфере Вернадского» [Vernadsky, 1925; Вернадский, 2001, с. 39-57]; рассмотрим эту константу несколько подробнее.

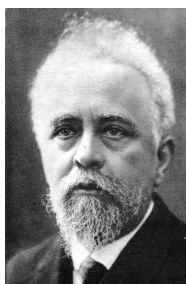


**Пых Юрий Александрович**  
(г.р. 1944) –  
отечественный  
математик,  
биофизик,  
эколог.

12 июня 1925 г. Вернадский в письме **Б.Л. Личкову** отметил, что «сдал в "Compte Rendu" здешней Академии небольшую заметку о давлении живого вещества в биосфере. Что-то она задержалась печатанием, по-видимому, её находят необычно странной – я знаю, что её читали некоторые академики: должно быть, ищут ошибки. Мне удалось найти законности, позволяющие измерить это давление, константу  $\alpha$ , как я её называю, живого вещества. Я думаю, что это одно из завершений моей жизненной работы – не знаю, будет ли оно понято современниками» [Вернадский, 1979, с. 34-35]. А через три дня в своем дневнике он записал: «Мысль очень углубляется в вопрос давления живого вещества – всячески проверял ход работы мысли над константой  $\alpha$ . Сегодня, если **Перрен** вернул её **Лакруа**, – моя статья в



**Личков Борис Леонидович**  
(1888-1966) –  
отечественный  
геолог,  
гидрогеолог.



**Перрен Жан Батист**  
(Jean Baptiste Perrin;  
1870-1942) –  
французский физик,  
лауреат Нобелевской  
премии (1926 г.).



**Лакруа Альфред**  
(Antoine François Alfred  
Lacroix; 1863-1948) –  
французский геолог;  
чл.-корр. Императорской  
Санкт-Петербургской, РАН,  
почетный член АН СССР.

<sup>10</sup> **Макдональд Норман** (Norman MacDonald; г.р. 1934) – британский биофизик, математик.

«C[ompte] R[endu]» появится через неделю. Задержка в непонимании моей работы, или же в моей, мной не сознаваемой ошибке. Проверая шаг за шагом достигнутое – думаю, что я подошел к большому обобщению. В истории науки <важны> оба случая: и заблуждение исследователя, и непонимание современников. Мне кажется, я впервые ввожу численные механические приемы в новую, до сих пор не охваченную ими область природы. Это самое крупное достижение моей жизни. Чем больше я пытаюсь проверять, тем больше утверждаюсь в этом сознании» [Вернадский, 1998, с. 184]. Вскоре появилась трехстраничная заметка [Vernadsky, 1925], в которой и была введена в научный обиход *постоянная давления живого вещества на окружающую среду в биосфере*.

В дальнейшем, эти представления были обобщены Вернадским [1926a,б; 1927; 1992, 2001], что позволило ему оценить роль числа и меры в строении биосферы: «Число царит здесь так же, как оно царит в движении небесных светил, и начинает нам выявляться в мире сложных систем атомов и их сочетаний. Движение живых веществ по поверхности планеты благодаря размножению – перенос на ней ими выработанной энергии – так же неизменны, так же определены и так же могут быть вычислены, как движение небесных тел. Они так же могут быть предвидены. Яркая, вечно изменчивая, полная красок, случайностей, неподдающаяся нашему чувству разнообразия живая природа, в сущности, построена *на мере и на числе*. Она согласована в своих тончайших проявлениях и по существу является частью единого стройного целого, единой структуры – *организованности*. Вес, размеры, количество потомства, быстрота его воспроизведения численно обусловлены размерами планеты и её газовым веществом. А в связи с этим отражение живого в химических процессах Земли, в составе и характере атмосферы является их поддающимся исчислению и предвидению результатом. Планета и организм численно связаны (*выделено автором. – Г.Р.*)» [Вернадский, 1992, с. 99].

«Растекание жизни – движение, выражающееся во всюдности жизни – есть проявление её внутренней энергии, производимой ею химической работы... Эта энергия проявляется в работе, производимой жизнью, в переносе химических элементов и в создании из них новых тел. Я буду называть её геохимической энергией жизни в биосфере. Это движение живых организмов путем размножения, совершающееся с удивительной и неизменной математической правильностью, идет в биосфере непрерывно и является характернейшей и важнейшей по своим эффектам чертой её механизма» [Вернадский, 2001, с. 40].

В основе этой величины (постоянная давления живого вещества на окружающую среду в биосфере), «всегда отличной для всякого вида или расы, сказываются, с одной стороны, характер механизма размножения, а с дру-

гой стороны, те пределы возможному размножению, которые кладутся размерами и свойствами планеты» [Вернадский, 2001, с. 46]:

- вся поверхность биосферы –  $5,10065 \cdot 10^8 \text{ км}^2$ ;
- земной экватор – 40 075 721 м;
- скорость звука в воздухе – 331 м/с = 33 100 см/с; скорость звука в воде – 1485 м/с = 148 500 см/с;
- минимальный размер морских бактерий почти шаровой формы –  $10^{-12} \text{ см}^3$ ;
- скорость деления этих бактерий – около 63 делений каждой клетки в сутки<sup>11</sup> («процесс деления неизбежно происходит таким темпом, если бактерия живет в условиях жизни, этому благоприятных, прежде всего, если температура среды это позволяет» [Вернадский, 2001, с. 44]).

«Если бы в этом "вселенском море" ("Панталасса", от греч. *παν* – весь и *Θάλασσα* – море; гипотетический океан, который по определению Э. Зюсса, покрывал не три четверти земной поверхности, а всю планету. – Г.Р.) температура была благоприятна для их жизни и если бы в нем не было препятствий их размножению, шаровая бактерия, в  $10^{-12} \text{ см}^3$  объемом, в 1,47 суток – меньше чем в полутора суток – образовала бы в этом море сплошную



**Зюсс Эдуард**  
(Eduard Suess;  
1831-1914) –  
австрийский геолог,  
общественный  
деятель; иностранный  
почетный член  
Императорской  
Санкт-Петербургской  
АН и РАН.

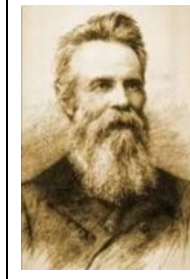
пленку в  $5,10065 \cdot 10^8 \text{ км}^2$ ) [Вернадский, 2001, с. 45]. Если изобразить геохимическую энергию этих процессов в виде её передвижения на земной поверхности со скоростью растекания пропорциональной скорости размножения вида, то «бактерия Фишера, размером в  $10^{-12} \text{ см}^3$ ,

при образовании пленки во "вселенском море" Э. Зюсса развила бы энергию, скорость продвижения которой по земному диаметру была бы равна около 33 100 см/с» [Вернадский, 2001, с. 46], т. е. равна скорости звука в воздухе и, всего чуть более, чем в четыре раза, меньше скорости звука в воде... «Ясно, что количество бактерий путем размножения никогда не может достигнуть в  $1 \text{ см}^3$  той величины, которая определяет в нем количество газовых молекул, т. е.  $2,706 \cdot 10^{19}$  (число **Люшмидта**). Газовых молекул в  $1 \text{ см}^3$ , заполненном

<sup>11</sup> После возвращения в Россию в 1926 г. В.И. Вернадский узнал об открытии еще меньших (на порядок), чем бактерии, организмов – бактериофагов, скорость размножения которых почти в два раза выше, чем у бактерий – 100-120 делений каждой клетки в сутки. И если скорость передачи жизни у бактерий равна скорости звука, то бактериофаги размножаются «со скоростью взрыва» [Вернадский, 1927, с. 443; Аксёнов, 2006].

водой, будет во много раз меньше. Мы видим здесь предел размножению ставящийся явлениями дыхания, свойствами газообразного состояния материи» [Вернадский, 2001, с. 44]. И еще одна цитата из работы В.И. Вернадского [2001, с. 56]: «*В мире организмов в биосфере идет жесточайшая борьба за существование – не только за пищу, но и за нужный газ, и эта последняя борьба более основная, так как она нормирует размножение (выделено автором. – Г.Р.).* Дыханием определяется максимальная возможная геохимическая энергия жизни на гектар».

«Скорость  $V$ , равная 33 100 см/с, может быть рассматриваема как [максимально предельная. – Г.Р.] скорость передачи жизни, геохимической энергии, вокруг земного шара; она равна средней скорости вращения вокруг него бактерии путем размножения... Скорость передачи жизни, по наибольшему расстоянию, ей доступному, величина  $V$ , будет той характерной для каждого однородного живого вещества постоянной, которой мы будем пользоваться для выражения геохимической энергии жизни [Вернадский, 2001, с. 46]. «Конечно, в действительности ни один организм не дает таких количеств. Однако перемещения таких масс в биосфере силой размножения даже в течение одного года отнюдь не являются фантастическими, и даже в действительности они малы. Эти числа не ирреальны. Мы действительно наблюдаем проявления жизни, им отвечающие, в окружающей нас природе... Перед нами динамическое равновесие. Оно поддерживается трудно охватываемым мыслью количеством вещества. Очевидно, что даже в сутки создаются и разрушаются смертью, рождением, метаболизмом, ростом колоссальные массы живого вещества. Кто может измерить количества вечно создающихся и вечно гибнущих неделимых? Это задача еще более трудного порядка, чем исчисление песчинок моря – задача **Архимеда**<sup>12</sup>» [Вернадский, 2001, с. 57].



**Лошмидт**  
**Йоганн Йозеф**  
(Johann Josef  
Loschmidt;  
1821-1895) –  
австрийский  
физик,  
химик.



**Архимед**  
**из Сиракуз**  
(Αρχιμήδης;  
287-212 г.  
до н.э.) –  
древнегреческий  
математик,  
физик,  
механик,  
инженер.

<sup>12</sup> Архимед написал труд "Псаммит" (др.-греч. *Ψαμίτης* или "Исчисление песчинок"), в котором он пытается определить верхнюю грань числа песчинок, которые занимает в своём объёме Вселенная (по представлениям того времени); его оценка – не более  $10^{63}$  песчинок (для сравнения – современная оценка числа элементарных частиц в известной нам части Вселенной – от  $10^{79}$  до  $10^{81}$ ).

Все эти экологические константы «на самом деле отражают единообразие физиологической и биохимической организации жизни. Более того, сам экосистемный подход возможен только благодаря тому, что число основных функций, осуществляемых организмами (иначе говоря, число "биогеохимических ролей"), очень невелико по сравнению с колоссальным разнообразием форм, свойственных органическому миру. Например, результаты процесса фотосинтеза – в принципе одни и те же у самых разных растений. Соответственно, результаты эти можно *суммировать* и получить интегральную оценку активности *всего сообщества сразу* – неважно, будь то массив леса или фитопланктон пруда» (*выделено мной. – Г.П.; [Гиляров, 1998а, с. 98]*). Последнее предложение этой цитаты – очень сильное утверждение, которое справедливо лишь для простых (аддитивных) свойств сложных систем (см. главу 1, раздел 4), что требует специального рассмотрения и доказательства.

Сегодня, к сожалению, очень часто само понятие «экологическая константа» используется в качестве своего рода «образа» или «штампа», без всякого конкретного содержания (например, «экологическая константа современной культуры» [Монастырская, 2008], «экологическая константа нашей духовности» [Рахматуллина, 2000] или «экологическая константа фармацевтического дискурса» [Бурова, 2008]) или в весьма общем и также малосодержательном смысле (например, в таких философских контекстах: «"Технико-экономическая" среда также не дает возможностей воспроизводства материальных потребностей индивида, а мегалитический масштаб технических систем нарушает экологические константы планеты, техническая среда теряет свою "мерность" соответствия человеческой природе, в силу чего происходит деструкция антропотелесного канона, удаление даже от "медико-биологической" нормы» [Мироненко, 2007, с. 113] или «В нем (*доклад Римскому клубу [Meadows et al., 1972]; см. главу 3, раздел 3. – Г.П.*) был прямо поставлен вопрос о пределах роста современной техногенной цивилизации, хотя последующие десятилетия и показали, что её границы реально проявились все-таки не столько в связи с истощением сырьевых ресурсов, сколько в области *экологических констант, то есть ограниченных хозяйственных возможностей биосферы (выделено мной. – Г.П.)*» [Неклесса, 1999, с. 29]).

В этом контексте (экологических констант) нельзя не рассмотреть и некоторые проблемы, связанные с системой санитарно-гигиенических нормативов (предельно допустимые концентрации, ПДК). Под ПДК понимается такая концентрация химических элементов и их соединений в окружающей среде, которая при повседневном влиянии в течение длительного времени на организм человека **не вызывает** патологических изменений или заболеваний, устанавливаемых современными методами исследований в любые сроки жизни настоящего и последующего поколений [<http://ru.wikipedia.org/wiki/>

%CF%С4%СА]. ПДК устанавливаются на основании экспериментальных данных о токсичности и иных приводящих обстоятельств и из расчёта, что существует некое предельное значение вредного фактора (экологическая константа), ниже которого пребывание в данной зоне (или, например, использование продукта) совершенно безопасно. Надо заметить, что достаточно четкая система санитарно-гигиенического регламентирования потенциального загрязнения (историю становления этой системы, например, для контроля загрязнения водных объектов см.: [Селезнева, 2007, с. 62-65]) обеспечивала до недавнего времени своевременное оформление прав для использования *новых веществ* – потенциальных загрязнителей природной среды на территории России. Очень важный момент: система ПДК сегодня, практически, безальтернативна для оценки токсикологичности именно *новых веществ*, которые уже в миллионных количествах произведены и будут производиться человечеством. А вот для сравнительно небольшого числа веществ двойного генезиса (природных и антропогенных: органическое вещество, соли некоторых «активных» тяжелых металлов и пр.) эта система оказывается некорректной.

Среди экологов (прежде всего, разработчиков санитарно-гигиенических нормативов) достаточно давно идет дискуссия по проблеме «региональных экологических норм» (РегПДК): действительно, коль скоро существуют региональные различия и вариации, например, химического состава природных вод (природно-географические, климатические, сезонные, разные антропогенные условия формирования качества вод водных объектов), «покрыть» территорию такой большой страны как Россия одним значением ПДК – не реально. Определение РегПДК возможно разными способами [Израэль, 1984; Патин, 1991, 2011; Левич и др., 2004; Селезнева, 2007; Селезнева, Селезнев, 2008 и пр.] и здесь я не буду обсуждать преимущества того или иного подхода. Замечу только, что единственный в стране утвержденный еще в 1994 г. РегПДК определен для бора (в составе бората кальция) для р. Рудной (Приморский край):  $\text{РегПДК}_B = 2,67 \text{ мг/л}$ . И здесь сразу возникает вопрос: если следовать логике этого определения, то надо признать, например, что концентрация «бора» в воде,  $2,67 \text{ мг/л}$  еще «безвредна», а концентрация того же «бора»  $2,68 \text{ мг/л}$  – уже «вредна». «Трудно придумать что-нибудь более абсурдное и нелепое. Тем, кто все же склонен всерьез согласиться с изложенной выше "логикой" в отношении ПДК... для всех остальных около 1500 веществ, занесенных в официальный "Перечень ПДК", стоит напомнить, что в природе вообще не существуют какие-либо жестко *фиксированные, дискретные* показатели (выделено автором. – Г.Р.)... Природа достаточно умна и не может позволить себе жестко фиксировать свои параметры и существовать по принципу ГУЛАГа – "шаг влево, шаг вправо..."» [Патин, 2011]. Статисти-

ку никто не отменял, и как ПДК, так и РегПДК должны учитывать ошибку измерений.

Принятие идеологии «региональных ПДК» вполне соответствует мировой практике, показывающей крайнюю необоснованную жесткость требований, предъявляемых к качеству сточных вод российских предприятий. И это при том, что, несмотря на в тысячи раз менее жесткие требования в Европе и в США (табл. 10.1), в последние десятилетия произошло возрождение рек Рейн и Темза в Европе и резкое снижение загрязненности Великих озер в Америке, где уже разрешен промысловый лов рыбы, в нашей стране даже с учетом падения объемов промышленного производства не произошло значимых подвижек в улучшении состояния водных ресурсов [Кудрявцев, Виноградов, URL].

Таблица 10.1

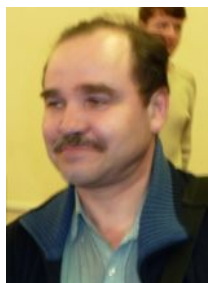
**ПДК тяжелых металлов в стоках, сбрасываемых предприятиями в городскую канализацию, применяемые в различных странах и городах [Кудрявцев, Виноградов, URL]**

Страна, город	Cu <sup>2+</sup>	Zn <sup>2+</sup>	Ni <sup>2+</sup>	Cr <sup>3+</sup>	Fe (общ)
США	2,07	1,48	2,38	-	-
Германия	0,5	2	0,5	-	3
Австрия	0,5	2	0,5	0,5	-
Европейский союз, ЕС	0,5	0,5	0,5	0,5	-
Литва	1	1	0,5	1	-
Беларусь, Минск	1	5	0,44	2,5	3,3
<b>Российская Федерация</b>					
Калуга	0,0026	0,0036	0,012	0,029	1,98
Тула	0,0125	0,06	0,04	0,1	3,0
Казань	0,08	0,066	0,01	0,4	0,6
Орел	0,01	0,08	0,06	3,6	1
Ижевск	0,23	0,21	0,04	1,35	0,4
Москва	0,5	2	0,5	1	3
ПДК питьевой воды	1	5	0,1	0,5	0,3
ПДК для водоемов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования	1	1	0,1	0,5	0,3
ПДК для рыбохозяйственных водоемов	0,001	0,01	0,01	0,07	0,1



Следовательно, дело не в самом снижении ПДК в промышленных стоках, а в различном подходе к сохранению качества окружающей среды. В большинстве индустриально развитых стран предприятию-водопользователю установлены такие нормативы качества сточных вод, которые он *может выполнить* на имеющихся сооружениях очистки стоков, причем эти нормативы для всех сооружений определенных типов и мощности – единые. Следовательно, установленные нормативы вполне достижимы и направлены на то, чтобы заставить всех (без исключения) водопользователей не превышать установленные нормы и нести ответственность за их нарушения. Кроме того, при реализации на очистных сооружениях более эффективных технологий очистки предприятие подпадает под действие поощрительных мер и налоговых льгот, что превращает предприятие в лицо, заинтересованное в природоохранных мероприятиях. *Принципиальная невозможность* выполнения нормативных требований к качеству сточных вод в регионах России, даже при реализации самых современных технологий очистки, превращает практически все предприятия в нарушителей природоохранного законодательства (необоснованно жесткие и невыполнимые требования, несправедливые плата за загрязнение, штрафы и санкции ставят предприятия на грань банкротства) и полностью лишает их стимула добиваться улучшения экологической ситуации. Эту объективно-субъективную составляющую нельзя не учитывать при совершенствовании системы санитарно-гигиенического нормирования.

Чтобы совсем «покончить с ПДК», кратко прокомментирую исследования специалистов из Московского университета – **Н.Г. Булгакова**, **А.П. Левича**, **В.Н. Максимова** и их коллег [Левич, Терёхин, 1997; Maximov et al., 1999; Булгаков и др., 2003; 2010; Левич и др., 2004, 2009, 2010а,б и др.] – по разработке *экологически допустимых нормативов (концентраций)*. Алгоритм предлагаемого метода достаточно прост и нагляден.



**Булгаков Николай Гурьевич** (г.р. 1961) – отечественный эколог.

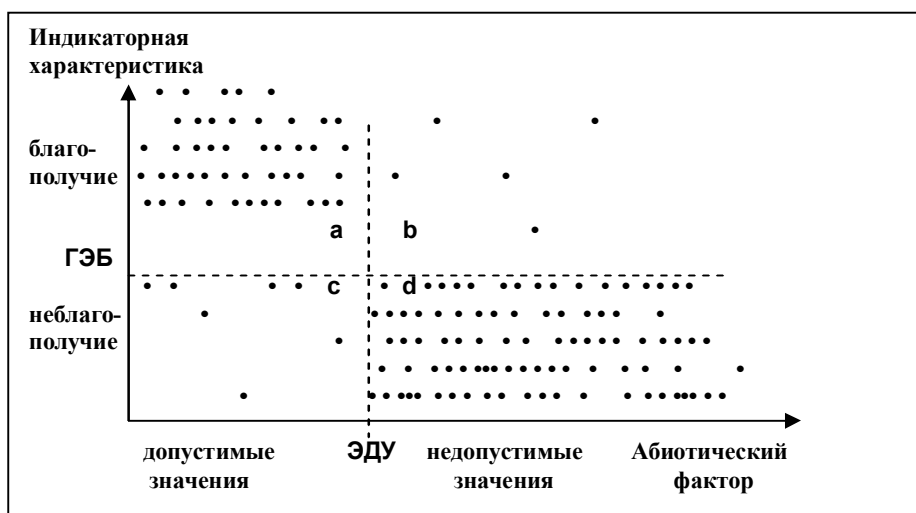


**Левич Александр Петрович** (г.р. 1945) – отечественный биофизик, гидробиолог, эколог.



**Максимов Виктор Николаевич** (1933-2012) – отечественный химик, эколог, математик.

Исходную информацию можно представить в виде диаграммы (см. **рис. 10.1**). Здесь по оси  $x$  отложены значения какого-либо наблюдаемого в ходе мониторинга физико-химического показателя (концентрации веществ, pH и т. д.), а по оси  $y$  – значения индикаторных биологических характеристик (например, биоразнообразии, измеряемое некоторым показателем). Метод сводится к подбору такого разбиения этого множества горизонтальной и вертикальной линиями на области (обозначенные латинскими буквами), чтобы некоторый результирующий критерий точности достигал экстремума. При этом вертикальная линия (ЭДУ – экологически допустимый уровень) на диаграмме разделяет значения фактора на допустимые и недопустимые, горизонтальная (ГЭБ – граница экологического благополучия) – значения индикатора, соответствующие благополучным и неблагополучным состояниям биоты.



**Рис. 10.1** Диаграмма распределения индикаторной характеристики в зависимости от абиотического фактора.

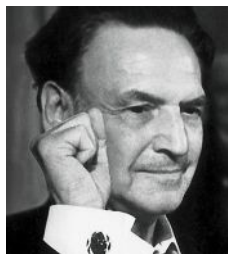
Результирующий критерий точности строится авторами в рамках детерминационного анализа [Чесноков, 1982; Maximov et al., 1999; Максимов и др., 1999, 2000а,б, 2001 и др.; см. главу 2, раздел 3] и, фактически, представляет собой набор индексов на основе «четырёхпольной таблицы».

*Преимущество* этого метода состоит в том, что он полностью индуктивен: осуществляется только подсчет встречаемости благополучных и неблагополучных, допустимых и недопустимых значений характеристик в предыстории природного объекта, т. е. метод работает только с первичными данными мониторинга. Метод не требует от распределений исходных данных, чтобы они удовлетворяли каким-либо статистическим критериям и для

его применения достаточно составить матрицу данных, включающую одно-временные и одномоментные измерения значений индикаторной характеристики и факторов среды. *Недостатки* метода заключаются в том, что он работоспособен только при наличии достаточного набора данных биологического и физико-химического мониторинга (если такие данные отсутствуют, то применение лабораторных нормативов ПДК неизбежно...). Кроме того, метод не позволяет рассчитать границы нормы, если в предыстории не было влияния, приводящего к экологическому неблагополучию (или наоборот – не было благополучных состояний). Еще один «плюс» данного метода – это его широкая апробация (в частности, для анализа качества вод Нижней Волги по разнообразию фитопланктона [Левич и др., 2010б]).

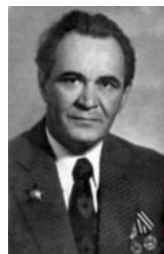
## 2. Система законов

«Закон как теоретический компонент науки представляет собой научное обобщение, кратко и точно выражающее существенные стороны, отношения и связи исследуемых явлений, предметов и систем» [Г. Чернов, 1990, с. 3]. Сущность любой науки состоит в расширении списка законов природы и уточнения границ применимости для каждого из них. С этой точки зрения более конструктивной представляется дефиниция, в основе которой лежит следующая формулировка [Lundberg, 1947; цит. по: <http://sozidanie-lku.narod.ru/sociologia.html>]: «*Закон природы* есть выраженный в словесной или математической символикe комплекс фундаментальных причинно-следственных связей ("если – то, следовательно"), устойчиво проявляющихся при взаимодействии материальных тел, который позволяет предсказывать результаты их повторных взаимодействий. *Система законов природы*, не изменяющихся со временем, и не допускающих исключений, ограничивает неопределенность последствий взаимосвязанных событий, и составляет собой каркас-основу, на которой строится здание любой науки».



**Бартини**  
**Роберто Орос ди**  
(Roberto Oros di Bartini;  
[Роберт  
Людвигович],  
1897-1974) –  
итальянский,  
отечественный  
авиаконструктор,  
физик, философ.

**Кузнецов**  
**Побиск Георгиевич**  
(имя расшифровывается  
как «поколение борцов  
и строителей  
коммунизма»;  
1924-2000) –  
отечественный  
химик, инженер,  
конструктор.



Одним из примеров системы законов в физике может служить таблица **ди Бартини – Кузнецова** (см., например [Бартини, Кузнецов, 1974; П.

Кузнецов, 2008]), в которой система физических величин использует в качестве основных размерных величин только две: длину [L] и время [T]; все остальные физические величины, включая массу, считаются производными от этих двух основных и представляются в виде произведений. Любая физическая величина в этой системе представляется общей формулой  $[L^r T^s]$ , где  $r$  и  $s$  – целые числа (положительные или отрицательные). Таким образом, вся совокупность физических величин, которые можно измерять, представляется бесконечной таблицей целочисленных степеней длины и времени.

Итак, реальная система экологических законов природы [Скворцов, 2004] призвана представить взаимосвязь законов, которые позволяли бы объяснять и предвидеть структуру и динамику экосистем. В этом контексте необходимо обсудить процесс формализации (математизации) такой системы законов.

В процессе познания окружающего мира человечество постоянно использует моделирование и формализацию. При изучении нового объекта сначала обычно строится его описательная (информационная) модель на естественном языке, затем она формализуется, т. е. выражается с использованием формальных языков (математики, логики и др.). Язык математики является совокупностью формальных языков, с помощью которых и осуществляется процесс формализации законов природы. Особую роль в этом процессе играет математический способ мышления.

Мышление – форма отражения, устанавливающего связи и отношения между познаваемыми объектами; мыслить – значит производить операции с использованием формальной логики. «То, что мы называем мыслями... зависит от организации путей в мозге, примерно таким же образом, каким путешествия зависят от дорог и железнодорожных путей» [Рассел, 1996, с. 159]. Операциями мышления являются анализ, синтез, сравнение, классификация, обобщение, конкретизация, абстрагирование и пр. [<http://ru.wikipedia.org/wiki/Мышление>]. Таким образом, математическое мышление имеет своим началом некоторую предметно-содержательную реальность (выявление существенных связей и отношений между объектами), подлежащую мысленному изменению и преобразованию, а его продуктом является новое математическое знание или решение математической задачи. Становление математического мышления обусловлено специфичными для данной области науки особенностями образования и формирования её содержания.



**Вейль Герман**  
(Hermann  
Klaus Hugo  
Weyl;  
1885-1955) –  
немецкий,  
швейцарский,  
американский  
математик,  
философ.

вннх связей и отношений между объектами), подлежащую мысленному изменению и преобразованию, а его продуктом является новое математическое знание или решение математической задачи. Становление математического мышления обусловлено специфичными для данной области науки особенностями образования и формирования её содержания.

Выступая на конференции, посвященной 200-летию Пенсильванского университета (17 сентября 1940 г.), **Г. Вейль** так сформулировал свои пред-

ставления о математическом способе мышления: «Под математическим способом мышления я понимаю, во-первых, особую форму рассуждений, посредством которых математика проникает в науки о внешнем мире – в физику, химию, биологию, экономику и т. д. и даже в наши размышления о повседневных делах и заботах, и, во-вторых, ту форму рассуждений, к которой прибегает в своей собственной области математик, будучи предоставленным самому себе. В процессе мышления мы пытаемся постичь разумом истину; наш разум стремится просветить себя, исходя из своего опыта. Поэтому, подобно самой истине и опыту, мышление по своему характеру есть нечто довольно однородное и универсальное. Влекомое глубочайшим внутренним светом, оно не сводится к набору механически применяемых правил и не может быть разделено водонепроницаемыми переборками на такие отсеки, как мышление историческое, философское, математическое и другое. Мы, математики, не ку-клукс-клан с неким тайным ритуалом мышления... Современное математическое исследование часто представляет собой искусно составленную смесь конструктивной и аксиоматической процедур» [Вейль, 1989, с. 6, 22]; еще раз напомним, что именно такая «смесь» и лежит в основе разделения подходов к построению экологических теорий (см. главу 7).

### О возможности формализации процесса «открытия законов»

Широко распространенным определением «научного открытия» является следующее: *открытие* – установление неизвестных ранее, объективно существующих закономерностей, свойств, явлений материального мира, вносящих коренные изменения в уровень познания (см. "Большая Советская энциклопедия" [1974, т. 18, с. 618]). При этом под «законом природы (laws of nature)» понимаются объективно существующие, общие, устойчивые связи вещей, явлений природы, которые существенно влияют на их изменения [Яценко, 1999].



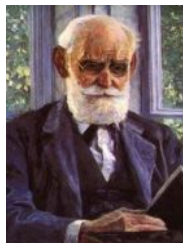
**Альтшуллер  
Генрих  
Саулович**  
(псевдоним –  
Генрих Альтов;  
1926-1998) –  
отечественный  
изобретатель,  
писатель-  
фантаст.

Очень интересными представляются размышления **Г.С. Альтшуллера** [1960, 1979, 1991; Альтшуллер и др., 1989] о «методике открывательства», о «технологии научного творчества». Все открытия он делит на две группы, «настолько существенно отличающиеся по всем факторам, что только удивляешься, как они объединены одним словом» [Альтшуллер, 1960]:

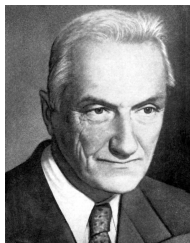
открытия, состоящие в установлении нового явления (открытие икс-лучей **В. Рентгеном**, условных рефлексов **И.П. Павловым**, непрерывности растительного покрова **Л.Г. Раменским** и **Г. Глизоном**; Альтшуллер считает, что эту группу открытий следовало бы называть «обнаружением», так как сущность нового явления отнюдь не открывается; новое явление просто впервые обнаруживается) или факта (географические, астрономические открытия и пр.; последнее не требует объяснения);



**Рентген [Рёнтген] Вильгельм Конрад** (Wilhelm Conrad Roentgen; 1845-1923) – немецкий физик; первый лауреат Нобелевской премии по физике (1901 г.).



**Павлов Иван Петрович** (1849-1936) – отечественный физиолог, академик Императорской Санкт-Петербургской, РАН и АН СССР; лауреат Нобелевской премии (1904 г.).



**Раменский Леонтий Григорьевич** (1884-1953) – отечественный ботаник, эколог, фитоценолог.

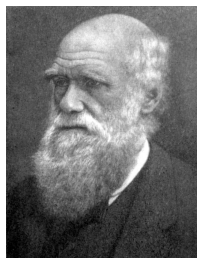


**Глизон Генри** (Henry Allan Gleason; 1882-1975) – американский ботаник, эколог, фитоценолог.

открытия, состоящие в установлении закономерностей (проявляются в объяснении уже известных явлений, сущность которых ранее была непонятна или не укладывалась в имеющиеся объяснения; установление **И. Кеплером** законов движения планет, объяснение эволюции растений и животных в борьбе за существование **Ч. Дарвиным**, колебательных процессов в системе «хищник – жертва» [закон **А. Лотки** и **В. Вольтерра**]).



**Кеплер Иоганн** (Johannes Kepler; 1571-1630) – немецкий оптик, астроном, математик, астролог.



**Дарвин Чарльз** (Charles Robert Darwin; 1809-1882) – британский врач, естествоиспытатель; чл.-корр. Императорской Санкт-Петербургской АН.



**Лотка Альфред** (Alfred James Lotka; 1880-1949) – американский биофизик, эколог.



**Вольтерра Вито** (Vito Volterra; 1860-1940) – итальянский математик; почетный академик АН СССР.

Альтшуллер [1960] делает еще одно важное наблюдение: «интересно отметить, что это нашло стихийное отражение в терминологии: открытия явлений и закономерностей иногда называют "научными открытиями", невольно подчеркивая их отличие от простого установления конкретного факта... Если уж давать упрощенную схему, то можно сказать так: открытие явления есть установление нового *качества* материи, открытие закономерности есть установление *количественных соотношений*. Еще проще и грубее: в первом случае результат творчества – *новая информация*, во втором – *новая формула*» (выделено автором. – Г.Р.).

Если обобщить основные приемы открытия новых явлений и закономерностей Альтшуллера [1960, 1979, 1991; Altshuller, 1988, 1999; Альтшуллер и др., 1989], то их можно свести в **табл. 10.2**.

Таблица 10.2

### Основные приемы открытия новых явлений и закономерностей

Приемы	Примеры
1	2
<b>Открытие новых явлений</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>• обращать внимание на уже известные и отличающиеся странностью явления (поискать аномалию);</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Химия</i>: открытие инертного газа аргона через 100 лет после того, как при исследовании воздуха была обнаружена некая, ни с чем не соединяющаяся часть.</li> <li>• <i>Экология</i>: описание непрерывности растительного покрова Л.Г. Раменским и Г. Глизоном.</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• обращение внимания на белые пятна в пределах уже известных явлений;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Астрономия</i>: по результатам правильного возрастания расстояний между планетами и Солнцем было указано на «пробел» между Марсом и Юпитером, что послужило теоретическому предсказанию и нахождению ранее неизвестной планеты (точнее, пояса астероидов [Церера, Паллада, Юнона, Веста и др.]).</li> <li>• <i>Экология</i>: открытие <b>В. Шелфордом</b> закона <i>толерантности (максимума)</i> при наличии уже известного закона <i>минимума Ю. Либиха</i>.</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• обращение внимания на белые пятна за пределами известных явлений;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Физика</i>: <b>Х. Эрстед</b> показал, что электричество может создавать магнетизм, а <b>М. Фарадей</b> – что можно использовать магнетизм для получения электричества.</li> <li>• <i>Экология</i>: открытие <b>Г. Каулесом</b> <i>системогенетического закона</i> для экосистем, подобного <i>биогенетическому закону Э. Геккеля</i> для организмов (онтогенез повторяет филогенез).</li> </ul>



1	2
<ul style="list-style-type: none"> <li>оценка известных явлений с новой точки зрения;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Астрономия</i>: классический пример – гео- и гелиоцентрические системы мира.</li> <li><i>Экология</i>: в начале XX в. превалировали организменные представления об экосистемах (экосистема-организм, биосфера-организм). В недрах этой парадигмы зародились представления о непрерывности экосистем (см. [Миркин, 1989а,б; McIntosh, 1995; Миркин, Наумова, 1998]).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>открытие новых явлений путем комбинирования старых (явления А и Б известны; открытие состоит в том, что обнаруживается явление В, состоящее во взаимосвязи А и Б; возможны и более длинные цепочки: формула А + Б дает новое явление В, затем В + известное Г дает новое явление Д);</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Физика и химия</i>: <ul style="list-style-type: none"> <li>Периодичность солнечной активности была известна, периодичность явлений в ионосфере – тоже; открытие состояло в том, что было найдено явление взаимосвязи между активностью солнечных пятен и функциями ионосферы.</li> <li>Периодичность в солнечной активности была известна, периодичность в слипании коллоидов – тоже; сначала установили взаимосвязь между этими явлениями, затем полученное новое явление связали с известным явлением, состоящим в том, что тело человека – коллоидальная система; в итоге было открыто явление взаимосвязи некоторых процессов в организме с периодичностью солнечной активности.</li> </ul> </li> <li><i>Экология</i>: к 30-м годам XX в. были известны концепция моноклимакса <b>Ф. Клементса</b> и концепция поликлимакса <b>А. Тэнсли</b>. Это позволило <b>Р. Уиттекеру</b> предложить концепцию климакс-мозаики (непрерывно варьирующий под воздействием эдафических факторов климакс однородной территории [Миркин и др., 1989]).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>обратный прием (исследование явления А с целью установления, что оно есть совокупность двух ранее неизвестных явлений Б и В);</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Физика</i>: известное радиоактивное излучение путем применения магнитного поля было разложено на три луча, что позволило открыть явления альфа-, бета- и гамма-радиоактивности.</li> <li><i>Экология</i>: полная аналогия с явлениями альфа-, бета- и гамма-разнообразия (<b>Р. Уиттекер</b>).</li> </ul>



1	2
<ul style="list-style-type: none"> <li>по аналогии (есть группа явлений и, допустим, есть другая более или менее похожая на нее группа явлений; тогда можно рассчитывать, что явлению А в первой группе соответствует еще не известное явление А<sub>1</sub> во второй группе); в основе метода аналогии лежит принцип замещения исследуемого объекта, процесса другим;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Физика</i>: <b>Дж. Максвелл</b> сопоставил созданную им классическую теорию электромагнетизма с гидродинамикой несжимаемых жидкостей.</li> <li><i>Экология</i>: <ul style="list-style-type: none"> <li>При прогнозировании влияния будущего водохранилища на окружающую среду можно использовать данные по уже имеющемуся водохранилищу, которое находится в сходных условиях.</li> <li><b>Ю. Одум</b> проводит аналогию по воздействию на окружающую среду между крупным городом и вулканом.</li> <li>Прослежены экологические аналогии между тихоокеанской миногой <i>Lethenteron camtschaticum</i> и разными видами лососевых (Salmonidae) в циклах развития, механизмах формирования жизненных стратегий и пр. Такие аналогии являются результатом эпигенетических изменений основных экологических параметров и возникают под воздействием сходных факторов окружающей среды [Савваитова и др., 2007].</li> </ul> </li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>подвергать сомнению самоочевидные и общепризнанные явления (на каждом этапе развития техники эксперимента полезно проверить, казалось бы, достоверные явления);</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Астрономия</i> (повторюсь): классический пример – гео- и гелиоцентрические системы мира.</li> <li><i>Экология</i>: <ul style="list-style-type: none"> <li>Старая история: за 600 лет до н. э. <b>Анаксимандр из Милета</b> высказал мысль о возникновении жизни из морского ила и о последующей её эволюции – его можно считать родоначальником идеи самозарождения жизни (эти представления поддерживали <b>И. Ньютон</b>, <b>В. Гарвей</b> и др.). В XVI в. <b>Ф. Реди</b> нанес удар по теории самозарождения жизни, сформулировав и доказав принцип <i>Omne vivum e vivo</i> – все живое из живого.</li> <li>Казалось бы, очевидные объяснения резких циклических изменений численности популяций через 1) изменения климатических факторов, 2) случайные флуктуации популяций, 3) взаимодействия популяций, 4) экосистемные взаимодействия трофических уровней [Одум, 1975, с. 249-252].</li> </ul> </li> </ul>

1	2
<ul style="list-style-type: none"> <li>исключение не универсального явления (допустим, явление А хорошо объединяет ряд фактов, но не объясняет какого-то одного факта; тогда есть смысл попытаться отказаться от явления А или заменить его частными явлениями);</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Лингвистика</i>: Специфика структуры языка определяется особенностями в использовании языковых универсалий и наличием «не универсальных» явлений, которые могут быть заменены синонимами [Гак, 1998, с. 454].</li> <li><i>Экология</i>: примером может служить понятие «биогеоценоз»: все биогеоценозы – экосистемы, но есть экосистемы, которые не являются биогеоценозами (например, кабина пилотируемого космического корабля).</li> </ul>
1	2
<ul style="list-style-type: none"> <li>отыскание среди явлений взаимопротиворечивых (такая противоречивость далеко не всегда очевидна).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Астрономия</i> (еще раз повторюсь): гео- и гелиоцентрические системы мира.</li> <li><i>Экология</i>: конкурентные и протокооперативные взаимодействия популяций двух видов («если конкурентные отношения есть следствие борьбы за общий ресурс, то отношения конгруэнтные представляют собой своеобразную эстафету ресурсов, когда продукт одного из конгруэнтных партнеров является ресурсом для другого» [Михайловский, 1988, с. 47]).</li> </ul>
Открытие закономерностей	
<ul style="list-style-type: none"> <li>закономерность устанавливается впервые (в этом случае простейший прием состоит в следующем: надо увеличивать количество известных фактов до тех пор, пока закономерность не проявится сама собой);</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Астрономия</i>: установление Кеплером законов движения планет.</li> <li><i>Экология</i>: <ul style="list-style-type: none"> <li>закон биогенной миграции атомов В.И. Вернадского;</li> <li>описание колебательных процессов в системе «хищник – жертва» (А. Лотка и В. Вольтерра).</li> </ul> </li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>задача состоит в том, чтобы преодолеть трудности (объяснить противоречия, исключения), на которые натолкнулась предыдущая теория (в этом случае характерный прием заключается в том, что вводятся гипотетические явления, снимающие затруднения).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li><i>Химия</i>: для создания периодической системы химических элементов <b>Д.И. Менделеев</b> ввел некоторые гипотетические элементы (это позволило провести принцип периодичности на протяжении всего ряда элементов).</li> <li><i>Экология</i>: противоречия <i>принципа конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе</i> «снимаются» путем введения представлений о «гильдиях» – группах видов, сходным образом использующих один и тот же класс ресурсов среды.</li> </ul>



1



2



3



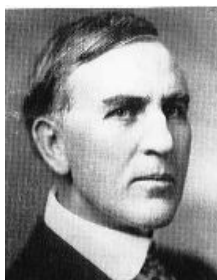
4



5



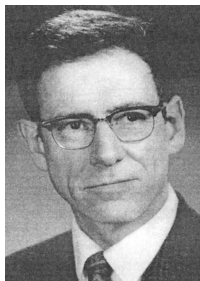
6



7



8



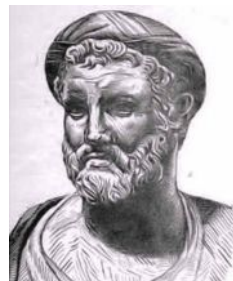
9



10



11

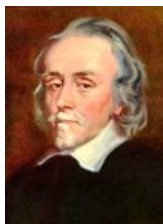


12

1. **Шелфорд Виктор** (Victor Ernest Shelford; 1877-1968г.) – американский зоолог, эколог.
2. **Либих Юстус** (Justus von Liebig; 1803-1873) – немецкий химик.
3. **Эрстед Ханс [Ганс] Христиан** (Hans Christian Oersted; 1777-1851) – датский физик.
4. **Фарадей Майкл** (Michael Faraday; 1791-1867) – британский физик.
5. **Каулес Генри** (Henry Chandler Cowles; 1869-1939) – американский ботаник, эколог, фитоценолог.
6. **Геккель Эрнст** (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel; 1834-1919) – немецкий зоолог, естествоиспытатель, философ.
7. **Клементс Фредерик** (Frederic Edward Clements; 1874-1945) – американский ботаник, эколог.
8. **Тэнсли Артур** (Arthur George Tansley; 1871-1955) – британский ботаник, эколог, фитоценолог.
9. **Уиттекер Роберт** (Robert Harding Whittaker; 1920-1980) – американский эколог, ботаник, фитоценолог.
10. **Максвелл Джеймс Клерк [Кларк]** (James Clerk Maxwell; 1831-1879) – британский физик.
11. **Одум Юджин** (Eugene Pleasants Odum; 1913-2002) – американский эколог.
12. **Анаксимандр из Милета** (греч. Αναξίμανδρος Μίλητος, лат. Anaximandros; ок. 610-ок. 547 до н.э.) – древнегреческий математик, географ, натурфилософ.



**Ньютон Исаак**  
(Isaac Newton;  
1643-1727) –  
британский  
математик,  
физик,  
алхимик,  
историк.



**Гарвей  
Вильям**  
(William  
Harvey;  
1578-1657) –  
британский  
медик,  
физиолог,  
эмбриолог.



**Реди  
Франческо**  
(Francesco  
Redi;  
1626-1697) –  
итальянский  
врач,  
натуралист.



**Менделеев  
Дмитрий  
Иванович**  
(1834-1907) –  
отечественный  
ученый-  
энциклопедист;  
химик, чл.-корр.  
Императорской  
Санкт-Петер-  
бургской АН.



**Гаузе Георгий  
Францевич**  
(1910-1986) –  
отечественный  
микробиолог,  
эколог.

Совершить открытие нового факта<sup>13</sup>, явления или закономерности – дело весьма престижное для любого естествоиспытателя. Не только престижное, но и сложное, и не без удачи. В этой работе я не ставлю целью совершить открытие нового экологического факта или явления, а вот на «подвиг» по открытию экологических закономерностей и законов меня подталкивает очень верное, на мой взгляд, суждение Г.С. Альтшуллера [1960]: «ученые второго типа (*устанавливающие новые закономерности. – Г.П.*) намного выше (по уровню творчества) ученых первого типа (*открывающие новые явления. – Г.П.*). Открыть явление можно и случайно. Можно и не совсем случайно, но все-таки на дармовщину, стремясь открыть явление на пять копеек, открываешь нечто, стоящее сто рублей. Открытие же новых закономерностей требует – в подавляющем большинстве случаев – целенаправленных усилий». Не обижайтесь, ученые первого типа...

Мне представляется, что приемы открытия закономерностей Альтшуллера следует расширить за счет *выбора достаточной степени абстрагирования* реальной экосистемы, её «упрощения» за счет «отбрасывания» мало-значущих (естественно, на взгляд исследователя) факторов (правда, здесь следует опасаться того, чтобы «не выплеснуть с водой ребёнка»): «экологическая теория сможет охватить существующую в природе реальность, только

<sup>13</sup> Я радуюсь, например, за своих коллег, которые открывают новые виды растений [Саксонов, 1990; Белоус, Лактионов, 2009] и животных [Зинченко и др., 2009; Зорина, Зинченко, 2009].

когда перестанет трактовать громадное разнообразие ситуаций, в которых оказываются организмы, популяции, сообщества и экосистемы, как некий "шум", мешающий выявлению наиболее существенных закономерностей, и будет рассматривать его как основной предмет своего изучения и важнейший источник информации. При всей сложности положения, в которое экология поставлена своими собственными задачами, успехи ее методологии [а это, наверное, главный результат заканчивающегося столетия] позволяют смотреть в будущее с достаточным оптимизмом» [Гиляров, 1998б, с. 82]). По-видимому, это касается не только экологии, но и естествознания в целом (по крайней мере, об этом же говорит, например, **П. Стейнхардт**: «Меня интересует модель, которая наиболее эффективно объяснит наблюдаемые факты. Соответствует ли она реальности, это пустой вопрос. Модели всегда упрощают реальность. По сути дела, нам не очень даже важна реальность сама по себе. Мы нуждаемся, прежде всего, в модели, которая описывает многообразие сложных феноменов с помощью самых простых концепций, понятных нашему разумению и позволяющих предсказывать происходящее... Итак, выбор модели зависит от того, какие задачи мы ставим перед собой. Реальность – это не всегда то, что вам хотелось бы, а вам хотелось бы понимания»; цит. по: [А. Волков, URL]).



**Стейнхардт Пол** (Paul Steinhardt; г.р. 1952) – американский астрофизик.

### Законы потенциальной эффективности экосистем

О моделях потенциальной эффективности сложных систем, активно разрабатываемых в 70-80-х гг. прошлого века **Б.С. Флейшманом**, я уже упоминал в главах 5 (раздел 3) и 7 (раздел 3), а их приложение к решению экологических задач было предметом рассмотрения в нескольких монографиях и многочисленных статьях [Fleishman, 1976, 1995; Флейшман, 1978, 1982; Беляев др., 1979б; Брусиловский, Розенберг, 1979а; Грин, Кибзун, 1984; Розенберг, 1984, 1999в, 2000, 2003б, 2005б; Фролов, Розенберг, 2002 и др.]. Одна из основных целей теории потенциальной эффективности – это форму-



**Флейшман Бенцион Семёнович Шимонович** (г.р. 1926) – отечественный математик, системолог.

лировка общих предельных законов, ограничивающих эффективность сложных систем любой природы.

Представим взаимодействие системы  $A$  со средой  $B$  как серию обменов некоторого количества расходуемых ресурсов  $U$  на некоторое количество потребляемых ресурсов  $V$  ( $U$  и  $V$  в этом случае являются параметрами системы  $A$ ); Флейшман такой обмен называет  $(U;V)$ -обменом (примером может служить рост биомассы агроэкосистемы  $[V]$  при внесении удобрений  $[U]$ ). Тогда целью  $A_0$  системы  $A$  можно определить «наиболее выгодный  $(U;V)$ -обмен» (система стремится получить больше, отдавая при этом меньше). Для широких классов  $\{\Omega\}$  и  $\{\Psi\}$ , таких, что  $A \in \{\Omega\}$  и  $B \in \{\Psi\}$ , существует фундаментальная величина

$$v_0 = v(u, A_0, B_0) = \max_{A \in \{\Omega\}} \min_{B \in \{\Psi\}} v(u, A, B),$$

где  $A_0$  и  $B_0$  – оптимальные в классах  $\{\Omega\}$  и  $\{\Psi\}$  система и среда, соответственно [Флейшман, 1971, 1982].

Если представить  $(U;V)$ -обмен как некоторый случайный процесс (для каждого фиксированного  $U$  система путем изменения своей структуры и поведения стремится максимизировать  $V$ ), то характеризовать взаимодействие системы  $A$  со средой  $B$  можно через некоторую вероятность  $P(U;V)$  достижения системой  $A$  своей цели  $A_0$ .

В частности, для простых систем (см. глава 1, раздел 2) определяющими являются законы сохранения вещества и энергии [Свиричев, 1978, с. 120-125]. Например, если в изолированную систему из среды регулярно через интервал времени, принятый за единицу, поступают «порции энергии»  $\Delta v_i$  и всего за  $n$  единиц времени в неё поступило  $v = \Delta v_1 + \Delta v_2 + \dots + \Delta v_n$  энергии (прямое следствие аддитивности простых свойств сложных систем), то общее количество энергии  $u$ , которое система может выделить в среду за то же время не может быть больше  $v$  ( $u \leq v$ ). Нарушение этого фундаментального физического постулата, основанного на нашем эмпирическом знании, свидетельствует о том, что система имела некоторую запасенную энергию. «В любых  $(u;v)$ -обменах такого рода всегда оказывается, что общее количество энергии не возникает и не исчезает, а лишь обменивается» [Флейшман, 1982, с. 40].

Еще один пример фундаментального закона не физического, а системного характера (сделанного на основе логического анализа-знания) касается проблемы различения сигналов на фоне шумов среды. Пусть сложная система регулярно через интервал времени, принятый за единицу, принимает искажаемые средой сигналы 0 и 1 (их искажение происходит независимо в различные моменты времени с вероятностью  $p < 0,5$ ). Системе известны  $v$  сигналов  $(x_1, x_2, \dots, x_v)$ , взаимно-однозначно закодированных  $v$  последова-



тельностьми из  $u$  бинарных символов 0 и 1 (длиной  $u$ ). Согласно закону помехоустойчивости **К. Шеннона**<sup>14</sup>, имеется фундаментальная величина  $v_0 = 2^{u \cdot C(p)}$ , где  $C(p) = 1 + p \log_2 p + (1-p) \log_2 (1-p)$ , такая, что при  $v < v_0$  существуют такие способы кодирования и декодирования, при которых вероятность правильного декодирования  $P$  с ростом  $u$  стремится к единице; если же  $v > v_0$ , то при любых способах кодирования и декодирования  $P$  с ростом  $u$  стремится к нулю. Таким образом, например, при  $p = 0,1$  и  $u = 100$ ,  $v_0 \approx 0,3 \cdot 10^{16}$ . При этом, напомним, что  $P$  является вероятностью осуществления оптимального в этом случае  $(u;v)$ -обмена (система должна «знать» не менее  $v$  сигналов, чтобы «различать» последовательности из  $u$  символов), т. е.  $P$  – это потенциальная эффективность системы. Естественно, что одним из условий, молчаливо предполагаемым в этой ситуации, является условие «информационной замкнутости системы» (в систему не поступает никакая другая, кроме указанной, информация).



**Шеннон Клод**  
(Claude Elwood  
Shannon;  
1916-2001)  
– американский  
математик,  
кибернетик.

На основе глубокой математической закономерности, лежащей в основе поведения всех стохастических моделей потенциальной эффективности сложных систем, – вероятности больших отклонений – было доказано [Флейшман, 1971, с. 202-210; Fleishman, 1995], что при достаточно больших значениях  $U$  и соответствующих им больших значениях  $V$ , вероятность выгодного  $(U;V)$ -обмена имеет единое для этой теории асимптотическое поведение:

<sup>14</sup> Основу теории потенциальной помехоустойчивости составили две фундаментальные работы: эта докторская диссертация **В.А. Котельникова** «Теория потенциальной помехоустойчивости при флюктуационных помехах» (1946 г.) и публикация К. Шеннона – «Математическая теория связи» (1948 г.). При этом первый [Котельников, 1956] изучал передачу сигнала без избыточности (никаких дополнительных элементов в сигнале, кроме необходимых для переноса информации, не было), а второй [Shannon, 1948; К. Шеннон, 1963] построил математическую модель не только идеального приемника, а всей системы связи, считая, что в ней используются идеальные сигналы (с избыточностью).



**Котельников Владимир Александрович** (1908-2005) – отечественный радиопизик, радиотехник, радиоастроном; академик АН СССР и РАН.

$$P(U;V) \rightarrow 0, \text{ при } V > V_0,$$

$$P(U;V) \rightarrow 1, \text{ при } V < V_0,$$

где  $V_0$  – количество ресурса, получаемого оптимальной по данному качеству системой  $A_0$ . Таким образом, системе не выгодно получение величины ресурса  $V > V_0$  (жадность до добра не доведет). Отсюда, эффективность системы всегда ограничивается предельно выгодным для нее  $(U;V_0)$ -обменом.

**Принцип лимитирующих факторов Либиха–Шелфорда** – закон, являющийся расширением и объединением закона минимума Ю. Либиха (1840 г.) и закона толерантности В. Шелфорда (1913 г.), согласно которым при «стационарном состоянии» вида факторы среды, имеющие в конкретных условиях пессимальные значения (наиболее удаленные от оптимума), в максимальной степени ограничивают возможность существования вида в данных условиях, несмотря на оптимальное соотношение остальных факторов среды (в первую очередь это касается фундаментальных экологических факторов).<sup>15</sup>

В терминах теории потенциальной эффективности сложных систем при наличии конечного набора параметров  $X = \{X_i, i = \overline{1, n}\}$ , называемых *X-качествами* (ресурсы или факторы воздействия), сложную систему  $A$  (популяцию, экосистему) и её стратегическую цель  $\underline{A}$  можно рассматривать как наборы соответствующих  $X$ -сечений системы  $A = \{A_X\}$  (зависимость популяции или экосистемы от отдельных параметров среды или факторов воздействия  $X_i$  и тактических целей  $\underline{A} = \{A_X\}$ ). Тогда, используя *неравенство Буля*<sup>16</sup>, для вероятности достижения цели  $P(\underline{A})$  получим следующее соотношение:

<sup>15</sup> Формализация принципа Либиха–Шелфорда на «языке дифференциальных уравнений» предпринималась неоднократно (см. обзор [Фурсова, Левич, 2002]).

<sup>16</sup> Неравенство Буля [Флейшман, 1971] интерпретируется как вероятностное описание закона Либиха. При наличии конечного набора ресурсов или факторов воздействия  $X = \{X_i, i = \overline{1, n}\}$ , сложную систему  $A$  (популяция) и её стратегическую цель  $\underline{A}$  (например, выживание) можно рассматривать как наборы соответствующих зависимостей  $\underline{A}_i$  популяции от отдельных параметров среды  $X_i$ . Тогда, ослабляя нижнюю оценку неравенства Буля, имеем:

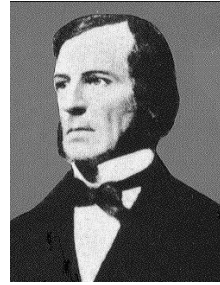
$$1 - n \cdot \max[1 - P(\underline{A}_i)] < P(\underline{A}) < \min_{X_i} P(\underline{A}_i),$$

где  $P(\underline{A})$  – вероятность выживания (совместного осуществления событий  $A_i, i = \overline{1, n}$ );  $P(\underline{A}_i)$  – вероятность осуществления события  $\underline{A}_i$ . Это неравенство позволяет оценить вероятность пересечения зависимых событий, не вдаваясь в сложную природу их зависимости.



$$1 - \sum_{i=1}^n [1 - P(\underline{A}_i)] < P(\underline{A}) < \underbrace{\min}_{X_i} P(\underline{A}_i).$$

Таким образом, эффективность сложной системы (вероятность достижения цели  $\underline{A} = \{ \underline{A}_X \}$ ) определяется эффективностью самого «слабого» её  $X$ -сечения (совпадает с вероятностью достижения своей  $X$ -цели этого «слабого»  $X$ -сечения). Именно в этом смысле, построенное общесистемное соотношение экологически интерпретируется как *закон минимума Либиха*.



**Буль Джордж**  
(George Boole;  
1815-1864) –  
британский  
математик,  
логик.

**Закон критических величин фактора** – если один из экологических факторов выходит за пределы критических (пороговых или экстремальных) значений, то особям грозит смерть, несмотря на оптимальное сочетание других факторов. Такие факторы (иногда называемые *экстремальными*) приобретают первостепенное значение в жизни вида (его популяций) в каждый конкретный отрезок времени. Классический пример – Всемирный потоп.

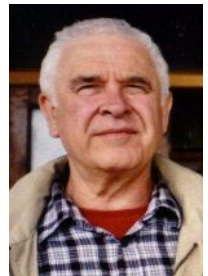
Один из вариантов формализации этого закона предложили **Д.О. Логофет** и **Ю.М. Свиричев** [1976] при описании динамики изолированной популяции под воздействием случайных флуктуаций среды, что позволило оценить вероятность снижения численности ниже заданного уровня в зависимости от емкости среды для данного вида. При описании динамики численности популяции  $N$  логистическим уравнением роста, вероятность падения численности популяции ниже некоторого граничного значения  $N_{KP}$  за конечное время  $t$  оценивается по формуле:

$$P \cong 1 - 2 \cdot \Phi_0 \left( \frac{1 - N_{KP} / N_0}{\sigma \cdot K \cdot t} \right),$$

где  $\Phi_0$  – стандартный интеграл вероятности,  $K$  – «емкость среды» логистического уравнения роста,  $\sigma$  – коэффициент, отражающий интенсивность случайных флуктуаций, оказывающих влияние на скорость естественного прироста популяции,  $N_0$  – начальное значение численности популяции в момент времени  $t = 0$ .



**Логофет Дмитрий Олегович**  
(г.р. 1947) –  
отечественные математики, экологи.



**Свиричев Юрий Михайлович**  
(1938-2007) –  
отечественные математики, экологи.

В терминах теории потенциальной эффективности сложных систем для формализации данного закона воспользуемся описанием надежности (устойчивости) экосистемы [Флейшман, 1982]. Пусть в момент времени  $t$  система  $A$  состоит из элементов  $e_i$  ( $i = \overline{1, n(t)}$ ), каждый из которых независимо от других в результате взаимодействия с некоторым фактором среды погибает с вероятностью  $p_i$ . Система  $A$  «обнаруживает» свое состояние (живые и погибшие элементы) с опозданием на интервал времени, принятый за единицу. Живая система  $A$  может пополниться любым числом элементов (миграция) или воспроизвести их, при этом внешняя к системе среда ей «не мешает» (индифферентна). Гибель системы  $A$  фиксируется в момент времени  $t$ , когда погибают все её элементы:  $n(t) = 0$ . Цель системы  $R$  – выжить, то есть просуществовать как можно дольше. Можно считать, что система  $A_R$  (система  $A$  с целью  $R$ ) «приобретает» у среды время жизни  $t$ , «оплачивая» его гибелью своих элементов  $n$ . В этом случае можно говорить о существовании  $(n; t)$ -обмена и решать задачу об определении потенциально-эффективного  $(n; t_0)$ -обмена: до какого минимального числа элементов  $n(t)$  должна пополняться система  $A_R$ , компенсируя погибшие в момент  $(t-1)$  элементы, чтобы с вероятностью сколь угодно близкой к единице существовать длительное время не менее  $t_0$ ?

Б.С. Флейшманом получена оценка потенциально-эффективного  $(n; t)$ -обмена, который имеет место при

$$t_0 = t(n) = \exp\{C_R \cdot n(t)\},$$

где  $C_R = C_R(\{p_i\})$  – фундаментальная константа, зависящая от вероятностей  $\{p_i\}$  гибели элементов. Другими словами, для неограниченно долгого существования  $t > t_0$  системы  $A_R$  необходим, по крайней мере, логарифмический со временем  $t$  рост числа её элементов. Сложные системы с фиксированным числом элементов – смертны.

**Принцип агрегации особей Олли.** Одна из основных задач моделирования структурной организации популяций – это описание механизмов формирования агрегаций особей. *Принцип агрегации особей У. Олли* [Allee,



**Олли Уард**  
(Warder Clyde Allee;  
1885-1955) –  
американский  
зоолог,  
эколог.

1931] сформулирован в следующем виде: скопление особей популяции, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой – приводит к повышению способности группы в целом к выживанию. Таким образом, как «перенаселенность», так и «недонаселенность» могут выступать в качестве

лимитирующего фактора. Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, а с другой стороны, в группе усиливается конкуренция за свет и элементы минерального питания [Одум, 1975, с. 269].

Лучше всего положительное влияние объединения в группу на выживание системы в целом сказывается на животных – стаи рыб (выдерживают более высокие дозы токсических нагрузок, обладают большей эффективностью в поисках агрегированной пищи; потенциально-эффективная модель оптимизации размера целостной стаи рассмотрена ниже), колониальные птицы (неспособность размножаться при уменьшении колонии птиц ниже некоторой границы), общественные насекомые (рой пчел способен в группе выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы в изоляции) и т.д. Принцип Олли постулирует [Одум, 1975, с. 270] «начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)»<sup>17</sup>. Общность для всех стайных животных основных биологических функций стай, сходство ряда механизмов поддержания стай (внутристая сигнализация, подражание, взаимная стимуляция и пр.), некоторых параметров их структуры, все это позволяет рассматривать стайное поведение рыб как частный случай «групповой жизни», широко распространенный в мире животных. «Величина, форма, плотность, структура стаи рыб разнообразны и изменчивы даже у рыб одного и того же вида и в одно и то же время, что связано с характером стай рыб как лабильной адаптации к изменчивым условиям. Вместе с тем, стаи рыб разных видов имеют много общих существенных черт, что позволяет рассматривать последние как результат конвергенции в области поведения рыб этих видов» [Радаков, 1972, с. 152].

В дальнейшем рассмотрим агрегированность биологических объектов – здесь имеет место  $m$ -стая (группа из  $m$  однородных особей) – и проанализируем возможность оптимизации не индивидуального, а коллективного поведения. Замечу, что традиционные кибернетические модели коллективного поведения предполагали либо однородность среды и отсутствие необходимо-

---

<sup>17</sup> Замечу, что с этих позиций «городская агрегация» (с учетом, конечно, специфических особенностей биологического и социального уровней организации) благоприятна для человека только до определенных размеров города, что ставит на повестку дня вопрос об определении оптимальной величины городского поселения (в зависимости от величины природно-ресурсного потенциала территории и возможной антропогенной нагрузки на нее – примером могут служить комплексные исследования эколого-экономической системы городов Тольятти [Розенберг и др., 1995] и Нижнего Новгорода [Гелашвили и др., 2008]).

сти обеспечения целостности системы (например, **М.Л. Цетлин** [1969]; считается, что управление отдельными особями в группе лучше всего обеспечивается иерархической структурой («лидером»), либо «вводили» некоторые специализированные защитные элементы (например, модель живучести системы Б.С. Флейшмана). Рассматриваемые далее модели потенциальной эффективности коллективного поведения  $m$ -стаи описывают следующую ситуацию:

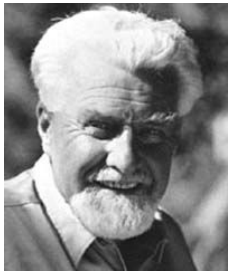


**Цетлин  
Михаил  
Львович**  
(1924-1966) –  
отечественный  
математик,  
кибернетик.

$m$ -стая функционирует в неоднородной среде, которая является как источником ресурсов (агрегированная пища), так и губительных воздействий (хищники), управление особями  $m$ -стаи осуществляется «без лидера» и основано на подражании особей себе подобным, наконец, каждая особь  $m$ -стаи полифункциональна.

- $m$ -стая функционирует в неоднородной среде, которая является как источником ресурсов (агрегированная пища), так и губительных воздействий (хищники),
- управление особями  $m$ -стаи осуществляется «без лидера» и основано на подражании особей себе подобным,
- наконец, каждая особь  $m$ -стаи полифункциональна.

Таким образом, проблема обеспечения целостности  $m$ -стаи, её эффективного поиска пищи и защиты от хищников связана с информационными проблемами обнаружения особями  $m$ -стаи себе подобных (ближнее внутреннее обнаружение) и всей  $m$ -стаей внешних для нее объектов (дальнее внешнее обнаружение). В какой-то степени, это соответствует представлениям **К. Лоренца** [2001, с. 190]: «Самая первая форма "сообщества" – в самом широком смысле слова – это анонимное скопление, типичный пример которого нам дают рыбы в мировом океане. Внутри такого скопления нет ничего по-



**Лоренц Конрад**  
(Konrad Zacharias  
Lorenz;  
1903-1989) –  
австрийский  
зоолог, этолог,  
писатель;  
лауреат  
Нобелевской  
премии (1973 г.).

хожего на структуру; никаких вожakov и никаких ведомых – лишь громадная масса одинаковых элементов. Несомненно, они взаимно влияют друг на друга; несомненно, существуют какие-то простейшие формы "взаимопонимания" между особями, составляющими эти скопления. Когда кто-то из них замечает опас-

ность и спасается бегством, – все остальные, кто может заметить его страх, заражаются этим настроением. Насколько широко распространится такая паника в крупном косяке, окажется ли она в состоянии побудить весь косяк к повороту и бегству – это сугубо *количественный вопрос (выделено мной. – Г.Р.)*».

**Закон максимизации размера целостной стаи** [Флейшман и др., 1978; Гульдин, 1980; Флейшман, 1982] – следствие из математических формализмов информационной модели стаи с учетом агрегирования среды. При этом следует помнить, что «стаи рыб, также как и других животных, – это сложное, многоплановое явление, имеющее многообразное биологическое значение» [Мантейфель, 1987, с. 79]. «Большинство мирных рыб ведут стайный образ жизни, будучи не только мальками, но и уже взрослыми особями. Причем стремление к коллективизму – величина переменная, и в течение года может в значительной мере изменяться. Зависит это в основном от возможностей рыб прокормиться и спрятаться от опасности в конкретный период» [Андреев, URL]. Отмечу, что стайное поведение рыб всегда привлекало внимание исследователей – назову лишь ряд отечественных монографических работ [Никольский, 1965; Радаков, 1972; Мантейфель, 1980, 1987; Герасимов, 1983; Павлов, Касумян, 2004 и др.].

Построенная для оптимизационного описания стайного поведения рыб (ясно, что в условиях агрегированности пищи-среды очень «маленькая стая» не сможет эффективно её обнаружить, а очень «большая стая» не сможет прокормиться; таким образом, должен существовать оптимум по размеру стаи в зависимости от характеристик агрегированности пищи и «информационной обеспеченности» рыб), эта модель позволяет интерпретации и более общего экологического плана (например, для популяции растений). В основе модели Б.С. Флейшмана лежат следующие гипотезы:

- система ( $m$ -стая) состоит из  $m$  элементов ( $m$  особей);
- элементы  $m$ -стаи находятся во взаимоотношениях друг с другом и под воздействием факторов среды;
- среда ( $B$ ), в которой функционирует эта система ( $m$ -стая), имеет размерность  $\alpha$  ( $\alpha$ -мерная экологическая ниша или  $\alpha$ -мерное пространство ресурсов) и состоит из двух «частей»: полезной  $B_1$  и вредной  $B_2$  для  $m$ -стаи (по-видимому, подобное разделение экологической ниши приемлемо для любых популяций);
- интенсивность сигнала-воздействия  $E(x)$  с ростом расстояния  $x$  от источника затухает (по экспоненте или по показательному закону), а вероятность обнаружения сигнала-воздействия не зависит (при  $x \rightarrow x_0$ ) от вида зависимости  $E(x)$ ;
- задается «потенциальный рацион» особи, который представляет собой показатель доступности ресурса, отражает внутривидовую конкуренцию и лимитирующее влияние процесса расселения;
- наконец, рассматривается два режима поиска пищи:
  - ◊ «зрячий облов» ( $l < r_m$ ) и
  - ◊ «слепой рыск» ( $l > r_m$ ).

Эти гипотезы позволяют построить модель потенциальной эффективности и оценить размер  $m$ -стаи при оптимизации ряда её параметров:

- оптимизация потребления  $m$ -стаей агрегированных в среде ресурсов,
- минимаксная защита от губительных воздействий среды (взаимодействие «хищник –  $m$ -стая»),
- максимизация вероятности целостности  $m$ -стаи.

**Коллективный поиск и обнаружение «пятен» пищи.** Пусть  $m$ -стая перемещается в  $\alpha$ -мерном пространстве ( $\alpha = 1, 2, 3$ ) в поиске пищи (см. **рис. 10.2**). Пища агрегирована в «пятна» шаровидной формы с радиусом  $r_n$  и минимальным расстоянием между центрами агрегаций, равным  $l$  («пятна» находятся в узлах  $\alpha$ -мерной  $l$ -решетки).

Пусть  $\rho = V/N = n/l^\alpha$  – плотность пищи во всей моделируемой области ( $V$  – объем,  $N$  – общее число «кормовых частиц»,  $n$  – среднее число частиц в агрегации),  $\rho_n = n/r_n^\alpha$  – плотность «кормовых частиц» внутри пищевой агрегации. Отсюда

$$r_n = (\rho / \rho_n)^{1/\alpha} l.$$

Коллективное обнаружение особями  $m$ -стаи внешних «пятен» пищи позволяет «увеличить» радиус  $r_n$  агрегации до радиуса  $r_m$  их уверенного обнаружения [Флейшман, 1982, с. 267, 271]:

$$r_m = r_n + r(m),$$

где

$$r(m) = r_0(c_3 - c_4 / \sqrt{m}),$$

$$c_3 = 1 - \theta / c_4,$$

$$c_4 = \sqrt{2\theta(1-\theta) \ln \varepsilon^{-1}} / c_2,$$

$$c_2 = \begin{cases} c_1 / (1 - r_1 / r_0), \\ c_1 / (\ln[r_0 / r_1]), \end{cases}$$

соответственно, для экспоненциальной и показательной зависимостей затухания интенсивности сигнала,  $c_1$  – положительная константа, зависящая от параметров отношения «сигнал – шум» (особый интерес представляет случай слабых сигналов) и максимальной сенсорной интенсивности приема сигнала особью;  $r_1 \leq r \leq r_0$ ,  $r_1$  (уверенное различение) и  $r_0$  (неуверенное различение) – диапазон обнаружения сигнала;  $\theta$  – доля особей  $m$ -стаи ( $\theta < m$ ), которая обнаруживает внешний объект, устремляется к нему, а остальная  $(1 - \theta)$ -я доля особей, не обнаруживших этого объекта, устремляется к нему, «подра-

жая» особям  $\theta$ -й доли (величина  $\theta$  является важным экологическим параметром агрегации);  $\varepsilon$  – сколь угодно малое положительное число (уровень значимости) для оценки вероятностей правильного обнаружения и ложной тревоги. Наконец, двигаясь со скоростью  $w$ , каждая особь  $m$ -стаи несет некоторые энергетические потери на единицу пути, которые можно считать эквивалентными в среднем потерям  $z = z(w)$  пищевых частиц. Если рассматривать ситуацию «слабого сигнала», то все эти формулы позволяют получить такую оценку:  $r_m = r_n + r_0$  с ростом  $m$ .

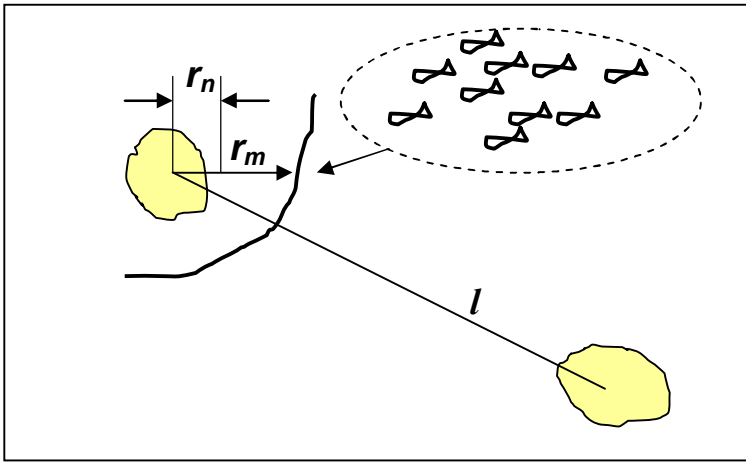


Рис. 10.2. Схема взаимодействия  $m$ -стаи с пятнами пищи.

Важным параметром модели является  $R$  – средний потенциальный удельный «рацион» одной особи  $m$ -стаи (количество пищевых частиц, приходящихся в среднем одной особи в единицу времени [Беляев и др., 1979, с. 16; Флейшман, 1982, с. 271]):

$$R(m) = (\rho y^{\alpha-1}/m - z)w,$$

где  $w$  – скорость  $m$ -стаи,  $z$  – потери в пищевых частицах одной особью на 1 м пути,  $y$  – надежный радиус обнаружения пищевых пятен:

$$y = \min(l, r_m) = \begin{cases} l & \text{при } l \leq r_m \text{ ("зрячий облов"),} \\ r_m & \text{при } l > r_m \text{ ("слепой рыск").} \end{cases}$$

Для фиксированного параметра  $l$  с учетом всех этих соотношений, можно определить оптимальное значение размера целостной стаи  $m_{opt}^{ницца}$ ,

которое приводит к максимуму рациона  $R(m_{opt}^{ницца})$ :

$$m_{opt}^{щуца} = \left\{ \frac{(\alpha + 1)c_4}{2[(r_n / r_0) + c_3]} \right\}^2.$$

Качественный анализ  $m_{opt}^{щуца}$  позволил Б.С. Флейшману прийти к следующим выводам. Учитывая вид положительных коэффициентов  $c_2$ ,  $c_3$  и  $c_4$ , а также тот факт, что для «слабого сигнала» величины  $c_2 \gg 1$ ,  $c_3 \approx 1$ , а  $c_4 \approx 0(\ln(r_0/r_1))$  для  $r_1 < r_0$ , коллективное обнаружение агрегаций пищи  $m$ -стаей не может привести к расстоянию уверенного обнаружения сигналов  $r_m > r_0$ , но может приблизиться к нему  $r_m \sim r_0$ . Если интервал интенсивности воспринимаемых сигналов мал ( $r_1 \sim r_0$ ), то коллективное обнаружение сигналов  $m$ -стаей ничего не дает по сравнению с индивидуальным обнаружением сигнала отдельной особью ( $m_{opt}^{щуца} \rightarrow 1$ ). Аналогичный эффект имеет место и при больших значениях отношения  $r_n/r_0 \rightarrow \infty$ , что указывает на существенно бóльшие размеры агрегации пищи ( $r_n$ ) по сравнению с расстоянием  $r_0$ , на котором они могут быть обнаружены  $m$ -стаей.

В январе 1974 г. во время 17-го рейса научно-исследовательского судна «Академик Курчатов» были проведены наблюдения за стаями летучих рыб (Ехосоетidae), вспугнутых судном, которые подтвердили достаточно хорошую работоспособность модели [Флейшман, 1977, 1982].

**Коллективная защита от хищника.** По данным **Б.П. Мантейфеля** [1970, 1980, 1987; Экологические и эволюционные аспекты..., 1974; Групповое поведение животных..., 1976], особь внутри менее доступна хищнику, чем вне  $m$ -стаи. «Для животных, находящихся в естественных условиях, где они, как правило, окружены врагами, скопление в многочисленные группы, казалось бы, должно было увеличивать их элиминацию... Исследования выявляют всё больший "арсенал" оборонительных возможностей организованной группы животных. Прежде всего, группа животных, которая ведет "тактику кругового обзора", замечает своего врага на значительно большем расстоянии, чем одна особь. Поэтому хищнику намного труднее приблизиться к группе животных на расстояние броска» [Мантейфель, 1980, с. 67], «Другие исследователи... считают, что стаям рыб может быть свойственна "коллективная мимикрия", иными словами, что плотная стая может восприниматься хищниками, как крупное пугающее животное» [Мантейфель, 1987, с. 84].



**Мантейфель  
Борис  
Петрович**  
(1905-1976) –  
отечественный  
ихтиолог,  
гидробиолог.



Сходное объяснение групповому поведению рыб можно найти и у К. Лоренца [2001, с. 188-189]: «Некоторые рыбы в случае опасности собираются в такую плотную массу, что она выглядит как *одна громадная рыбина (выделено мной. – Г.Р.)*; а поскольку многие довольно глупые хищники, например барракуда, очень боятся подавиться, напад на слишком крупную добычу, – это может играть своеобразную защитную роль. Еще один очень сильный довод в пользу правильности моего объяснения вытекает из того, что, очевидно, ни один крупный профессиональный хищник не нападает на жертву внутри плотного стада. Не только крупные млекопитающие хищники, как лев и тигр, задумываются об обороноспособности их добычи, прежде чем прыгнуть на буйвола в стаде. Мелкие хищники, охотящиеся на беззащитную дичь, тоже почти всегда стараются отбить от стаи кого-то одного, прежде чем соберутся всерьез на него напасть. Сапсан и чеглок имеют даже специальный охотничий прием, который служит исключительно этой цели и никакой другой.., крупная макрель следует за косяком мальков рыбы-ежа и терпеливо ждет, пока какая-нибудь одна рыбка не отделится наконец от плотного строя, чтобы самой схватить какую-то мелкую добычу», и у других исследователей: «Дело в том, что рыбы, собравшиеся в стаю, как ни странно, оказываются лучше защищены от нападающего хищника, чем по одиночке. Почему так, не совсем понятно, но это так. То ли у хищника в буквальном смысле "глаза разбегаются", то ли еще почему-то, но шансов поймать рыбку в стае у него меньше, чем ту же рыбку, но одиночную. Именно поэтому многие хищные рыбы стараются охотиться тогда, когда стаи распадаются (в сумерки), или еще не собрались (на рассвете)» [Цесарский, 2004].

Предлагается [Флейшман, 1982, с. 279-282] следующая формализация процесса «взаимодействия»  $m$ -стаи и хищника. Представим стратегию нападения хищника на  $m$ -стаю, состоящую из серии двухэтапных атак. На первом этапе хищник пытается нарушить целостность  $m$ -стаи некоторыми распугивающими действиями. Этот этап характеризуется малыми «энергетическими затратами» хищника в единицу времени и достаточно большой продолжительностью (см. выше: «крупная макрель следует за косяком мальков рыбы-ежа и *терпеливо ждет*, пока какая-нибудь одна рыбка не отделится наконец от плотного строя...»). После того, как происходит распад  $m$ -стаи, начинается второй этап – «силовая» атака (преследование и поимка хищником отдельной особи, отбившейся от стаи); этот этап связан с большими «энергетическими затратами» хищника в единицу времени и достаточно кратковременен (в дальнейшем длительность этого этапа  $\Delta t$  принимается за единицу). После этого, оставшиеся не пойманными  $m' < m$  особей образуют новую  $m'$ -стаю и процесс охоты хищника в двухэтапном режиме продолжается.

Для такого процесса «взаимодействия» хищника и  $m$ -стаи, последняя описывается случайным графом, в котором допустимы связи между любыми его вершинами-особями. Вероятность целостности такой  $m$ -стаи равна вероятности  $P_{mD}$  связанности случайного графа и имеет следующую асимптотическую оценку [Флейшман, Агаджанян, 1975; Флейшман, 1982]:

$$P_{mD} \approx 1 - m(1 - D)^{m-1},$$

где  $D$  – вероятность обнаружения особи себе подобной. При этом,

$$D(a) \approx 1 - \exp[-n_0 \cdot a^2 \cdot I(0) / 2],$$

где  $a = I_C / \sqrt{\sigma^2 + I_{ш}^2}$  – отношение «сигнал / шум»,  $I_C^2$ ,  $I_{ш}^2$ ,  $\sigma^2$  – интенсивности, соответственно, сигнала, внешних и внутренних шумов при взаимодействии особей на сенсорном уровне;  $I(0)$  – константа, связанная с видом распределения случайного соотношения «сигнал / шум»;  $n_0$  – среднее число наблюдений для принятия решения об отсутствии сигнала (нарушения целостности  $m$ -стаи).

Пусть  $\tau_i$  – случайное число дискретных моментов времени  $\Delta t$   $i$ -ой атаки хищника, в результате которой он изымает из стаи порцию  $\Delta m_i$  особей.

В результате  $k$  таких атак за случайное время  $\tau = \sum_{i=1}^k \tau_i$  энергетические «потери» ( $\xi$ ) и «приобретения» ( $v$ ) хищника составят:

$$\xi = e_{ш} \tau + e_{ox} \sum_{i=1}^k \Delta m_i = e_{ш} \tau + (e_{ox} / e_0) v,$$

$$v = e_0 \sum_{i=1}^k \Delta m_i,$$

где  $e_{ш} = c_{ш} \cdot E_{ш}$  – энергетические «потери» хищника в единицу времени для создания шумов интенсивностью  $E_{ш}^2$ , нарушающих целостность  $m$ -стаи (первый этап атаки);  $c_{ш}$  – некая физиологическая константа,  $e_{ox} \gg e_{ш}$  – средние энергетические «потери» на поимку («охота») одной особи  $m$ -стаи (второй этап атаки),  $e_0$  – коэффициент пропорциональности. При этом  $E_{ш}$  подчиняется закону **Вебера–Фехнера**<sup>18</sup>:

$$E_{ш} = E_0 \exp \{ [\ln(E_1 / E_0) \cdot I_{ш} / I_*] \},$$

<sup>18</sup> Закон Вебера–Фехнера – эмпирический психофизиологический закон, предполагающий интенсивность силы ощущения ( $E$ ) пропорциональной логарифму интенсивности раздражителя ( $P$ ):  $E = k \log P + c$ , где  $k$  и  $c$  – некие константы, определяемые данной сенсорной системой.

где  $E_0 < E_1$  – диапазон приема сигнала особью на сенсорном уровне,  $I_*$  – максимальная сенсорная интенсивность.



**Вебер**  
**Эрнст Генрих**  
(Ernst Heinrich  
Weber;  
1795-1878) –  
немецкий  
психолог,  
психофизиолог,  
анатом.

**Фехнер**  
**Густав Теодор**  
(Gustav Theodor  
Fechner;  
1801-1887) –  
немецкий  
психолог,  
психофизиолог.



Если предположить независимость  $i$ -ых атак хищника, то случайные величины  $\tau_i$  будут подчиняться геометрическому закону распределения. Еще ряд допущений (постоянство изымаемых в результате атаки хищников особей  $[m_*]$ , создание хищником достаточно сильных внешних шумов  $[I_{ш}^2 \gg \sigma^2]$ ) позволяет оценить математическое ожидание энергетических «потерь» хищника [Флейшман, 1982, с. 281]:

$$u = c_{ш} E_0 \gamma \cdot \exp \{ [\ln(E_1 / E_0)] \cdot I_{ш} / I_* + n_0 I(0) m I_c^2 / (2 \cdot I_{ш}^2) \} + e_{ox} v / e_0,$$

где рацион хищника  $v = e_0 k m_*$  и

$$\gamma \approx \begin{cases} 1 & \text{при } mD \gg 1 \gg km_*D, \\ 1/(m_*D) & \text{при } km_*D \gg 1 \gg m_*D, \\ k & \text{при } m_*D \gg 1. \end{cases}$$

Соответственно, рассматривая оптимальный  $(u, v)$ -обмен (энергетические «потери» за рацион) при фиксированной суммарной интенсивности энергетических «затрат» на обмен сигналами внутри  $m$ -стаи для поддержания её целостности ( $m E_c^2 = E^2 = \text{const}$ ), получаем

$$m_{opt}^{хищ} = e^{-2} \cdot (E/E_0)^2 = [E/(e \cdot E_0)]^2.$$

Иными словами, оптимальный размер стаи, способной «противостоять» хищнику с описанной стратегией охоты, прямо пропорционален квадрату суммарной интенсивности энергетических «затрат» на обмен сигналами внутри  $m$ -стаи для поддержания её целостности и обратно пропорционален квадрату нижней границы приема сигналов одной особью такой стаи. Столь простое (по математическим понятиям) соотношение позволяет рекомендовать его в качестве своеобразного индекса, коренное отличие которого от многочисленных «придуманных индексов» состоит в том, что он является результатом оптимизации достаточно правдоподобной модели взаимодействия в системе «стая – хищник».

**Сохранение целостности  $m$ -стаи.** «Ученые подсчитали, что объединение рыб в косяки, так же как синхронное групповое поведение, в 5 раз повышает выносливость (КПД) рыб по сравнению с одиночным плаванием» [Завальский, 2009]. Будем рассматривать целостность  $m$ -стаи как долговременную локализацию всех её особей в некотором  $\alpha$ -мерном объеме  $V = m \cdot h^\alpha$ , где  $h$  – среднее расстояние между особями стаи ( $\alpha=2$  – «плоская» стая,  $\alpha=3$  – «объемная» стая). Поддержание целостности стаи подразумевает наличие некоторого информационного контакта между её особями, что можно формализовать через параметр  $h$ :

- *локализованная* модель  $m$ -стаи (расстояние между особями  $h < h_1$ ;  $h_1$  – параметр локализации; малое среднее расстояние между особями; контакт между любыми особями стаи примерно равнодоступен);
- *разряженная* модель  $m$ -стаи ( $h > h_1$ ; большое среднее расстояние между особями; контакт между особями стаи возможен только со своими ближайшими  $k$  соседями – для «плоской» стаи  $k = 4$ , для «объемной» –  $k = 6$ ).

Как уже отмечалось выше, взаимодействие особей внутри  $m$ -стаи может быть описано случайным графом, вершины которого и есть эти особи, а ребра – информационные связи между ними; тогда целостность  $m$ -стаи формализуется связанностью этого графа. Вероятность целостности  $m$ -стаи (в предположении независимости обнаружения себе подобных для каждой особи) равна вероятности  $P_{mD}$  связанности случайного графа и имеет следующую асимптотическую оценку [Gilbert, 1959; Флейшман, Агаджанян, 1975]:

$$P_{mD} \approx 1 - m(1 - D)^k,$$

где  $D$  – вероятность обнаружения особи себе подобной;  $k = m - 1$  для случая, когда каждая из  $m$  вершин графа может быть соединена ребрами с любой из оставшихся  $(m - 1)$ -й вершиной (локализованная модель), и  $k = 2\alpha$  ( $\alpha = 2, 3$  и, напомним, является размерностью пространства), т. е. может быть соединена только с ближайшими к ней вершинами (разряженная модель). Замечу, что для фиксированной вероятности  $D$  (не зависящей от  $m$ ), следует два различных варианта оценки  $P_{mD}$  при  $m \rightarrow \infty$ :

$$P_{mD} \rightarrow \begin{cases} 1 & \text{для локализованной } m\text{-стаи, } k = m - 1, \\ \geq 1 - \exp[-(m^{1/\alpha} - 1) \cdot \ln m] & \rightarrow 0 \\ \text{для разряженной } m\text{-стаи, } k = 2\alpha = \text{const.} \end{cases}$$

Целый ряд предположений (имеется разряженная стая при наличии эффекта, называемого «хором»<sup>19</sup> [суммарный внутренний сигнал  $m$ -стаи, являющийся суммой сигналов от отдельных особей, «подтверждающих» их присутствие в стае], этот суммарный сигнал затухает в соответствии с показательным законом [см. выше соотношения для коллективного обнаружения особями  $m$ -стаи внешних «пятен» пищи; в частности, коэффициент  $c_2$ ], стая велика [ $m$  велико], вероятность пропуска сигнала  $1 - D = 1 - D(h, h_1)$  убывает, асимптотически стремясь к  $1 - D_1$  [ $D_1$  – вероятность обнаружения сигнала «внутри» стаи], отношение «сигнал / шум» [ $a = I_C / \sqrt{\sigma^2 + I_{III}^2}$ ] близко к нулю) позволяет определить оптимальную численность стаи, при которой вероятность её целостности  $P_{mD}$  максимальна:

$$m_{opt}^{целост} = \exp[d_2 + d_1(\sqrt{1 + 4k/d_1} - 1)/2],$$

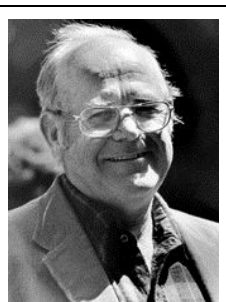
где константы  $d_1$  и  $d_2$  определяются соотношениями:

$$d_1 = 2 \cdot K(F_1, D_1) \cdot \ln \frac{h}{h_1} \cdot \frac{as}{a-s},$$

$$d_2 = \frac{as}{a-s} \left[ \ln \frac{h_1}{r_*} - \frac{1}{s} \cdot \ln(E_* c_{as} / E_0) \right],$$

$E(r) = E_*(r/r_*)^{-s}$  – показательный закон затухания сигнала с ростом расстояния  $r$ ,  $E_*$ ,  $r_*$ ,  $s$  – параметры этого закона;  $E_0$  – нижняя граница диапазона приема сигналов особью на сенсорном уровне;  $k(F_1, D_1)$  – функция следующего вида с оценками:

<sup>19</sup> Один из пионеров исследования звуковых сигналов и экологии у китов и дельфинов **К. Норрис** так описывает первые впечатления «об услышанном»: «Ко всеобщему удивлению, ученые обнаружили, что море отнюдь не является сферой безмолвия, как это представлялось раньше, а напротив, наполнено множеством самых разнообразных звуков. *Хор рыб-крюкеров*, издающих хриплые звуки, отчетливо слышался в гидрофонах, установленных на береговых постах акустического слежения, – это приводило гидроакустиков в полную растерянность, "странное скуление и повизгивание горбачей" смущало акустиков на Гавайских островах. Но очень скоро пощелкивание и свист дельфинов уже повсюду стали воспринимать как нечто обычное» [Жизнь китообразных..., 1973, с. 67]. «Нестройный *хор рыб-барабаничков* часто можно слышать вечерами у кавказских берегов Черного моря. Беспокойно ведут себя горбыли – ворчат, вздыхают, скрипят, по-вороньи каркают. Негромко пощелкивают малыши – морские коньки, правда, не все, а лишь некоторые виды их. Куда разговорчивее морские петухи: свистят, гудят, лают, кудахчут, как наседки (выделено мной. – Г.Р.)» [А. Чернов, 1970, с. 210].



**Норрис Кеннет**  
(Kenneth S. Norris;  
1924-1998) –  
американский  
зоолог.

$$K(x, y) = x \ln \frac{x}{y} + (1-x) \ln \frac{1-x}{1-y} \approx$$

$$\approx \begin{cases} (x-y)^2 / [2y(1-y)] \approx (x-y)^2 / [2x(1-x)] \text{ при } x \rightarrow y, \\ \ln[1/(1-y)] \text{ при } x \rightarrow 0, \\ \ln(1/y) \text{ при } x \rightarrow 1, \end{cases}$$

$F_1$  и  $D_1$  – вероятности «ложных тревог» и правильного обнаружения особей внутри  $m$ -стаи.

Если предположить, что  $P_{mD(max)} \geq 1 - \varepsilon$ , где  $\varepsilon > 0$  – любое малое число, выше приведенные «ужасные» формулы несколько упрощаются:

$$a \cdot \ln(1 - \ln \varepsilon) \leq \ln(m_{opt}^{целост}) \leq a \cdot \ln\{-k \ln[3(1 - D_1)]\}.$$

**Стохастическая модель целостной стаи.** В рамках модели **Парра–Бредера** (см. [Breder, 1926, 1959; Parr, 1927; Breder, Nigrelli, 1935; Радаков, 1972]) предполагается отсутствие



**Парр Альберт**  
(Albert Eide Parr;  
1890-1991) –  
норвежский,  
американский  
морской  
гидробиолог.



**Бредер Чарльз**  
(Charles Marcus  
Breder, Jr.;  
1897-1983) –  
американский  
ихтиолог, морской  
гидробиолог.

«старых антропоморфических представлений об "общественном" или даже "альтруистическом" инстинкте, согласно которым стая образуется в результате "сознательных действий" отдельных особей» [Радаков, 1972, с. 24]; считается, что стабильность стаи достигается комбинацией сил «притяжения» со стороны ближайших соседей и «отталкивания» от них при сближении на дистанцию меньше комфортной; кроме того, имеет место ориентация в одном направлении.

При исследовании стайного поведения рыб в лабораторных условиях было показано, что [Радаков, 1972]:

- структура стаи далека от правильной кристаллической решетки, хотя и отличается от чисто случайной структуры [Partridge, Pitcer, 1980];
- в стае рыб нет лидера, так что организация стаи достигается групповым взаимодействием;
- стая рыб практически всегда состоит из особей одного размера, имеющих однотипные характеристики движения.

В силу факторов (а–с) в качестве простейшей модели стаи [Семовский, 1989] предлагается рассмотреть динамику системы однопородных равноправных частиц, обладающих ориентацией в пространстве. Приняв гипотезу Парра–Бредера, допускается, что каждая частица взаимодействует только со своим ближайшим соседом (может быть, с несколькими ближайшими) по закону «притяжение–отталкивание» [Семовский, 1989, с. 50]. Кроме того, вводится представление о «комфортном расстоянии», которое стремится соблюдать каждая особь-частица со своим ближайшим соседом. Если текущая дистанция больше комфортной, возникает импульс в направлении к соседу, если расстояние меньше комфортного – импульс в направлении от соседа. В силу различных причин (движение тела, неоднородность водной среды и т. п.) каждая частица в своем движении испытывает также случайные колебания, которые будем описывать процессом «белого шума». Все это позволяет записать следующую систему стохастических дифференциальных уравнений для описания динамики стаи, состоящей из  $N$  частиц:

$$\begin{aligned} dx_1 &= f(\rho(x_1, x_{(1)})) - R + d\omega_1^1, \\ &\dots\dots\dots, \\ dx_N &= f(\rho(x_N, x_{(N)})) - R + d\omega_1^N, \end{aligned}$$

где  $x_i(t)$  – положение  $i$ -ой частицы в пространстве в момент времени  $t$ ;  $\rho(x, y)$  – расстояние между точками  $x$  и  $y$ ;  $x_{(i)}$  – ближайший сосед  $i$ -ой частицы;  $R$  – комфортное расстояние;  $\omega_i^i$  – процесс «белого шума» с нулевым математическим ожиданием; функция  $f(x)$  обладает следующими свойствами:  $f(0) = 0$ ,  $f(x) > 0$  при  $x > 0$ ,  $f(x) < 0$  при  $x < 0$ .

Данная модель легко исследуется аналитически в одномерном случае, и в варианте математических расчетов на ЭВМ – в двух- и трехмерном случаях (функция  $f(x)$  берется линейной и полиномами 2-ой и 3-ей степени). Решением такой системы стохастических дифференциальных уравнений является гауссовский случайный процесс *Орнштейна–Уленбека* (процесс «красного шума»)<sup>20</sup> [Uhlenbeck, Ornstein, 1930; Гардинер, 1986, с. 151]). При этом получаются достаточно содержательные выводы. В частности, разброс особей-частиц относительно центра масс ограничен, в отличие от растущего до

<sup>20</sup> *Цветной шум*, или процесс Орнштейна–Уленбека [Гардинер, 1986], также является идеализацией реальных шумовых процессов, но в отличие от белого шума значения цветного шума в два различных момента времени связаны между собой. Процесс Орнштейна–Уленбека – эргодический и стационарный. Красный шум – может быть как синонимом цветного шума, так и обозначением естественного шума, характерного для больших водоёмов – морей и океанов, поглощающих высокие частоты. Красный шум слышен с берега от отдалённых объектов, находящихся в океане.

бесконечности разброса, в случае, когда особи не координируют свое движение. При этом движение центра масс стаи также описывается процессом



**Орнштейн Леонард**  
(Leonard Salomon Ornstein; 1880-1941) – нидерландский физик.



**Уленбек Джордж**  
(George Eugene Uhlenbeck; 1900-1988) – нидерландский, американский физик.

Орнштейна–Уленбека, т. е. за счет координации движений короткопериодные флуктуации положения отдельных особей переходят в менее хаотическое перемещение, описываемое процессом красного шума. Спектр флуктуации скорости отдельной частицы, в котором равно присутствуют все частоты, переходит в экспоненциально убывающий спектр, т. е. происходит сдвиг в область низких частот и налицо явление самоорганизации (так, как это понимается И. Пригожиным; см., например, [Николис, Пригожин, 1979]).

Интересен и еще один вывод [Семовский, 1989, с. 51-52]: оказалось, что простой взаимный стимул к поддержанию комфортной дистанции с ближайшим соседом обеспечивает целостность стаи при численном моделировании (на плоскости и в пространстве), а за счет стохастических добавок скорости стая не распадается на подстаи. При меньших значениях дисперсии процесса белого шума стая может распасться на подстаи; при увеличении дисперсии целостность стаи увеличивается, а дальнейшее повышение приводит к нестабильному режиму, приводящему к распаду стаи на первых же шагах. Таким образом, по-видимому, имеется *оптимальный диапазон дисперсий флуктуации скорости движения отдельной особи-частицы, обеспечивающий процесс самоорганизации стаи.*

Итак, на основе построения потенциально-эффективных моделей, полу-

лучены оптимальные размеры стай рыб для различных ситуаций –  $m_{opt}^{нища}$ ,

$m_{opt}^{хищ}$ ,  $m_{opt}^{целост}$  (можно добавить сюда значение стайного поведения при миграциях, размножении и пр.), которые характеризуют «мультифункциональное адаптивное значение группового поведения животных» [Мантейфель, 1987, с. 94] и вполне соответствуют следующим наблюдениям: «Многие авторы... полагают, что стая рыбы является приспособлением к миграциям. Стайное поведение рыб... облегчает им поиск пищи и обнаружение опасности. Значительное уменьшение количества истребленных мальков уже на



вторые сутки совместного содержания их с хищниками [очевидно, в результате подражания или "обучения"] дает основание расширить представление о роли стайного поведения. Таким образом, стая у рыб имеет, по-видимому, многообразное значение. Оно, несомненно, различно для разных видов и для разных возрастных групп одного и того же вида, жизнь которых проходит в разных условиях» [Радаков, 1958, с. 69]. Эти размеры зависят как от целей «объединения», так и от целого ряда физиологических и экологических параметров, что может выступать в качестве объяснения наблюдаемой регулярности численностей однородных стай.

**Принцип конкурентного исключения Гаузе** – два вида не могут существовать в одной и той же экологической нише, если их экологические потребности совпадают. Данный принцип был сформулирован и экспериментально доказан на примере конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) в 1934 г. Г.Ф. Гаузе. В терминах теории потенциальной эффективности сложных систем [Флейшман, 1971, 1982; Кибзун, 1978, 1983] принцип конкурентного исключения Гаузе формализуется следующим образом.

Рассмотрим конфликтную ситуацию между системами А и В; конфликт сводится к борьбе за некоторый важный для систем ресурс, имеющийся в ограниченном количестве  $K = const$ . До начала борьбы это количество ресурсов распределено между системами следующим образом: система А имеет  $K_A$  ресурсов, а система В имеет  $K_B = 1 - K_A$  ресурсов. Борьба ведется отдельными «схватками» за некоторую порцию ресурсов в последовательные и дискретные моменты времени  $(1, 2, \dots, t, \dots)$ .

Системы А и В имеют совокупность возможных «действий», соответственно,  $X=\{x\}$  и  $Y=\{y\}$ ; на каждой паре действий  $(x, y)$  определена некоторая функция выигрыша  $M(x, y)$ , означающая порцию ресурса, переходящего к системе А, если системы А и В выбрали действия  $x$  и  $y$ , соответственно; естественно, что система В «получает»  $-M(x, y)$  ресурсов (иными словами, В теряет эту долю ресурсов). Предполагается также, что  $|M(x, y)| < \min(K_A, K_B)$ , то есть при каждой «схватке» разыгрывается лишь малая доля ресурса. Борьба во времени не ограничена и заканчивается полным истощением первоначального количества ресурсов ( $K_A$  или  $K_B$ ) у одной из систем, что и позволяет рассматривать эту ситуацию как интерпретацию принципа конкурентного исключения Гаузе.

Действия из наборов  $X=\{x\}$  и  $Y=\{y\}$  системы А и В выбирают случайно, что позволяет, в общем случае, рассматривать не сами действия  $x$  и  $y$ , а вероятности их использования  $p_A(x)$  и  $p_B(y)$  системами А и В, соответственно. В этом случае оптимальными (цель С) будут такие стратегии систем  $A_C$  и  $B_C$ , при которых

$$\underbrace{\max_{x \in X} \min_{y \in Y}} M(x, y) = c_*, \quad \underbrace{\min_{y \in Y} \max_{x \in X}} M(x, y) = c^*, \quad c_* \leq c^*.$$

Смысл этих соотношений состоит в том, что при любой стратегии  $y$  системы  $B_C$ , система  $A_C$  получит выигрыш не меньше величины

$$\underbrace{\min_{y \in Y}} M(x, y).$$

При этом система  $A_C$  может выбирать любую стратегию  $x$ . Если для некоторых стратегий  $x_0$  и  $y_0$  имеем  $c = c^*$ , то стратегию  $(x_0, y_0)$  называют оптимальной и оптимальное количество ресурса, которое может быть получено в этом случае, будет  $M(x_0, y_0) = C_C$ . Оптимальными, в этом случае, будут и вероятности  $p_A^0 = p_A(x_0)$  и  $p_B^0 = p_B(y_0)$ .

Фиксированное значение ресурса  $K$  может быть «выиграно системой»  $A_C$  (или  $B_C$ ) с вероятностью близкой к единице за случайное время  $t$ , то есть  $K \cong t \cdot C_C$ . Таким образом, в терминологии  $(U, V)$ -обмена можно считать, что за приобретение некоторого количества ресурсов системы «расплачиваются» некоторым средним интервалом времени своего существования и мы вправе говорить о  $(t, K)$ -обмене и решать вопрос о потенциально-эффективном  $(t, K_0)$ -обмене. Другими словами, какое при фиксированном среднем времени борьбы  $t_0$  максимальное количество ресурса  $K_0$  почти достоверно может выиграть одна из систем?

Ответ на этот вопрос получен Б.С. Флейшманом [1971]: потенциально-эффективный  $(t, K_0)$ -обмен имеет место при:

$$K_0 = t_0 C_C = t_0 \underbrace{\max_{p_A} \min_{p_B}} \left\{ \sum_{x \in X} \sum_{y \in Y} M(x, y) p_A(x) p_B(y) \right\}.$$

При этом вероятность «разорения» одной из систем (конкурентного исключения) в зависимости от времени  $t$  оценивается следующим образом:

$$P_{C(t)} \begin{cases} \leq 1 - 2^{-kt + \Theta(\log t)} & \text{при } K_0 < |H_C| \cdot t, \text{ вытесняется } A_C, \\ > 2^{-kt + \Theta(\log t)} & \text{при } K_0 > |H_C| \cdot t, \text{ вытесняется } B_C, \end{cases}$$

где

$$k = \Theta_1 \cdot \log(\Theta_1/p) + (1 - \Theta_1) \cdot \log[(1 - \Theta_1) / (1 - p)], \\ 0 \leq \Theta_1 = (K_0/t - a) / (1 - a) \leq 1,$$

где для конкурентно равноценных видов  $M(x, y) = M(y, x)$  оптимальные стратегии являются равномерными распределениями с вероятностью  $p = 0,5$ ,  $a$  – любое число, отличное от 1,  $H_C$  – математическое ожидание  $M(x, y)$  при произвольных стратегиях;  $H_C = (a + 1)/2$  (для дискретной бинарной игры);  $C_C$  – как уже отмечалось выше, математическое ожидание  $M(x, y)$  при опти-

мальных в минимаксном смысле стратегиях. Условия вытеснения  $A_C$  и  $B_C$  будут, соответственно:

$$C_C < H_C < 0 \quad \text{и} \quad 0 < H_C < C_C.$$

Фундаментальная константа  $C_C$  (величина одношаговой игры в терминологии теории игр) при основном допущении, что  $|M(x,y)| \ll \min(K_A, K_B)$ , имеет смысл коэффициента линейной функции среднего накопления ресурсов от средней продолжительности игры соответствующей системы.

**Модель конкуренции нескольких популяций за ресурс.** Возможен еще один вариант формализации конкурентных отношений в терминах потенциальной эффективности. Обычно, скорость потребления некоторого ресурса ставится в зависимость от численности потребителей  $n$  (хищников) и размера  $R$  доступного ресурса (численности жертв) и задается феноменологически или выводится из механизмов конкретного явления (например, модели Лотки–Вольтерра). **А.П. Кибзун** [1978, 1983; Грин, Кибзун, 1984] попыталась ответить на вопрос: что может быть общим в любом сообществе потребителей? За основу моделирования принято аксиоматическое предположение: *если потребитель захватил ресурс, то тот уже не достанется другому*. Именно так понимается в данной модели конкуренция за общий ресурс (недостаток ресурса, а не специальные действия, направленные на угнетение конкурентов [например, аллелохимические взаимодействия]).



**Кибзун Алла Петровна**  
(Alla Kibzoun; г.р. 1950) – отечественный, канадский математик, эколог, web-программист.

Пусть  $F(n,R) \cdot \Delta t$  – количество ресурса, потребляемого популяцией хищника за время  $\Delta t$ . Функция  $F$  возрастает по  $n$  и ограничена:  $\max_n F(n,R) \leq R$ ; поэтому естественно считать, что скорость потребления ресурса описывается выпуклой функцией. Часто, вольтерровскую зависимость  $F$  от  $n$  и  $R$  задают выпуклой (например, экспоненциальной [Меншуткин, Кисляков, 1967]) функцией, хотя она может быть выведена из некоторых простых предположек вероятностного характера. Введем следующие обозначения [Кибзун, 1978, с. 182]:

- $a_1, a_2, \dots, a_n$  – потребители (хищники),
- $b_1, b_2, \dots, b_R$  – единицы ресурса (жертвы),
- $(a_i \rightarrow b_j; R, n)$  – событие «захват потребителем  $a_i$  ресурса  $b_j$  за единицу времени в условиях, когда размер ресурса  $R$  и численность потребителей  $n$ »,

- $(\bigcup_{k \neq i} a_k \rightarrow b_j; R, n) - \langle \text{захват ресурса } b_j \text{ каким-либо потребителем, кроме } a_i \rangle$ ,
- $(a_i \rightarrow b_j; R, n) - \langle \text{ресурс } b_j \text{ не захвачен потребителем } a_i \rangle$ .

Кибзун [1978, с. 182-183] принимает следующие два положения:

- невозможен одновременный захват единицы ресурса несколькими потребителями, т. е.  $P\{a_i \rightarrow b_j; a_k \rightarrow b_j; R, n\} = 0$ ;
- способность потребителя захватывать ресурс является его индивидуальной характеристикой и не зависит от поведения соседей; иными словами, условная вероятность  $P\{a_i \rightarrow b_j; R, n / \overline{\bigcup_{k \neq i} a_k \rightarrow b_j; R, n}\}$  равна безусловной вероятности  $P\{a_i \rightarrow b_j; R, n = 1\}$ ; эту последнюю вероятность, не зависящую от  $n$ , обозначим  $\alpha_{ij}$  (число  $\alpha_{ij}$  характеризует приспособленность  $i$ -го потребителя захватывать  $j$ -ю единицу ресурса).

Легко показать, что

$$P\{a_i \rightarrow b_j; R, n\} = P\{a_i \rightarrow b_j; R, n / \overline{\bigcup_{k \neq i} a_k \rightarrow b_j}\} \cdot P\{\overline{\bigcup_{k \neq i} a_k \rightarrow b_j}; R, n\} = \alpha_{ij} \cdot \left[ 1 - \sum_{k \neq j} P\{a_k \rightarrow b_j; R, n\} \right].$$

Отсюда, решая систему уравнений относительно  $x_i = P\{a_i \rightarrow b_j; R, n\}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , можно получить:

$$x_i = \frac{c_{ij}}{1 + \sum_{k=1}^n c_{kj}}, \text{ где } c_{ij} = \frac{\alpha_{ij}}{1 - \alpha_{ij}}.$$

Если допустить, что ресурс и потребители однородны (т. е.  $c_{ij} = c$ ), то

$$x_i = P\{a_i \rightarrow b_j; R, n\} = \frac{c}{1 + cn},$$

т. е. с ростом  $n$  вероятность  $i$ -ому потребителю захватить ресурс уменьшается (больше шансов, что ресурс захватят конкуренты). Далее, вероятность того, что ресурс  $b_j$  будет кем-либо захвачен, равна

$$p_n = P\{\bigcup_k a_k \rightarrow b_j; R, n\} = \frac{cn}{1 + cn};$$

очевидно, что  $\lim p_n = 1$  при  $n \rightarrow \infty$  (когда потребителей много, ресурс почти наверняка будет захвачен). Наконец, среднее количество ресурса, получаемое  $i$ -м потребителем, равно

$$F = \frac{cR}{1 + cn}$$

Пусть вероятность  $\mu$  потребителю-хищнику выжить за единицу времени пропорциональна среднему потреблению  $F$ :

$$\mu = S \frac{cR}{1 + cn},$$

тогда среднее число выживших потребителей есть

$$n' = \mu n = \frac{ScRn}{1 + cn}.$$

Используя разложение в ряд **Тейлора** функции  $e^x$ , получаем

$$n' = ScRn \cdot e^{-cn} + 0((cn)^3);$$

именно такую зависимость на основе экспериментальных данных подобрал **У. Рикер** [Ricker, 1954; Рикер, 1957, 1979; Бобырев, Криксунов, 1996], изучая выживаемость икринок ( $n$  – количество икринок,  $n'$  – количество мальков).

Пусть  $n_t$  – численность популяции в момент времени  $t$ ; тогда

$$n_{t+1} = \frac{\lambda ScRn_t}{1 + cn_t},$$

где  $\lambda$  – коэффициент рождаемости. А.П. Кибзун [1978] было доказано, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_t = \begin{cases} N, & \text{для } \lambda ScR > 1 \\ 0, & \text{для } \lambda ScR \leq 1 \end{cases},$$

где  $N$  – ненулевое решение уравнения  $N = (\lambda ScRN)/(1 + cN)$ . Таким образом, условием существования вида являются такие коэффициенты рождаемости ( $\lambda$ ), выживаемости ( $S$ ) и приспособленности к добыванию ресурса ( $c$ ), что  $\lambda ScR > 1$ . Если, например, ухудшается обеспечение популяции ресурсом (уменьшается  $R$ ), то для того, чтобы выжить, вид должен увеличить хотя бы один из этих коэффициентов.

Теперь рассмотрим ситуацию, когда за однородный ресурс конкурируют несколько видов с численностями  $n_t^{(1)}, n_t^{(2)}, \dots, n_t^{(m)}$ . Используя уже рассмотренные формализмы, запишем



**Тейлор Брук**  
(Brook Taylor;  
1685-1731) –  
британский  
математик.



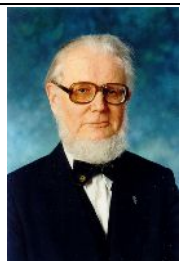
**Рикер Уильям**  
(William E. [Bill]  
Ricker;  
1908-2001) –  
канадский  
ихтиолог, эколог.

$$n_{t+1}^{(i)} = \frac{\lambda_i S_i c_i R n_t^{(i)}}{1 + \sum_{k=1}^m c_k n_t^{(k)}}.$$

Обозначим  $\beta_t = n_t^i / n_t^j$ ; тогда  $\beta_{t+1} = \beta_t (\lambda_i S_i c_i) / (\lambda_j S_j c_j)$ . Если  $(\lambda_i S_i c_i) / (\lambda_j S_j c_j) < 1$ , то  $\lim_{t \rightarrow \infty} \beta_t = 0$ .

Таким образом, численности видов ограничены ( $n_t^{(j)} < \lambda_j S_j r$ ) и при  $t \rightarrow \infty$  получаем, что  $n_t^{(i)} = \beta_t n_t^{(j)} \rightarrow 0$ ; иными словами, вид  $i$  – вымирает. Следовательно, условием выживания вида  $j$  при конкуренции с другими видами за общий ресурс является выражение:

$$\lambda_j S_j c_j = \max_i (\lambda_i S_i c_i).$$



**Росс Юхан Карлович**  
(Juhan Ross;  
1925–2002) –  
отечественный,  
эстонский биофизик,  
радиобиолог,  
физиолог растений.



**Тооминг Хейно Густавович**  
(Heino Ülo Tooming;  
1930–2004) –  
отечественный,  
эстонский  
геофизик,  
метеоролог,  
физиолог растений.

Фактически, здесь формализован принцип максимальной эффективности использования ресурса среды **Ю. Росса** [Росс, 1966, 1975а,б, 1988; Лайск и др., 1971; Бихеле и др., 1980; Росс и др., 1992] и **Х. Тооминга** [1977, 1984]. Параметр  $c_j$  характеризует способность вида добывать ресурс, а  $\lambda_j$  и  $S_j$  – характеристики усвоения ресурсов (произведение  $\lambda_j S_j$  показывает, какая часть потребляемого ресурса накапливается видом).

Все вышеизложенное можно отнести и к сообществам видов, конкурирующим за ресурсы среды. Пусть мы имеем несколько конкурирующих видов ( $n_1, n_2, \dots, n_m, \sum_i n_i = n$ ) за разнородные ресурсы  $r_1, r_2, \dots, r_l, \sum_j r_j = r$ .

Тогда среднее количество  $j$ -го ресурса, потребляемое  $i$ -ым видом, равно

$$F_{ij} = \frac{c_{ij} r_j n_j}{1 + \sum_k c_{kj} n_k} = \Gamma_{ij} n_j r_j,$$

где  $\Gamma_{ij} = \frac{c_{ij}}{1 + \sum_k c_{kj} n_k}$ . Этот коэффициент  $\Gamma_{ij}$  зависит от численностей видов

$n_k$ ; если  $\sum_k c_{kj} n_k < 1$ , то  $\Gamma_{ij} = c_{ij} + O(c_{ij})$ . Отсюда следует, что только

когда  $C_{kj}$  малы, имеет смысл считать, что коэффициенты  $\Gamma_{ij}$  постоянны для ограниченных  $n_k$ ; то есть

$$\begin{cases} \Gamma_{ij} \approx c_{ij} \approx \alpha_{ij} \\ F_{ij} \approx \alpha_{ij} r_j n_i \quad \text{для } n_i < 1 / \max_k c_{kj}, \end{cases}$$

и, следовательно, потребление пропорционально произведению количеств потребителей и ресурса. Таким образом, предположение в модели Лотки–Вольтерра о пропорциональности потребления ресурса произведению численностей конкурирующих видов и единиц ресурсов (произведению численностей «хищников» и «жертв»), четко формализовано.

Следует обратить внимание на то, что, принимая гипотезу о пропорциональности, мы на самом деле пренебрегаем именно конкуренцией: действительно, именно без конкуренции (если бы виды не «отнимали» друг у друга ресурс),  $i$ -ый вид «захватил» бы в среднем  $\alpha_{ij} r_j n_i$  единиц  $j$ -го ресурса.

Рассмотрим следующий член в разложении  $\Gamma_{ij}$  по степеням  $n_k$ :

- для  $m = 1$  и  $l = 1$  (одновидовая популяция и однородный ресурс) получаем известную логистическую кривую роста численности популяции при ограниченном ресурсе:

$$n_{t+1} = \lambda S r n_t + \lambda S c^2 r n_t^2 + O(n_t^3) = a n_t + b n_t^2;$$

- для  $m = 2$  и  $l = 1$  (конкуренция двух видов за один ресурс) получаем классическую модель конкуренции Лотки–Вольтерра:

$$\begin{cases} n_{t+1}^{(1)} = \lambda_1 S_1 c_1 r n_t^{(1)} - \lambda_1 S_1 r c_1^2 (n_t^{(1)})^2 - \lambda_1 S_1 c_1 c_2 r n_t^{(1)} n_t^{(2)} + O(n_t^3) = a_1 n_t^{(1)} - b_1 (n_t^{(1)})^2 - d_1 n_t^{(1)} n_t^{(2)} \\ n_{t+1}^{(2)} = \lambda_2 S_2 c_2 r n_t^{(2)} - \lambda_2 S_2 r c_2^2 (n_t^{(2)})^2 - \lambda_2 S_2 c_2 c_1 r n_t^{(1)} n_t^{(2)} + O(n_t^3) = a_2 n_t^{(2)} - b_2 (n_t^{(2)})^2 - d_2 n_t^{(1)} n_t^{(2)}. \end{cases}$$

Таким образом, данный подход позволил вывести «на кончике пера» те соотношения, которые в рамках *вольтеровской математической теории конкуренции* (см. раздел 5.4) задаются (предполагаются) авторами моделей аксиоматически (изначально).

**Законы системы «хищник–жертва» Вольтерра [1976].** Рассмотрим биоценоз как сложную систему  $A$ , определяемую её структурой  $|A|$  и поведением  $\bar{A}$ , которая функционирует в системе-среде  $B$  ( $|B|$  и  $\bar{B}$ ). Пусть гибель особи биоценоза зависит от  $n$  случайных независимых событий (хищничество, паразитизм, естественная смертность, нехватка пищи и пр.) с вероятностью  $q_i$  (очевидно, что особь гибнет только от одной из причин – не может быть убита многократно; см. выше и работы [Кибзун, 1978, 1983]). Было показано [Флейшман, 1971, 1982; Брусиловский, 1975; Брусиловский, Розенберг, 1978], что вероятность гибели одной особи задается выражением:

$$Q = \left\{ 1 + \left[ \sum_{i=1}^n (q_i^{-1} - 1)^{-1} \right]^{-1} \right\}^{-1}.$$

Если  $q_i = q = const$ , то может быть получена следующая асимптотика изменения вероятности гибели особи:

$$Q(n) = \frac{1}{1 + (1 - q)/nq} = \begin{cases} 0, & \text{если } q \approx 0(n^{-\gamma}), \gamma > 1, \\ const, & \text{если } q \approx const/n, \\ 1, & \text{если } q \approx 0(n^{-\gamma}), 0 < \gamma < 1. \end{cases}$$

Таким образом, при неограниченном росте числа причин смертности для того, чтобы вероятность гибели стремилась к нулю, необходимо «уменьшать» вероятность гибели особи от одной причины существенно быстрее, чем  $1/n$  ( $n^{-\gamma}$ ,  $\gamma > 1$ ). Вероятность гибели система (особь) может уменьшить только путем расходования каких-либо ресурсов. Отсюда следует, что для выживания системы необходимо воспроизводство ресурсов с более высокой скоростью, чем скорость прироста числа причин смертности. Этот факт, полученный из модели потенциальной эффективности, интерпретируется как более быстрый рост численности жертвы, по сравнению с хищником. Иными словами, получаем объяснение этого наблюдаемого в природе явления.



**Сидорин  
Александр  
Петрович**  
(г.р. 1946) –  
отечественный  
математик.

Представляет интерес и такая интерпретация вероятности  $Q$  для  $n = 2$ :

$$Q(2) = (q_1 + q_2 - 2q_1q_2) / (1 - q_1q_2),$$

где  $q_1$  – вероятность гибели особи от «внутренних» причин (т.е. под воздействием системы  $A$ ),  $q_2$  – вероятность гибели под воздействием факторов среды (системы  $B$ ; «внешние» факторы). Если далее допустить, что  $q_1 = q_2 = q$ , то  $Q(2) = 2q/(1 + q)$ ;

Интересно, но несколько с иных позиций к сходным «потенциально-эффективным оценкам» пришли Ю.М. Свирежев и **А.П. Сидорин** [1979,



с. 852-853], которые изучали поведение «вольтерровских систем» под воздействием случайных возмущений (типа «белого шума») вблизи критических точек малых значений биомасс. В частности, они рассматривали уравнение Вольтерра для отдельного вида с учетом случайных возмущений в следующем виде:

$$\dot{y} = \gamma xy(1 - y) + \sigma xy(1 - y)\xi,$$

где  $y$  – относительная биомасса вида,  $x$  – стационарное значение биомассы,  $\gamma$  – коэффициент компенсации,  $\xi$  – белый шум,  $\sigma$  – его интенсивность; в такой формулировке модели  $y(t)$  – непрерывный марковский процесс, поведение которого определяется в соответствии с **В. Феллером** [1964] коэффициентами сноса  $b(y) = \gamma xy(1 - y)$  и диффузии  $a(y) = \sigma^2 x^2 y^2 (1 - y)^2$ . После ряда преобразований (см. [Свирижев, Сидорин, 1979, с. 853], переходная плотность вероятности при данных коэффициентах сноса и диффузии имеет логарифмически нормальное распределение в окрестности  $y = 0$  (соответствует вырождению вида):

$$\rho(y, y_0, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi t \sigma xy}} \exp \left\{ -\frac{1}{2\sigma^2 x^2 t} \left[ \ln \frac{y}{y_0} - \left( \gamma x - \frac{\sigma^2 x^2}{2} \right) t \right]^2 \right\}$$

со средним значением  $m_y = y_0 \exp(\gamma xt)$  и дисперсией  $\sigma_y^2 = m_y^2 [\exp(\sigma^2 x^2 t) - 1]$ .

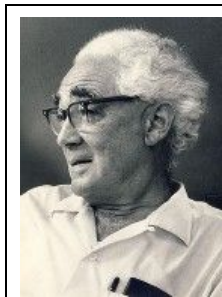
Аналогичный результат (логарифмически нормальное распределение) получается и в окрестности  $y = 1$  (соответствует стационарному состоянию), только здесь

$$m_y = 1 - (1 - y_0) \exp(-\gamma xt) \quad \text{и} \\ \sigma_y^2 = [\exp(\sigma^2 x^2 t) - 1] (1 - y_0^2) \exp(-2\gamma xt).$$

И вот здесь проявляется аналогия с потенциальной эффективностью: рассмотрение в окрестности  $y = 1$  свидетельствует о том, что среднее с ростом времени стремится к 1, а дисперсия «ведёт» себя как вероятность выгодного ( $U; V$ )-обмена:

$$\sigma_y^2 = \begin{cases} \text{убывает, если } \gamma > \sigma^2 x / 2 \\ \text{возрастает, если } \gamma < \sigma^2 x / 2 \end{cases},$$

что соответствует условиям устойчивости стационарного состояния.



**Феллер  
Вильям  
[Уильям]**  
(William Feller;  
1906-1970) –  
хорватский,  
американский  
математик.

### Оптимизационная модель выживания сообщества, потребляющего ограниченный ресурс.

Рассмотрим модель живучести, предложенную А.П. Кибзун [1977, 1983; Крапивин, 1978; Флейшман и др., 1979]. Пусть  $V$  – способность сообщества добывать некоторый ресурс (например, в имитационной модели **Дж. Форрестера** [феноменологический подход; см. раздел 3.3] под  $V$  понимается размер промышленного потенциала). Обозначим через  $F(V) \cdot \Delta t$  ресурс, добываемый за время  $\Delta t$ . Показано (см., например: [Крапивин, 1978, с. 135]), что при ряде условий,

$$dV/dt = -\theta_V V + (u_V F)/T = (u_V F - \rho V)/T,$$

где  $\theta_V$  – коэффициент износа,  $T = b_1^{-1}$  – ресурс, который затрачивается на создание новой единицы  $V$ ,  $b_1 = V_{1+\Delta t}/V_1$  – коэффициент воспроизводства,  $u_V = u_\Delta + u_n$  – доля  $V$ , направляемая на обеспечение функционирования и развития промышленного потенциала ( $u_\Delta$ ) и удовлетворение нужд сообщества ( $u_n$ ),  $\rho = \theta_V T$ .

При аналогичных допущениях воспроизводство численности сообщества описывается следующим образом:

$$dn/dt = (u_n F - \lambda n)/m,$$

где  $m$  – ресурс, способствующий рождению новой единицы сообщества,  $\lambda = \theta_n m$  – ресурс, необходимый для удовлетворения нужд единицы сообщества.

Анализ системы уравнений  $dV/dt$  и  $dn/dt$  позволяет сделать следующие выводы:

- при постоянном промышленном потенциале  $V$  численность сообщества выходит на стационарный уровень  $n_V = (F - \rho V)\lambda^{-1}$ ;
- при росте  $V$ , когда доля вкладов  $u_V$  постоянна,  $F(V)$  – выпуклая функция и  $u_V F'(0) > \rho$ , также существует  $\lim_{t \rightarrow \infty} V(t) = V^* > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} n(t) = n^*$ ;
- увеличение промышленного потенциала ( $V$ ) после того, как он достигнет значения  $V(\rho)$ , невыгодно, т. к. оно влечет больший рост удовлетворения нужд сообщества.

**Форрестер  
Джей**  
(Jay Wright  
Forrester;  
г.р. 1918) –  
американский  
математик,  
системолог.



Если мы имеем систему из нескольких функционирующих на одном ресурсе сообществ, то в конкурентной борьбе выживает  $j$ -ое сообщество, для которого  $\rho_j = \min_{1 \leq i \leq k} \rho_i$ . Таким образом, конкурентная борьба вынуждает сообщество уменьшать  $\rho$  (не просто наращивать  $V$ , а качественно развивать его). При этом быстро растет  $\lambda$  (увеличиваются затраты на образование, управление и пр.). Если  $\rho \rightarrow 0$  и  $\lambda \rightarrow \infty$ , то

$$\max(n^* v^*) = (F - \rho V(\rho)) \lambda^{-1} \leq R \lambda^{-1} \rightarrow 0 \quad (\rho \rightarrow 0);$$

иными словами, при ограниченном ресурсе развивающееся сообщество вымирает. Собственно говоря, именно в этом и состоит противоречивость развития сообщества с ограниченным ресурсом.

Замечательной особенностью этих выводов является то, что *они получены аналитически*, в то время как Форрестеру потребовалось строить имитационную модель и разрабатывать специальное математическое обеспечение для ее реализации.

### Пример 10.2.1. Закон оптимизации предотвращения катаклизмов.

Рассмотрим биоценоз как сложную систему  $A$ , взаимодействующую с системой-средой  $B$ . Будем считать, что «целью» такого биоценоза является нормальное функционирование на протяжении некоторого интервала времени  $[0, t]$ , где  $t$  может быть конечной, бесконечной или же случайной величиной. Функционирование биоценоза, как уже отмечалось (глава 5, пример 5.3.6), протекает в среде, в которой могут возникнуть события, представляющие угрозу его нормальному функционированию – будем называть их *катаклизмами*.

Условие нормального функционирования биоценоза на протяжении интервала времени  $[0, t]$  состоит в осуществлении одного из двух следующих событий:

- случайная величина  $X$  «время до наступления катаклизма» примет значение больше  $t$  ( $X > t$ ), т. е. катаклизм на протяжении рассматриваемого интервала времени не наступит;
- случайная величина  $X$  примет значение больше того, которое примет случайная величина  $Y + Z$  – «время, необходимое системе для распознания  $[Y]$  и предотвращения  $[Z]$  катаклизма», и меньше  $t - \{(Y + Z) < X < t\}$ , т.е. система успеет подготовиться к наступлению катаклизма.

Тогда, вероятность нормального функционирования биоценоза на протяжении рассматриваемого интервала времени имеет вид [Брусиловский, Розенберг, 1978, 1979а; Розенберг, 1984]:

$$P = P(X > t) + P\{(Y + Z) < X < t\}.$$

Как было показано Б.С. Флейшманом [1982, с. 236] и уже обсуждалось выше, вероятность гибели особи от  $n$  причин задается следующим выражением:

$$1 - P(X > t) = Q(n) = \left\{ 1 + \left[ \sum_{i=1}^n (q_i^{-1} - 1)^{-1} \right]^{-1} \right\}^{-1},$$

которое при  $q_i = q = \text{const}$  имеет (повторюсь) следующую асимптотику изменения вероятности гибели особи с ростом  $n$ :

$$Q(n) = \frac{1}{1 + (1 - q)/nq} \begin{cases} 0, & \text{если } q \approx 0(n^{-\gamma}), \quad \gamma > 1, \\ \text{const}, & \text{если } q \approx \text{const}/n, \\ 1, & \text{если } q \approx 0(n^{-\gamma}), \quad 0 < \gamma < 1. \end{cases}$$

Таким образом, так как вероятность гибели система может уменьшить только путем расходования каких-либо ресурсов, для её выживания необходимо воспроизводство ресурсов с более высокой скоростью, чем скорость прироста числа причин смертности. Это объясняется следующим образом. При увеличении числа катастроф с  $n$  на  $(n + 1)$ , для того, чтобы вероятность выживания системы осталась прежней –  $P(n) = 1 - Q(n)$ , – необходимо выделять ресурсы не только на предотвращение  $(n + 1)$ -й катастрофы, но и на уменьшение вероятностей гибели системы  $q_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) от прежних катастроф.

Обозначим законы распределения случайных величин  $X$  и  $(Y + Z)$ , соответственно,  $F_X(\tau)$  и  $F_{Y+Z}(\tau)$ . Тогда (см. выше главу 5, раздел 3)

$$P\{(Y + Z) < X < t\} = 1 - F_X(t) + \int_0^t F_{Y+Z}(\tau) dF_X(\tau).$$

При этом  $Z$  (время на предотвращение катаклизма) случайно только в силу случайной природы факторов, действующих на время подготовки. Учитывая это соотношение,  $q_i$  раскрываются в рамках нашей модели следующим образом:

$$q_i = 1 - p_i = F_{X_i}(t) + \int_0^t F_{Y_i+Z_i}(\tau) dF_{X_i}(\tau),$$

где  $X_i$ ,  $Y_i$ ,  $Z_i$  имеют прежний смысл применительно к  $i$ -ой катастрофе, причем, все они – независимы между собой. Задача предотвращения катастроф как вероятностная «задача успеваемости» была сформулирована **П.М. Брусилловским** [1975]. Задавая различные законы функциям распределения  $F_{X_i}(t)$



**Брусилловский  
Павел  
Михайлович**  
(г.р. 1947) –  
отечественный,  
американский  
математик,  
системолог,  
эколог.

и  $F_{Y+Z}(t)$  можно синтезировать некоторые «индексы климаксовой адаптации» для ранжирования экосистем по оси их устойчивости [Брусилковский, Розенберг, 1979а]; см., также, пример 5.3.6.

Рассмотрим случай, когда  $X_i$  и  $Y_i + Z_i$  подчиняются нормальному закону распределения с параметрами  $m_{X_i}$ ,  $\sigma_{X_i}$  и  $m_{Y_i+Z_i}$ ,  $\sigma_{Y_i+Z_i}$ , соответственно. Тогда, при  $t \rightarrow \infty$

$$P(Y + Z < X) = \frac{1}{2} + \Phi\left(\frac{m_X - m_{Y+Z}}{\sigma_X + \sigma_{Y+Z}}\right),$$

где  $\Phi(\dots)$  – монотонно возрастающая и нечетная функция Лапласа. Таким образом, если среднее время наступления стресса  $m_X$  меньше среднего времени подготовки  $m_Z$ , то максимальная вероятность нормального функционирования системы, существованию которой угрожает этот стресс, оказывается строго меньше 0,5; в противном случае, эта вероятность в итоге расходования соответствующего количества ресурсов может быть сделана как угодно близкой к 1.

Рассмотрим случай, когда цель системы – нормальное функционирование на промежутке времени  $[0, T]$ , где  $T$  – уже случайная величина с законом распределения  $F_T(\tau)$ , независящая от  $X_i$ ,  $Y_i$ ,  $Z_i$ . Обозначим через  $P_i(t, R_i)$  вероятность нормального функционирования системы на протяжении времени  $[0, t]$  в предположении, что система может погибнуть только от наступления  $i$ -го стресса и что система израсходует на подготовку к нему количество ресурса  $R_i$ . Тогда,

$$P_i(t, R_i) = 1 - F_{X_i}(t) + \int_0^t F_{Z_i}(\tau, R_i) dF_{X_i}(\tau),$$

и вероятность нормального функционирования системы в этом случае –

$$P(R) = \prod_{i=1}^n \int_0^\infty P_i(t, R_i) dF_{X_i}(\tau), \quad R_1 + R_2 + \dots + R_n \leq R.$$

Пусть

$$F_{X_i}(\tau) = 1 - \exp\left\{-\frac{\tau}{m_{X_i}}\right\} \quad \text{и} \quad F_{Z_i}(\tau, R_i) = 1 - \exp\left\{-\frac{\tau}{m_{Z_i}(R_i)}\right\}$$

т. е. и времена подготовки, и времена наступления стрессов подчиняются показательному закону. Тогда



**Лаплас**  
**Пьер-Симон**  
(Pierre-Simon  
Laplace;  
1749-1827) –  
французский  
математик,  
астроном.

$$P_i(Z_i < X_i) = \int_0^t \left[ 1 - \exp\left\{-\frac{\tau}{m_{Z_i}(R_i)}\right\} \right] \cdot \frac{1}{m_{X_i}} \cdot \exp\left\{-\frac{\tau}{m_{X_i}}\right\} d\tau =$$

$$= 1 - \exp\left\{-\frac{t}{m_{X_i}}\right\} - \frac{m_{Z_i}(R_i)}{m_{X_i} + m_{Z_i}(R_i)} \cdot \left[ 1 - \exp\left\{-\frac{t}{m_{X_i}} - \frac{t}{m_{Z_i}(R_i)}\right\} \right]$$

и вероятность нормального функционирования в этом случае будет

$$P(t, R) = \prod_{i=1}^n \left\{ 1 - \frac{m_{Z_i}(R_i)}{m_{X_i} + m_{Z_i}(R_i)} \cdot \left[ 1 - \exp\left\{-\frac{t}{m_{X_i}} - \frac{t}{m_{Z_i}(R_i)}\right\} \right] \right\}.$$

Пусть

$$m_{Z_i}(R_i) = s_i \exp(-k_i R_i), \quad i = \overline{1, n},$$

где  $k_i$  – коэффициент, который характеризует «качество» расходования ресурсов на подготовку к  $i$ -му стрессу (*эффективность подготовки системы к  $i$ -му стрессу*). Задача оптимального управления процессом подготовки системы к стрессам сводится к нахождению такого набора  $\{R_i\}$ , чтобы вероятность нормального функционирования системы  $P(t, R)$  достигала максимума при условии  $R_1 + R_2 + \dots + R_n \leq R$ ,  $R_i \geq 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  [Брусиловский, Розенберг, 1979а].

В частном случае, когда  $k_i = k = \text{const}$ ,  $P_{\max} = (1 - \xi_0/k)^n$ , где  $\xi_0$  – решение уравнения

$$\sum \frac{1}{k_i} \ln \frac{s_i}{m_{X_i}} \left( \frac{k_i}{\xi} - 1 \right) = R.$$

Нахождение этого максимума  $P_{\max}$  позволяет заключить, что оптимальная стратегия системы при подготовке к наступлению  $n$  стрессов определяется количеством ресурсов, имеющихся в её распоряжении (кто бы в этом сомневался...). Правда, если количество ресурсов  $R$  велико, то система должна готовиться к наступлению каждого из  $n$  стрессов. При этом количество ресурсов, вкладываемое системой на подготовку к конкретному стрессу, определяется опасностью наступления этого стресса и эффективностью подготовки системы к его наступлению. При равных эффективностях большее количество ресурсов расходуется на подготовку к стрессу, опасность наступления которого больше. Если количество ресурсов, имеющихся в распоряжении системы, мало, то она должна готовиться к наступлению только некоторых стрессов (только тех, для которых справедливы, получаемые в результате моделирования, некоторые соотношения [Брусиловский, Розенберг, 1979а, с. 12]). Система начинает подготовку к наступлению стресса только в том случае, если выполняются два условия: опасность наступления этого стресса и эффективность подготовки к его наступлению достаточно велики.

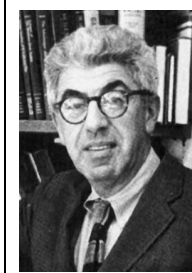
В концепции устойчивости популяций [Одум, 1986; Гиляров, 1990; Розенберг и др., 1999] различают два основных подхода – *регуляционизм* (относительно стабильные популяции контролируются, в основном, зависимыми от плотности пределами увеличения популяции сверх допустимой численности) и *стохастизм* (базируется на другой гипотезе: считается, что «равновесный уровень численности» – это артефакт усреднения за длительный срок). Во втором случае, популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуаций. Более того, по мнению сторонников стохастизма, размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами [в нашем случае – вероятностью  $P\{(Y + Z) < X\}$ ]; сторонники регуляционизма считают, что размещение популяций обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика – биотическими (как правило, зависящими от плотности [Гиляров, 1990]).

Рассмотренные модели потенциальной эффективности вполне соответствуют представлениям стохастизма при описании структуры и динамики популяций и сообществ.

### 3. Законы сохранения

Принципиальное отличие законов сохранения от других естественнонаучных законов нашего мира состоит в том, что они не теряют своего смысла при замене одной системы координат или отсчета на другую, то есть базируются на эвристическом принципе, позволяющем *независимо от накопленного опыта отбирать более совершенные законы*.

Иными словами, законы сохранения – это такие закономерности, согласно которым численные значения некоторых величин не изменяются со временем. Например, *закон сохранения и превращения энергии*<sup>21</sup> приобрел права всеобщего закона Природы, объединяющего живую и неживую Природу в виде *первого начала термодинамики* – сохраняется энергия, а не теплота (ссылка на школьную программу: [Коршунова, 2005]). И этот закон полностью применим к экосистемам (в соответствии с законом **Б. Коммонера** [1974] «Всё должно куда-то деваться – *everything*



**Коммонер Барри** (Barry Commoner; 1917–2012) – американский эколог, общественный деятель.

<sup>21</sup> Кроме того, в современной физике под законами сохранения, наряду с сохранением полной энергии, понимают сохранение импульса и момента импульса (они определяют динамику и галактик, и элементарных частиц), а также ряд других законов сохранения, например закон сохранения странности и некоторых квантовых чисел.

*must go somewhere»*), так как энергия может лишь превращаться из одной формы в другую, но она никогда и никуда не исчезает (баланс превращения энергии). *Второй закон термодинамики* (направленность перехода энергии) в экологии выражается утверждением о преобразовании концентрированной энергии в рассеянную<sup>22</sup>. Основной посылкой, в рамках которой действует этот второй закон, является изолированность системы, что для экосистем можно наблюдать лишь в достаточно редких или искусственных случаях. Наконец; *третий закон термодинамики* (недостижимость абсолютного нуля) – достаточно сложен для интерпретации на «экологическом языке».

Для законов сохранения, как, впрочем, и для любых других законов, можно установить некую иерархическую соподчиненность. Наиболее многочисленны законы, описывающие системы и явления, сформулированные на основе обобщения экспериментальных данных. Часто они носят приближенный характер, и область их применения достаточно узка. Такие законы являются *частными*. Если же абстрагироваться от внешнего эффекта и раскрыть его внутренний механизм, то целый ряд на первый взгляд не связанных явлений объединится в классы или системы. Эти системы явлений можно будет описать единым законом, называемым *фундаментальным*. Наконец, если и дальше обобщать фундаментальные законы, еще глубже уходя во внутреннюю структуру систем (объяснять явления, строить теории и выводить законы, например, биосферного уровня на «языке» атомов и элементарных частиц), то созданные на этой основе законы называют *универсальными*. Например, *теория Великого объединения взаимодействий (теория всего)*<sup>23</sup> [англ.

<sup>22</sup> В экологии имеет место даже *гипотеза однонаправленности потока энергии* [Реймерс, 1990, Розенберг и др., 1999] – представление о потоке энергии через продуценты к консументам и редуцентам с падением величины потока на каждом трофическом уровне (в результате процессов жизнедеятельности). Поскольку в обратный поток (от редуцентов к продуцентам) поступает ничтожное количество от исходной энергии (не более 0,25%), говорить о «круговороте энергии» нельзя. Именно эта гипотеза выступает в качестве ограничителя прямых аналогий и оценок эколого-экономических систем в «экологической валюте» (деньги циркулируют, а энергия движется в одном направлении [Odum, 1971, 1983, 2007]; см. также [Одум, 1975, с. 55]) и на этом основана их критика [Краснощеков, Розенберг, 1990, 1999; Розенберг, 1994].

<sup>23</sup> Напомним, что Иеремия – прадед Йона Тихого (польск. *Ijon Tichy*) из научно-фантастических рассказов **С. Лема** ("Звездные дневники Йона Тихого", Путешествие 28) – работал над «Общей Теорией Всего на Свете»...





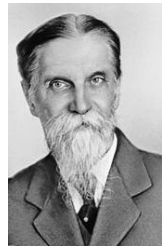
*Theory of Everything, TOE*], *единая теория поля*) пытается объединить четыре известных взаимодействия (сильного взаимодействия, слабого взаимодействия, электромагнитной силы и силы притяжения), т. е. свести их к одной Природе [Визгин, 1985].

Однако, столь прямые «физические аналогии» уместны, как это уже подчеркивалось в главе 1, раздел 4, для простых свойств сложных закрытых систем и «не проходят» для сложных. В физических терминах концентрированную энергию можно определить как обладающую низкой степенью энтропии, т. е. характеризующуюся *меньшей степенью беспорядка* (в результате концентрации энергии происходит «выведение» беспорядка из системы во внешнюю среду). В отличие от концентрации рассеяние энергии сопровождается *возрастанием беспорядка* в системе. Если система останется закрытой, то она окажется полностью дезорганизованной (придет в состояние максимального беспорядка, соответствующего установлению теплового равновесия в системе). Именно этим обстоятельством были вызваны попытки «расширения» термодинамических представлений применительно к открытым биосистемам вообще, и экосистемам – в частности.



**Подолинский  
Сергей  
Андреевич**  
(1850-1891) –  
отечественный  
физик, врач,  
философ.

**Тимирязев  
Климент  
Аркадьевич**  
(1843-1920) –  
отечественный ботаник,  
физиолог растений,  
чл.-корр. Императорской  
Санкт-Петербургской  
и РАН.



Пытаясь найти естественнонаучные основы социализма, одним из первых энергетический подход к экономическим и биосистемам применил **С.А. Подолинский**, который в 1880 г. в своей монографии [Подолинский, 1991] развил идеи об энергетике жизни, возможностях измерения в физических величинах экономических процессов и автотрофности человечества (последние идеи развивали в своих работах В.И. Вернадский, Д.И. Менделеев, **К.А. Тимирязев**<sup>24</sup> и др.). Подолинский подчеркивал, что человек способен сознательно увеличивать количество энергии, накапливаемой на земной по-

<sup>24</sup> Не удержусь и приведу цитату из публичной лекции К.А. Тимирязева [1957, с. 53-54], прочитанной в 1883 г. и посвященной столетию открытия круговорота углерода в природе: «В далеком будущем получим возможность судить и о том, насколько совершенны те искусственные процессы получения органического вещества, которые, конечно, рано или поздно, подражая растению, выработают физика и химия... Тогда станет понятно, что каждый луч солнца, не уловленный нами, а бесплодно отразившийся назад в мировое пространство, – кусок хлеба, вырванный изо рта отдаленного потомка...».

верхности: «Мы вовсе не будем здесь входить в рассмотрение спорных пунктов, касающихся первого появления организмов. Укажем только на один факт, самый важный, по нашему мнению: химические лучи Солнца, недействительные по отношению к некоторым соединениям, например угольной кислоте, аммиаку и пр., при той температуре, с которой они доходят на земную поверхность, получают способность разлагать их при помощи растений. Следовательно, мы были только относительно правы, говоря прежде, что эти лучи все отражались или превращались в теплоту. Так оно было вначале, но, зная зависимость химических действий от разных обстоятельств, кажущихся побочными, например продолжительности действия, количества присутствующих веществ, формы их распределения, диффузии, электрических процессов и пр., мы должны предполагать, что химические лучи Солнца, недействительные для разложения углекислоты, аммиака и составных частей почвы при обыкновенных обстоятельствах, могут стать действительными при каком-нибудь *особом сочетании этих обстоятельств* (выделено автором. — Г.Р.)... Количество солнечной энергии, принимающей на земной поверхности вид энергии более превратимой, несомненно, постепенно увеличивается. Количество растений, животных, людей теперь несомненно более, чем было в эпоху первого появления человека. Многие бесплодные места возделаны и закрыты роскошной растительностью. Урожаи во всех цивилизованных странах возросли. Число домашних животных и особенно число людей значительно увеличилось. Что бы ни говорили о многочисленности стад диких животных, но несомненно, что домашние животные и люди в сумме представляют более живого вещества и потребляют большее количество питательного материала, накапливаемого растениями, чем одни дикие животные. Мы видим, правда, что существуют страны, бывшие богатыми и превращенные чуть не в пустыни, но такие факты слишком явно зависели от ошибок в хозяйстве. В общем же, нельзя не признать увеличения производительности питательного материала, заключающего запас превратимой энергии на земной поверхности, со времени появления человечества» [Подолинский, 1991, с. 25, 33].

Очень интересным в данном контексте является различие Подолинским «рассеяния» и «расхищения» энергии: «под именем расхищения энергии мы должны понимать явления, противоположные труду. Если мы называем трудом все действия, увеличивающие бюджет превратимой энергии человечества, то расхищением мы должны назвать все действия людей, ведущие к уменьшению этого бюджета. Мы говорим действия людей, потому что и помимо таких действий происходит постоянная растрата энергии в пространство, но это есть только *рассеяние*, а под именем *расхищения* мы понимаем увеличение этого рассеяния особыми действиями людей, имеющими

неизбежным своим результатом растрату *лишних* количеств энергии (*выделено автором. – Г.Р.*)» [Подолинский, 1991, с. 77].

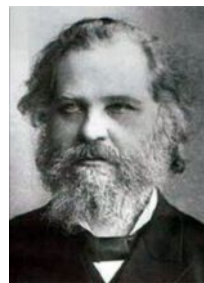
Не останавливаясь больше на разборе этой работы, которая на много опередила свое время (отошлю к интересным заметкам на этот счет П.Г. Кузнецова [1991] и к некоторым разделам монографии **О.Л. Кузнецова** с соавторами [2000]), подчеркну лишь тот факт, что она оказала заметное влияние на представления В.И. Вернадского о биосфере и ноосфере.

**Н.А. Умов** в докладе, представленном на XI съезде русских естествоиспытателей и врачей 20 декабря 1901 г., высказал мысль о том, что «мы имеем два закона термодинамики, управляющих процессами природы; мы не имеем закона или понятия, которое включило бы процессы жизни в процессы природы. Существование в природе приспособлений отбора, восстанавливающих стройность и включающих в себя живое, должно, по-видимому, *составить содержание этого третьего закона*<sup>25</sup> (*выделено мной. – Г.Р.*)» (цит. по: [Чесноков, 2001, с. 105]). Как справедливо подчеркнул О.Л. Кузнецов с соавторами [2000], по существу, в поиске этого «закона» и лежат работы представителей «русского космизма», на которых кратко остановлюсь далее.

В 30-40-х годах прошлого века было сформулировано, так называемое, *правило десяти процентов (пирамида энергий Станчинского-Линдемана* [Дедю, 1990; Реймерс, 1990; Розенберг и др., 1999]) – среднemaxимальный переход 10% энергии (или вещества в энергетическом выражении) с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой, как правило, не ведет к неблагоприятным для экосистемы в целом и теряющего энергию трофического уровня последствиям. Это первый пример «энергетического видения» экологических проблем. «Представляет, по-моему, совершенно исключительный интерес подвергнуть биоценотическое равновесие *количественному исследованию именно с энергетической стороны*, так как эта сторона составляет, несомненно, основу всех прочих от нее зависящих явлений (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Станчинский, 2004, с. 229]. Очень важными, в контексте обсуждаемой проблемы, представляются третий и восьмой выводы классической работы Р. Линдемана [Lindeman, 1942; Линдеман, 2004, с. 257]: «Чем



**Кузнецов Олег Леонидович** (г.р. 1938) – отечественный геофизик.



**Умов Николай Алексеевич** (1846-1915) – отечественный физик.

<sup>25</sup> Естественно, третье начало термодинамики не имеет отношения к «третьему закону», о котором говорил Н.А. Умов.

дальше отстоит организм от исходного источника энергии (солнечной радиации), тем менее вероятно, что он будет зависеть только от предшествующего трофического уровня как источника энергии... Эффективность консументов разных уровней (оцененная на основе весьма скудных данных), по-видимому, может возрасти на протяжении всех водных фаз сукцессии».

Таким образом, пищевая пирамида из пяти уровней дает только  $10^{-5}$  первичной продукции. Следовательно, верхний уровень пирамиды (чаще всего, это крупные хищники) может поддерживаться только при эксплуатации очень обширных территорий – «популяция тигров не может существовать на очень маленьком острове» [Маргалев, 1992, с. 119]. Интересный образец достаточно длинной пищевой цепи (семь уровней) продемонстрирован на примере спермацетовых китов – в стратифицированных и гетерогенных условиях обитания киты «знают», как определять местонахождение крупных кальмаров, те в свою очередь «знают», как добывать себе пищу и т. д. [Маргалев, 1992].

**Э.С. Бауэр** [1935, с. 43, 50; Винберг, 1984; Зотин, Зотина, 1993; Левич, 1993в] сформулировал всеобщий закон биологии (*принцип устойчивого неравновесия живых систем*): «Все и только живые системы никогда не быва-



**Бауэр Эрвин  
Симонович**  
(1890-1937[?]) –  
венгерский,  
отечественный  
биолог-  
теоретик.

ют в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях... состояние работоспособности живых систем получается согласно приведенному нами выше принципу за счет работы самой системы. Работоспособность живых систем получа-

ется не непосредственно благодаря притоку энергии из существующего независимо от системы источника энергии. *Живая система создает источник энергии, разности потенциала, за счет существующей в системе свободной энергии.* Это означает, что она работает против равновесия системы при существующей окружающей среде. Дело в том, что источником энергии для животных организмов является, как мы знаем, химическая энергия питания, которая освобождается путем расщепления пищи (*выделено мной. – Г.Р.*). Таким образом, Бауэр считал, что любая живая система с момента своего возникновения уже одарена неким запасом избыточной энергии по сравнению с окружающей ее неживой средой. «Эта энергия обеспечивает активность (постоянно реализуемую работоспособность), а вся работа живой системы направлена на возрастание или, по меньшей мере, на сохранение достаточного для продолжения жизнедеятельности уровня активности» [Воейков, 1997, с. 187].

В.И. Вернадский, знавший и ценивший работы С.А. Подолинского, в учении о живом веществе исследовал природный механизм накопления «свободной энергии» в биосфере, а процесс активного функционирования «концентрированной энергии» под влиянием трудовой деятельности человека изложен им в учении о ноосфере: «Уменьшение энергии, её рассеяние в виде тепла, *не имеет места в жизни* (такой, как мы её понимаем) зеленых хлорофилльных растений или автотрофных микробов, взятых в природном аспекте, т.е. неразрывно от биосферы. Наоборот, в силу факта существования этих организмов *количество свободной энергии, способной производить работу, очевидным образом увеличивается к концу их жизни* в окружающей природе ходом геологического времени. Мы видим, что создается этим путем сложный единый комплекс самодовлеющих организмов, активная энергия которых при одной и той же исходной, непрерывной, но не увеличивающейся энергии Солнца – увеличивается. Она увеличивается в ходе геологического времени. Это увеличение активной энергии сказывается в увеличении сознательности и в росте влияния в биосфере в геохимических процессах единого комплекса жизни (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Вернадский, 1954, с. 219].

**Н.Г. Холодный** в 1947 г., рассматривая проблему возникновения и развития жизни на Земле, писал: «Если последовательные исторические изменения косной материи на заре существования нашей планеты в основном определялись потерей тепла, отдачей энергии в мировое пространство, то теперь, с появлением биосферы, на первый план, наоборот, выступают процессы, связанные с поглощением энергии из того же мирового пространства – главным образом в виде солнечного излучения... Значительное влияние на характер эволюции живого вещества должна была оказывать также зависимость организмов от притока



**Холодный  
Николай  
Григорьевич**  
(1882-1953) –  
отечественный  
ботаник,  
физиолог  
растений,  
микробиолог.

энергии извне... Количество лучистой энергии, поступающей на поверхность Земли, ограничено. Следовательно, между различными организмами, населяющими эту поверхность, с течением времени неизбежно должно было возникнуть соперничество» (цит. по: [В. Чесноков, 2001, с. 106])<sup>26</sup>. И еще.

энергии извне... Количество лучистой энергии, поступающей на поверхность Земли, ограничено. Следовательно, между различными организмами, населяющими эту поверхность, с течением времени неизбежно должно было возникнуть соперничество» (цит. по: [В. Чесноков, 2001, с. 106])<sup>26</sup>. И еще.

<sup>26</sup> В "Избранных трудах" Н.Г. Холодного [1982, с. 162-163] эти слова звучат сходно, но несколько иначе: «В эволюции мировых тел можно различить два основных этапа. Первый – экзотермический – сопровождается постепенным охлаждением тела вследствие отдачи им энергии (главным образом, лучистой) в мировое пространство. Это период медленных, но глубоких изменений вещества, выражающихся в постепенном усложнении состава и структуры сначала минеральных, а затем возникающих позже органических компонентов данного мирового тела. Второй этап – эндотермический – характеризуется поглощением лучистой энергии из окружающего космического пространства. Эволюция материи на этом этапе сосредотачивается главным образом в поверхностных слоях охладившегося мирового тела (планеты) – в биосфере».

«Принцип сохранения может быть распространен также на клеточный и организменный уровень, но тогда это будет уже не принцип биохимической универсальности<sup>27</sup>, а более общий принцип сохранения – наследственность» [А. Козлов, 1988, с. 15].

Многие исследователи пытались на основе второго начала термодинамики объяснить функционирование и структурную организацию живой природы. Безуспешность этих попыток косвенно свидетельствует о неполноценности начала для описания живой самоорганизующейся природы [Свентицкий Иг., Свентицкий И., 2004]. И здесь важно понимание того, что «второе начало, также как и первое, взято только из опыта. "Это самый верный из всех известных нам *опытных законов* – писал **Де Кудр** – он вернее смерти, так как смерть – это только специальный случай второго начала"» (выделено мной. – Г.Р.; [Больцман, 1970, с. 324-325]); о том же говорит и один из основоположников неравновесной динамики открытых систем [Пригожин, 1985].

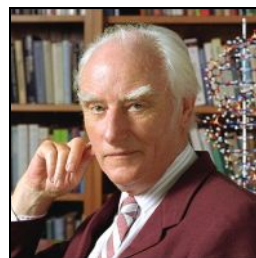


**Де Кудр Теодор**  
(Theodor Des Coudres (1862-1926) – нидерландский, немецкий физик.

«второе начало, также как и первое, взято только из опыта. "Это самый верный из всех известных нам *опытных законов* – писал **Де Кудр** – он вернее смерти, так как смерть – это только специальный случай второго начала"» (выделено мной. – Г.Р.; [Больцман, 1970, с. 324-325]); о том же говорит и один из основоположников неравновесной динамики открытых систем [Пригожин, 1985].

Наиболее конструктивной попыткой «расширения» термодинамических представлений стал переход от рассмотрения закрытых биосистем (в основе функционирования которых лежит принцип **Ле Шателье–Брауна**, сформулированный в 1884 г., – при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, в котором эффект внешнего воздействия ослабляется; [Свирижев, 1978, с. 120-125]) к принципиально *открытым системам* (обмениваются с окружающей средой энергией, веществом, информацией). Основой такого подхода стал принцип *неравновесной динамики Пригожина–Онсагера* (обсуждался Л. Онсагером в 1931 г., развит И. Пригожиным в 1947 и, особенно, в работах 60-80-х гг.). «Здесь мы подходим к одному из наших главных выводов: на всех уровнях, будь то уровень макроскопической физики, уровень

<sup>27</sup> Этот принцип был предложен в 1958 г. **Ф. Криком**.



**Крик Френсис** [Francis Crick; 1916-2004] – британский биолог, биохимик, врач; лауреат Нобелевской премии (1962 г.).

флуктуаций или микроскопический уровень, *источником порядка является неравновесность. Неравновесность есть то, что порождает "порядок из хаоса" (курсив авторов. – Г.Р.)*» [Пригожин, Стенгерс, 1986, с. 357]. «Если устойчивые системы ассоциируются с понятием детерминистического, симметричного времени, то неустойчивые хаотические системы ассоциируются с понятием вероятностного времени, подразумевающего нарушение симметрии между прошлым и будущим» [Пригожин, Стенгерс, 1994, с. 255-256].



1



2



3



4

1. **Ле Шаталье Анри Луи** (Henri Louis Le Chatelier; 1850-1936) – французский химик, физик, инженер; чл.-корр. Императорской Санкт-Петербургской АН, почетный академик АН СССР.
2. **Браун Карл Фердинанд** (Karl Ferdinand Braun; 1850-1918) – немецкий физик; лауреат Нобелевской премии (1909 г.).
3. **Пригожин Илья [Романович]** (Ilya R. Prigogine; 1917-2003) – бельгийский химик, физик, математик; иностранный академик АН СССР и РАН; лауреат Нобелевской премии (1977 г.).
4. **Онсагер Ларс** (Lars Onsager; 1903-1976) – норвежский, американский химик, физик; лауреат Нобелевской премии (1968 г.).

Таким образом, для закрытых систем общим принципом является *второе начало термодинамики*, для открытых – *принцип Пригожина–Онсагера*. Класс закрытых (консервативных) систем весьма узок по сравнению с более широким классом диссипативных систем<sup>28</sup>. Однако, класс сильно диссипативных процессов также весьма узок по сравнению с классом промежуточных процессов [Романовский и др., 1975]. Так, *принцип Пригожина–Онсагера* не описывает колебательные процессы. Иными словами, каждый из используемых «по аналогии» принципов «строгой физики» имеет свою, вполне конкретную область применения, в которой он конструктивен. Это следует обязательно помнить, перенося на экологию представления смежных

28

«Диссипативные структуры существуют лишь постольку, поскольку система диссипирует (рассеивает) энергию и, следовательно, производит энтропию. Из энергии возникает порядок с увеличением общей энтропии. Таким образом, энтропия – не просто безостановочное соскальзывание системы к состоянию, лишенному какой бы то ни было организации..., а при определенных условиях становится прародительницей порядка» [Горелов, 1997, с. 84].

(и не очень) дисциплин. «Предложить достаточно обоснованные и апробированные общие принципы описания биологических (*особенно экологических*. – Г.Р.) процессов сейчас еще нельзя. Мы не сомневаемся, тем не менее, в том, что достаточно общие и в то же время конструктивные принципы будут найдены. Эти принципы должны отражать специфику биологического объекта, и их нельзя "вывести" ни из принципов механики, ни из начал термодинамики. Связано это с тем, что биологические системы не являются ни полностью динамическими, ни эргодическими... Дело просто в том, что в новой области, описывающей весьма специфические объекты, целесообразно сформулировать свою систему достаточно конструктивных исходных положений» [Романовский и др., 1975, с. 334].

Интересно, что данный принцип неравновесной динамики сторонниками классического термодинамического подхода (их называют еще *креационистами*) принимается «в штыки». Они считают, что никакой альтернативы термодинамики просто не может быть. Но тогда справедлив вопрос «с философским оттенком»: вся эволюция биосферы – это «тормозящийся и флуктуирующий, но неотвратимый спад в океан энтропии или трудное и геологически длительное всплывание из этого океана по пути минимального производства энтропии и создания тем самым все большего количества порядка, структурированности и, позволим себе сказать, красоты, обычно именуемой негэнтропией?» [Стебаев, 1993, с. 136]. Сам Пригожин [1985, с. 229] отвечает на него так: «*Вопрос о том, что физически реализуемо и что нереализуемо, эмпирический (выделено мной, хотя и вся фраза у Пригожина дана курсивом. – Г.Р.)*». И еще одна цитата: «*Наша схема (неравновесная динамика открытых систем. – Г.Р.) не априорна (выделено мной. Г.Р.)* – она выводима из некоторой логической структуры. Разумеется, в том, что в природе реально существуют диссипативные структуры, нет никакой логической необходимости. Однако непреложный "космологический факт" состоит в следующем: для того чтобы макроскопический мир был миром обитаемым, в котором живут "наблюдатели", т. е. живым миром, Вселенная должна находиться в сильно неравновесном состоянии. Таким образом, наша схема соответствует не логической или эпистемологической истине, а относится к нашему состоянию макроскопических существ в сильно неравновесном мире» [Пригожин, Стенгерс, 1986, с. 372].

Пусть физики решают свои проблемы, но мне представляется, что второй вариант («всплывание») выглядит более приемлемой теоретической схемой для приложения в экологии. Косвенным подтверждением тому является рост биоразнообразия за последние 400 млн. лет [Стебаев и др., 1993, с. 136], нарастание совершенства организации живых существ и пр. Интересно, что Р. Маргалеф [1992, с. 30] видит «противостояние классической и не-



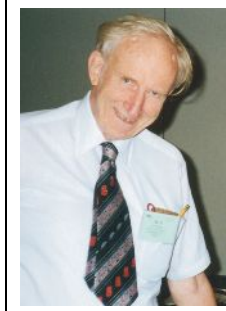
классической термодинамики» в ответе на вопрос: «образуется ли нечто новое при переходе от процесса к структуре?». И тот же вопрос, но в более общей, философской форме (с. 25): «Но если действительную сложность экосистем или социальных структур человечества невозможно легко вывести из порождающих процессов и если такая сложность важна, то что можно ожидать от научного подхода к изучению систем, имеющих историю?».

Наконец, «энергетический аспект» экологических проблем не может обойтись без указания на работы **Г. Одума** и, прежде всего, на его *принцип максимизации энергии*<sup>29</sup> [Odum, Pinkerton, 1955; Odum, 1973; Реймерс, 1990; Розенберг и др., 1999] – в «соперничестве» с другими экологическими объектами выживают (сохраняются) те из них, которые наилучшим образом способствуют поступлению энергии и используют максимальное ее количество наиболее эффективным способом. «С этой целью система:

- создает накопители (хранилища) высококачественной энергии;
- затрачивает [определенное количество] накопленной энергии на обеспечение поступления новой энергии;
- обеспечивает кругооборот различных веществ;
- создает механизмы регулирования, поддерживающие устойчивость системы и ее способность приспособления к изменяющимся условиям;
- налаживает с другими системами обмен, необходимый для обеспечения потребности в энергии специальных видов» [Г. Одум, Э. Одум, 1978, с. 72-73].

Следует заметить, что этот принцип справедлив и в отношении информации, а вот максимальное поступление вещества как такового не гарантирует успеха экологическому объекту в конкурентной борьбе с другими аналогичными объектами.

В конце XX в. Г. Одум стал активно развивать представления об «emergy» или «eMergy» (сокращение от «**embodied energy**» – доступная, воплощенная энергия<sup>30</sup> [Odum, 1996]; в принципе, эту энергию можно называть



**Одум  
Говард**  
(Howard  
Thomas  
Odum;  
1924-2002) –  
американский  
зоолог,  
эколог,  
гидробиолог.

<sup>29</sup> Г. Одум опирался на «физическое видение» естественного отбора А. Лотки [Lotka, 1922].

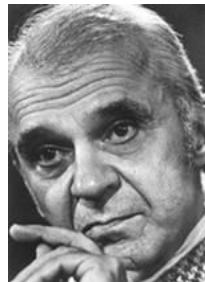
<sup>30</sup> В условиях засухи 2000-х гг. в Австралии проявился интерес к применению сходных подходов к описанию динамики воды и возникновению понятия «воплощенной воды» (англ. *embodied water*).

«действительной», «виртуальной», «скрытой» или «вложенной» [англ. **em-bedded energy**]; этот термин был предложен **Д. Сайенсманом** [Scienceman, 1987, 1997]). Правда, сам методический подход к анализу energy связан с моделью «вход – выход» (input-output model) **В. Леонтьева** [Leontief, 1966] и для описания потоков энергии через экосистему впервые был использован еще более 35 лет тому назад [Hannon, 1973].



**Сайенсман Дэвид**  
(David M. Scienceman,  
наст. фамилия Slade; ? ) –  
австралийский физик.

**Леонтьев Василий Васильевич**  
(Wassily Leontief; 1905-1999) –  
отечественный, американский  
экономист; лауреат  
Нобелевской премии (1973 г.).



Emergy определяется как эквивалент солнечной полной доступной энергии одной формы, которая расходуется непосредственно в продукционном процессе; более того, эта величина выступает в качестве «стоимости» произведенной продукции [Odum, 1996], что позволяет «на энергетическом языке» сравнивать различные по своей природе продукты. Фактически, «вычисление emergy преследует ту же цель, что и определение эксэргии [англ. *exergy – максимальная работа, которую может совершить термодинамическая система при переходе из данного состояния в состояние равновесия с окружающей средой.* – Г.П.]: фиксация энергии, скрытой в структуре живых организмов» [Jorgensen et al., 1995, p. 103; Silov, Oh, 2002].

Отмечу, наконец, что были попытки [Г. Одум, Э. Одум, 1978] увязать решение энергетических, экономических и экологических проблем, построить экономические модели на «энергетической основе», подойти к анализу экономических проблем с точки зрения физического учения об энергии. Приведу интересный, на мой взгляд, пример из их книги. В 1973 г. в США было использовано  $35 \cdot 10^{15}$  ккал энергии и «обращалось» 1,4 трлн. долл., т. е. один доллар был эквивалентен примерно 25 тыс. ккал. В 1974 г. нефть из арабских месторождений можно было приобрести по цене 10 долл. за баррель, т. е. один баррель нефти был эквивалентен примерно 1,6 млн. ккал высококачественной энергии. Следовательно, коэффициент эффективности обмена для США составлял 6,4 (1,6 млн. : 25 тыс.). При такой высокой эффективности сделки легко понять, почему США любой район мира, богатый энергоресурсами, всегда объявляют зоной своих жизненно важных интересов...

Все приведенные выше рассуждения показывают, что при «энергетическом подходе» задачи экологии, по сути дела, сводятся к изучению связи

между рассеянным солнечным излучением и экосистемами, а также процессов последовательного превращения менее концентрированных форм энергии в более концентрированные. Еще раз подчеркну, что все это имеет место лишь для *простых свойств сложных систем*, так как законы сохранения по своей сути «аддитивны». **Л. Бриллюэн** (цит. по: [Шамбадаль, 1967, с. 262]), обобщая особенности термодинамики живой природы, писал: «Принцип **Карно** есть смертный приговор: он грубо и безжалостно применяется в неживом мире, в мире, который уже заранее мертв. Жизнь на время отменяет приговор. Она использует то обстоятельство, что смертный приговор объявлен без указания срока исполнения».



**Бриллюэн  
Леон Николая**  
(Leon Nicolas  
Brillouin;  
1889-1969) –  
французский,  
американский  
физик.

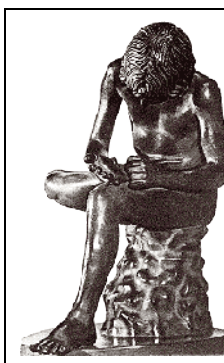
**Карно Сади**  
(Nicolas Léonard  
Sadi Carnot;  
1796-1832) –  
французский  
естествоиспытатель,  
физик, военный  
инженер.



#### 4. Принципы симметрии

«Само понятие симметрии сложилось при изучении живых организмов. По преданию, за несколько столетий до нашей эры **Пифагор из Региума** создал понятие и само слово «симметрия» для выражения красоты человеческого тела и красоты вообще. Здесь были найдены ещё древними греками числовые закономерности, которые дальше и до сих пор не поддались охвату обобщающей математической мысли» [Вернадский, 1938].

*Симметрия* – категория, обозначающая процесс существования и становления в определенных условиях и в определенных отношениях между различными и противоположными состояниями явлений мира тождественных объектов. Это определение накладывает методологические требования: при изучении явления, события, состояния движущейся материи, прежде всего, необходимо установить свойственные им различия и противоположности, затем уже раскрыть, что в нем есть тождествен-



**Пифагор Регийский**  
(из Региума [(Ρήγιον;  
совр. Реджио, Италия)];  
Πυθαγόρας;  
Pythagoras of Rhegium;  
1-я пол. V в. до н. э.) –  
древнегреческий  
скульптор;  
одна из сохранившихся  
скульптур – "Мальчик,  
вынимающий занозу"  
(Рим, Капитолийский  
музей).

ного и при каких условиях и в каких отношениях это тождественное возникает, существует и исчезает [Вейль, 1968; Компанеец, 1978]. Отсюда вытекают общие правила формирования гипотез:

- если установлено существование какого-то явления, состояния или каких-то их свойств и параметров, то необходимо предполагать и существование противоположных явлений, противоположных свойств и параметров;
- в свою очередь, необходимо далее постулировать, что между противоположными условиями в каких-то отношениях и условиях возникают и существуют тождественные моменты.

В этих двух правилах выражается применение понятия симметрии в конкретных исследованиях.

*Асимметрия* – категория, обозначающая процесс существования и становления в определенных условиях и в определенных отношениях между различными и противоположными состояниями явлений мира различий и противоположностей внутри единства, тождества, цельности явлений мира. Симметрия и асимметрия дополняют друг друга, и искать их нужно одновременно: в симметрии проявляется общность свойств, а в асимметрии – их различие. «Согласно законам системной симметрии и системной асимметрии, входящим в общую теорию систем автора (ОТС[У]), абсолютно любая система абсолютно любой реальности – объективной, субъективной, объективно-субъективной, пустой – обязательно симметрична в одних и асимметрична в других отношениях» [Урманцев, 1997, с. 80].

Можно расширить понятие симметрии и назвать *группой симметрии* такие преобразования пространства и времени, при которых форма записи уравнений или комбинации физических величин остаются неизменными. Именно в этом смысле говорят о симметрии физических законов.

Еще раз напомним (см. главу 2, раздел 3), что *флуктуирующая асимметрия* (англ. *fluctuating asymmetry*) представляет собой незначительные случайные отклонения от строгой симметрии в строении признаков, которые в норме обладают билатеральной симметрией (фактически, это форма изменчивости различий признаков между правой и левой сторонами, когда их значения нормально распределены вокруг нуля. Показатели флуктуирующей асимметрии используются в качестве



**Нётер Эмми**  
(Amalie Emmy  
Noether;  
1882-1935) –  
немецкий  
математик.

меры стабильности индивидуального развития живых организмов и для оценки качества (здоровья) среды [Захаров и др., 2007]).

Связь симметрии пространства и законов сохранения в физике была изложена **Э. Нётер**, которая придала ей форму фундаментальной теории: од-

нородность пространства и времени влечет законы сохранения импульса и энергии, а изотропность пространства – сохранения момента импульса и энергии. Иными словами, фундаментальность учения о симметрии (в физике) состоит в том, что каждому непрерывному преобразованию отвечает соответствующий закон сохранения. Установление связи между свойствами пространства и времени и законами сохранения выражается в *вариационном принципе*. История науки показывает, что симметрия позволяет объяснить многие явления и предсказать существование новых свойств Природы. При этом следует учитывать, что «между симметрией кристаллических многогранников и симметрией живых организмов существует коренное, глубокое различие. В первом случае мы имеем дело с выражением атомной структуры твёрдого вещества, во втором – со стремлением к организованности живого вещества, обособленно и раздельно существующего в чуждой ему косной среде биосферы» [Вернадский, 1938].

Итак, свойства симметрии пространства и времени связывают и определяют, в том числе, и физические законы сохранения: с однородностью времени связан закон сохранения энергии, с однородностью пространства – сохранения импульса, с изотропией – сохранения момента импульса. Но «экологический мир» в современном представлении (см., например, [Simberloff, 1980; McIntosh, 1991; Розенберг, Смелянский, 1997]) «видит» экологические системы гетерогенными и разно(много-)масштабными. Действительно, абсолютно все заключения относительно экологической системы зависят от масштаба, в которой её изучают. Роль масштаба была ясна и раньше (Whittaker et al., 1973; Whittaker, Levin, 1977), но то был *реально* существующий масштаб реальных сообществ. В новой экологии произошло осознание того, что масштаб может быть связан не с природой, а с наблюдаемым паттерном, соответствие которого «реальности» – отдельный сложный вопрос. В рамках «теза – антитеза» (симметрия – асимметрия?) современной экологии [Розенберг, Смелянский, 1997, с. 13] и в контексте связи симметрии с законами сохранения нас будут интересовать только два аспекта.

**1. Пространство перестало быть простым.** Пространство (как «реально-физическое», так и «абстрактно-нишевое») в классической экологии, в сущности, не отличается от геометрического евклидова пространства. Хотя еще в 20-х годах прошлого столетия В.И. Вернадским [1988, с. 210, 273] было четко сформулировано положение о неравенстве реального пространства пространству евклидовой геометрии, особенно для живых систем. При этом он имел в виду совсем не те свойства пространства, которые сказались на кризисе его понимания в экологии 80-х годов. Здесь ключевыми оказались все те же понятия масштаба и гетерогенности.

2. **Время также перестало быть простым.** В новом экологическом мире оно неотделимо от пространства. Это можно проиллюстрировать простым примером. Хорошо известно, что в полупустыне экосистема представляет собой мозаику пятен нескольких типов растительности и почв, возникшую вследствие различной степени засоления. Казалось бы – типичный пример пространственной гетерогенности. Но каждое пятно проходит последовательно все стадии засоления–рассоления. Это циклический процесс, только скорости его (или фазы) в разных пятнах не совпадают. Итак, здесь наблюдается временная гетерогенность. Другой аспект – наблюдаемая структура экологической системы зависит от восприятия наблюдателем её пространственной гетерогенности, которая, в свою очередь, зависит от скорости перемещения наблюдателя относительно системы. С увеличением масштаба пространства увеличивается и масштаб времени [Kolasa, Rollo, 1991; Waltho, Kolasa, 1994]. Собственно говоря, сама мысль об интуитивном восприятии неразделимости пространства и времени в объектах всех естественных, особенно биологических, наук высказывалась, опять-таки, Вернадским [1988, с. 223]. Но в классической экологии полностью господствует ньютоновская идея абсолютного, независимого ни от чего времени. Существенно и то, что для разных элементов экологической системы (членов сообщества) масштаб времени специфичен и неодинаков, так же, как и масштаб пространства. Это накладывает такие же ограничения на правила классической экологии, как и масштабная гетерогенность пространства.

В данном контексте нелишне напомнить, что проблема биологического пространства и биологического времени во всем её объеме (с учетом симметрии законов живой природы) впервые была поставлена в выпусках "Проблем биогеохимии" и в "Биогеохимических очерках" еще Вернадским. Но особенно хочу назвать монографию **Ю.А. Урманцева** [1974], в которой дана история изучения проявлений симметрии в природе и показано положение теории симметрии в диалектике и оригинальной общей теории систем. И очень актуальной продолжает оставаться высказанная еще



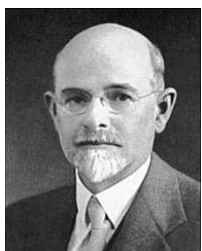
**Урманцев  
Юнир  
Абдуллоевич**  
(г.р. 1931) –  
отечественный  
физиолог  
растений,  
системолог,  
философ.

35 лет тому назад мысль автора о том, что «...уже сейчас совершенно корректно можно утверждать, что *биологических пространств не одно, а огромное, возможно бесконечное, множество (выделено автором. – Г.Р.)*... При этом можно смело ожидать нарушения в таких пространствах – по крайней мере, в неоднородных и неизотропных – типа статистик (элементарных час-

тиц), а также ряда физических законов сохранения (выделено мной. – Г.Р.), связанных с признанием однородности и изотропности пространств, в которых они реализуются» [Урманцев, 1974, с. 223].

## 5. Законы связи новых и старых теорий

Одним из важнейших этапов в динамике научных теорий является их взаимная смена. Любая теория имеет вполне определённое время активного существования («время жизни»), по истечении которого на «передний край науки» выходит другая, более совершенная теория, а старая обретает границы применимости или даже вообще отбрасывается [Мамчур, 1975; Федулов, 2003]. В случае «поглощения» новой теорией старой, из последней переходит некоторое «ядро», которое включает абстрактные объекты (примером может служить «включение» в последующие теории и развитие представлений об «эко-логической нише» – от пространственной **Дж. Гринелла** [Grinnell, 1917] через трофическую **Ч. Элтона** [Elton, 1927] к многомерной **Дж. Хатчинсона** [Hutchinson, 1957]), законы сохранения (представляется, что любая экологическая теория будет включать законы взаимодействия популяций в рамках модели Лотки–Вольтерра); при этом, в «новых» теориях «старым» понятиям и закономерностям будет придано большее экологическое содержание по сравнению с тем, которыми они обладали до смены.



**Гринелл Джозеф**  
(Joseph Grinnell;  
1877-1939) –  
американский  
зоолог, орнитолог.



**Элтон Чарльз**  
(Charles Sutherland  
Elton; 1900-1991) –  
британский  
зоолог, эколог.



**Хатчинсон Джордж**  
(George Evelyn Hutchinson;  
1903-1991) – британский,  
американский эколог,  
гидробиолог, лимнолог.

Вспомним один из классических законов диалектики, сформулированный **Г. Гегелем**, – закон *отрицания отрицания*, который «есть закон, действием которого обуславливается связь, преемственность между отрицаемым и отрицающим, вследствие чего диалектическое отрицание выступает не как голое, "зряшное" отрицание, отвергающее все прежнее развитие, а как условие развития, удерживающего и сохраняющего в себе всё положительное содержание предшествующих стадий, повторяющего на высшей основе



некоторые черты исходных ступеней и имеющего в целом поступательный, восходящий характер (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Гегель, 1939, цит. по: Константинов и др., 1981, с. 109]. В процессе формирования новых теорий «старая система, являясь концентрированным выражением определённой совокупности опытных данных, оказывается принудительно навязываемой размышляющему теоретику – тем, с чем он вынужден считаться как с необходимостью, независимо от своих личных желаний и симпатий, благодаря содержащейся в ней объективной истине. Этим и предопределяется неизбежность включения старой понятийной системы в новую, более общую систему в качестве её частного предельного случая, т. е. неотвратимая реализация действия принципа соответствия» [И. Кузнецов, 1967, с. 174-175]. Таким образом, и сегодня существуют представления о том, что один из основных признаков прогресса в естественных науках связан с формулой «старая теория включается в новую как частный случай» (так называемый, *принцип соответствия* [Раджабов, 1980]). С другой стороны, *теория научных революций* Т. Куна [1975] построена на отрицании точки зрения позитивистов, ко-



**Гегель Георг**  
(Georg Wilhelm  
Friedrich Hegel;  
1770-1831) –  
немецкий  
философ.

**Кун Томас**  
(Thomas Samuel  
Kuhn;  
1922-1996) –  
американский  
историк науки,  
философ.



торые считают, что каждая новая теория не должна вступать в противоречие с предшествующей теорией (*эволюция* вместо *революции*). К этому следует добавить, что все рассуждения данного абзаца связаны с моделями и теориями, построенными на индуктивной основе; для дедуктивно построенных теорий в принципе не требуется подтверждение их «эмпирической справедливости» [Флейшман, 1982, с. 21] (см. также главу 1, раздел 5) и, соответственно, отпадает сама проблема связи новых и старых теорий.

Опять же, не чувствуя себя достаточно «философски подкованным», не хочу вступать в эту дискуссию, придерживаясь точки зрения «и ты прав, и



ты прав, и ты, Сара, тоже права...»<sup>31</sup>. Тем более что в развитии экологической науки можно выделить пять периодов (естественно, непрерывный временной ряд можно «нарезать» на различные «куски» и эта периодизация, как и любая другая, субъективна; однако она представляется достаточно удобной, так как «привязана» к значимым для экологии датам и отражает смену парадигм в экологии [Розенберг, 1992]).

- Первый период – до 1866 г. (определение «экологии» и обоснование её в качестве самостоятельной научной дисциплины). Это *подготовительный* период, период «*наивной экологии*», когда её элементы появляются в трудах ботаников, зоологов и других естествоиспытателей. Характерная черта этого периода – отсутствие собственного понятийного аппарата. Этот период завершается определением понятия «экология».
- Второй период – с 1866 по 1935 г. (определение понятия «экосистема»). Это период формирования *факториальной экологии* (или *аутэкологического редуccionизма* [Гиляров, 1981]), вскрытие закономерностей отношения животных или растений к разнообразным абиотическим факторам.
- Третий период – с 1936 г. до начала 70-х годов. Это период *синэкологических исследований*, когда на передний план вышло изучение взаимоотношений популяций в экосистемах. Основой методологии становится системный подход (правда, в своем детерминированном варианте – развитие математической экологии, разнообразие аналитических и имитационных моделей экосистем). Основу этого периода составляли семь положений (см. "Небольшой философско-исторический экскурс" в главе 5, раздел 3):
  - оформление экологии как фундаментально-теоретической дисциплины,
  - представление о преимущественном нахождении природы в равновесии,
  - синэкологический подход,
  - примат конкурентных отношений,
  - малый «вес» эволюционных факторов в развитии экосистем,

<sup>31</sup> В свое время **Пётр Первый** издал указ: «Пехотному офицеру, проезжающему мимо кавалерийской части, надлежит спешиться и провести коня под узцы, дабы видом своим не вызывать насмешки настоящих кавалеристов»...

**Пётр I Великий (Пётр Алексеевич Романов;**  
1672-1725) – царь Московский, первый  
император Российской империи (с 1721 г.).



- стремление к их классификации (т. е. представление о дискретности экосистем),
- превалирование детерминированных (строго функциональных) представлений о взаимосвязях компонент в экосистемах.
- Четвертый период – с начала 70-х годов до середины 80-х. В это время семи «тезам» третьего периода были противопоставлены соответствующие «антитезы»:
  - трудности в выявлении каких-то общих законов развития сообществ,
  - постоянные нарушения равновесных состояний,
  - вновь возросший интерес к популяционным (демэкологическим) исследованиям,
  - отказ от конкуренции как основного фактора формирования общества,
  - изучение экосистем в их развитии (включая и эволюционные факторы),
  - превалирование концепции континуума над концепцией дискретности экосистем,
  - возросшая роль случайных факторов в объяснении структуры и динамики экосистем [Simberloff, 1980].
- Наконец, пятый период – последние 20-25 лет, когда наметилась тенденция объединения представлений детерминированно-популяционного второго периода, детерминированно-синэкологического третьего и стохастическо-популяционного четвертого, что позволяет говорить о начале становления *истинно системного подхода к изучению экологических объектов*. Наиболее удачным примером такого подхода может служить вышедшая в 1986 г. и переведенная у нас в 1989 г. книга **М. Бигона** с соавторами [1989].

Естественно, что границы этих периодов весьма условны и в недрах каждого из них появлялись работы, становившиеся фундаментом следующих



**Бигон Майкл**  
(Michael E. Begon;  
г.р. 1951) –  
британский  
эколог.

периодов (это создает основу *эволюционной* смены парадигм). Еще одна особенность данной схемы – это сокращение длительности периодов, что отражает общую закономерность для наук, находящихся в процессе развития [Трасс, 1976, с. 199]. Наконец, первые три периода можно объединить в рамках одного этапа, где превалировали *детерминистские представления* о структуре

и динамике экологических объектов, последующие – в этап «стохастических представлений».

В какой-то степени, смена парадигм между третьим и четвертым периодами в развитии экологии может восприниматься как *революционная*. Правда, следует оговориться, что революция в экологии выглядит не столь сокрушающей и всеобъемлющей, какой она была в физике на рубеже XIX-XX вв. Вероятно, это следствие меньшей формализации и, так сказать, большей целостности экологической теории. Хотя, как видно из обстоятельного разбора В.И. Вернадским [1988] истории представлений о времени и пространстве в физике, разница не так уж велика. Во всяком случае, сегодня старая и новая парадигмы в экологии сосуществуют.

Приведенная периодизация экологии заставляет рассматривать её современное состояние (пятый период) как очень важный этап синтеза наиболее плодотворных идей всех предшествующих периодов. А.М. Гиляров [1981, с. 101], вслед за **В.А. Энгельгардтом**, называет этот период *интегративным* (думается, можно говорить и о становлении «системной экологии» именно в том качестве, как она понимается в главе 1).

Таким образом, главные тенденции изменения экологического мира следующие: от объективно существующего – к возникающему в процессе наблюдения; от детерминистического, упорядоченного, понимаемого посредством здравого смысла – к хаотическому, принципиально не понимаемому до конца; от «нормального» евклидова пространства и «обычного» ньютонова времени – к сложно устроенному неевклидову пространству-времени, отличающемуся рядом далеких от здравого смысла черт; от дискретности – к континууму; от стабильности неподвижной гармонии – к потоку нескончаемых изменений, к хаосу (от бытия – к становлению).

Сформулированные без экологической конкретики эти тенденции удивительно напоминают смену парадигм в физике (см., например, [Капра, 1994]). Действительно, «новый экологический мир» очень похож на «мир новой физики» [Налимов, 1993; Капра, 1994]). Напрашивается аналогия между классической экологией и классической физикой, простирающаяся до таких частных случаев, как двуединая природа этих наук к моменту кризиса (ньютоновская механика и термодинамика, с одной стороны, содержательный и системный подход – с другой). Нетрудно увидеть глубокое сходство между соответствующими членами этих пар. Правда, электромагнитной теории Максвелла можно лишь с большой осторожностью (и весьма поверхностно) сопоставить



**Энгельгардт  
Владимир  
Александрович**  
(1894-1984) –  
отечественный  
биохимик,  
академик  
АН СССР.

континуалистское направление в экологии Глизна–Раменского, как сыгравшее похожую роль в подготовке идей новой парадигмы [Миркин, 1989а,б; McIntosh, 1995; Миркин, Наумова, 1998]. Но, собственно, важна не степень сходства, а его источник. А он состоит в том, что в обоих случаях происходит отказ от естественно-научного метода познания мира, от «ньютонокартезианского заклятия механистической науки» [Гроф, 1993, с. 33], под которой здесь понимается некая очень общая, философского (методологического) уровня, общенаучная (для естественных наук) парадигма, берущая начало от И. Ньютона и **Р. Декарта** (пожалуй, это и есть то общее, что объединяет миры этих двух великих ученых и философов, несмотря на все видимые их различия и длительную полемику между их школами).



**Декарт Рене**  
(фр. René Descartes; лат. Renatus Cartesius; 1596-1650) – французский математик, физик, философ, физиолог.

Таким образом, смена парадигм в экологии – не просто частный процесс научной революции в «узкой профессиональной подгруппе» [Кун, 1977], который может иметь значение только для членов этой «подгруппы». Она происходит в том же фундаментальном направлении, что и ранее революция в физике.

Надо учесть, что естественнонаучный метод познания и ньютонокартезианская парадигма<sup>32</sup> в данном понимании имеют чрезвычайное значение: по сути, они определяют все существование современной европейской

<sup>32</sup> «Всякий раз, используя термин "ньютонокартезианская парадигма", мы должны помнить, что западная механистическая наука исказила и извратила наследие обоих великих мыслителей. И для Ньютона, и для Декарта понятие о Боге было существенным элементом философии и мировоззрения... Западная наука поступила с Ньютоном и Декартом так же, как **Маркс** и **Энгельс** с Гегелем. Формулируя принципы диалектического и исторического материализма, они препарировали гегелевскую феноменологию мирового духа – оставили его диалектику, но заменили дух материей. Аналогичным образом, концептуальное мышление во многих дисциплинах предлагает прямую логическую выжимку из ньютонокартезианской модели, но образ божественного разума, который был сердцевинной рассуждений этих двух великих людей, из новой картины исчез. Следующий за всем этим систематический и радикальный философский материализм стал новым идеологическим основанием современного научного мировоззрения» [Гроф, URL].



**1. Маркс Карл** (Karl Heinrich Marx; 1818-1883) – немецкий философ, экономист, политический журналист, общественный деятель.

**2. Энгельс Фридрих** (Friedrich Engels; 1820-1895) – немецкий философ, общественный деятель.

(а значит, и мировой) науки в привычном для нас смысле. Собственно, представление о науке и научности со свойственными им рациональностью, детерминизмом, объективностью и общим духом безграничного познания есть не что иное, как квинтэссенция ньютоно-картезианской парадигмы. В конечном счете, продуктом её является весь окружающий нас цивилизованный Мир. Можно сказать, что само осознанное видение Мира европейцами строится на этой парадигме. Поэтому отказ от нее представляет собой что-то очень существенное для нашей цивилизации и прежде всего для нашего Мира (видения этого Мира).

Впрочем, трудно сказать, что здесь первично. Быть может, смена парадигм и в науке, и в культуре вообще, – лишь одно из проявлений некоего общего процесса [Мамчур, Скорупская, 2008]. Замечу, что в XX в. начала перестраиваться не только «традиционная» европейская наука и связанная с ней культура, но и «традиционное» европейское искусство. Если позволительно говорить о смене парадигм в искусстве, то достаточно вспомнить «новую» музыку (**Густав Малер**, **Альфред Шнитке** и др.), «новую» живопись (импрессионизм, абстракционизм, **Сальвадор Дали** и др.) или «новую» литературу (**Франц Кафка**, **Альбер Камю**, **Эжен Ионеско**, **Велимир Хлебников**, **Даниил Хармс**) – полный отказ от традиции (парадигмы) рационализма, упорядоченности и реализма (объективности). Кажется, и само восприятие Мира людьми европейской культуры существенно изменилось в первой половине XX в. Не углубляясь в детали, можно сказать, что общее направление этого изменения все то же: уменьшение ценности здравого смысла, восприятие реальности (в первую очередь социальной) как абсурда, осознание не всемогущества сознания («ума»), как в смысле ограничения познания и управления внешним относительно человека или человечества миром, так и в смысле ограниченности его роли в мире внутреннем (рост роли подсознательных процессов различного рода), увеличение неуверенности во всем. Все эти тенденции весьма напоминают смену парадигм в науке.



**Малер Густав**  
(Gustav Mahler;  
1860-1911) –  
австрийский  
композитор,  
дирижер.



**Шнитке Альфред**  
**Гарриевич**  
(1934-1998) –  
отечественный  
композитор,  
теоретик музыки,  
педагог.



**Дали Сальвадор**  
(Salvador Felipe Jacinto  
Dalí Domènech;  
1904-1989) –  
испанский художник,  
график, скульптор,  
режиссёр.



**Кафка Франц**  
(Franz Kafka;  
1883-1924) –  
австрийский  
писатель.



**Камю Альбер**  
(Albert Camus; 1913-1960) – французский писатель, философ; лауреат Нобелевской премии (1957 г.).



**Ионеско Эжен**  
(Eugène Ionesco; 1909-1994) – французский драматург, философ.

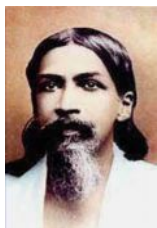


**Хлебников Велимир**  
[Виктор Владимирович] (1885-1922) – отечественный поэт.



**Хармс Даниил**  
(Ювачёв Даниил Иванович; 1905-1942) – отечественный писатель, поэт.

Аналогичные тенденции находим и в философии: интерес к пограничным и необычным состояниям сознания (экзистенциалисты); введение в философию бессознательного (фрейдизм и все мистически ориентированные направления) и, шире, иррационального вообще; возросший интерес к религиозно-философским системам Востока (индуистского, буддистского и даосского корней) и серьезные попытки синтеза их с западной философией или хотя бы с западным мироощущением (**Ауробиндо Гхош, Кришнамурти, Ошо, Баха-Улла...**).



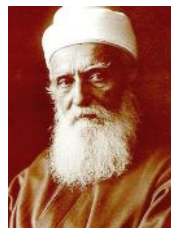
**Шри Ауробиндо Гхош**  
(англ. Sri Aurobindo Ghose; 1872-1950) – индийский религиозный философ, поэт, революционер, организатор национально-освободительного движения Индии.



**Кришнамурти Джидду**  
(англ. Jiddu Krishnamurti; 1895-1986) – один из духовных лидеров XX в.



**Ошо**  
(Бхагаван Шри Раджниш; хинди. रजनीश चन्द्र मोहन जैन; англ. "Rajneesh" Chandra Mohan Jain, Acharya Rajneesh, Bhagwan Shree Rajneesh, с 1989 г. – Osho; 1931-1990) – индийский религиозный философ, духовный учитель.



**Баха-Улла**  
[«Блеск божий»] (Али Нури Мирза Хусейн; 1817-1892) – иранский основатель нового религиозного течения, провозгласивший себя девятым мировым пророком (после Кришны, Авраама, Заратустры, Моисея, Будды, Христа, Мухаммеда и Баба).

Отсюда, изменение образа экологического мира скоррелировано с неким гораздо более общим процессом изменения миров европейского сознания, что (не говоря об экологии) отмечалось неоднократно (см., например, [Гроф, 1993; Налимов, 1993; Капра, 1994]), обращая внимание на глубокую аналогию мира «новой парадигмы» с мирами мистических религиозных (и нерелигиозных) учений. Действительно ли грядет объединение этих познавательных практик в некий новый Мир? Думаю, это было бы весьма диалектично (тезис – антитезис и вот, пожалуйста, – синтез). Во всяком случае, то, что происходит с экологической картиной Мира, – закономерно и лежит в русле некой общекультурной революции, переживаемой нами сейчас.

Но вернемся к связи экологических теорий. Пять периодов в развитии экологической науки, рассмотренные выше, показывают, что методологии (парадигмы), лежащие в их основе, – «индуктивно-дедуктивные», т. е. существенную роль в них играет эмпирический базис. Таким образом, «старые» экологические теории опровергаются, или «фальсифицируются» не новыми теориями, а *новыми фактами*, полученными при расширении предметной области исследования и требующими для своего адекватного понимания обобщения имеющихся представлений. В качестве примера можно привести переход от второго (факториального) периода к последующим, когда расширился спектр экологических исследований, что потребовало введения новых представлений о закономерностях структуры и динамики экосистем (да и введения самого понятия «экосистема»).

Связь новых и старых теорий может быть хорошо продемонстрирована с привлечением *регулятивных принципов* (принципы соответствия, инвариантности, наблюдаемости, симметрии, простоты, фальсифицируемости и др.), которые выступают в роли методологических норм и идеалов научного познания. Эти принципы входят в эвристический арсенал исследования, определяя стратегию теоретического поиска, очерчивая пути изменения ранее сформировавшейся научной картины мира. С другой стороны, они служат одним из средств обоснования истинности уже полученного теоретического знания, когда выявляется согласованность последнего с принятыми в науке стандартами организации теорий и нормами их эмпирической обоснованности [Сидорина, URL].

Для физики, очень важным средством связи теорий между собой служит требование симметрии, которому подчиняются законы, соединяющие объекты теоретических схем [Федулов, 2003]. *Принцип симметрии* заключается в том, что законы, входящие в теорию, должны оставаться неизменными при осуществлении некоторых операций, которые изменяют величины закона по точно определённым правилам – уравнениям преобразования. Требование симметрии теории отнюдь не является для неё чисто формальным. Как ука-



зывает **В. Гейзенберг** [1989, с. 80], «свойства симметрии всегда имеют отношение к сокровеннейшей физической сущности теории». Можем ли мы говорить о «сокровеннейшей экологической сущности теории» – не знаю. Но действие принципа симметрии хорошо заметно, когда ищется та формулировка какого-либо закона, которая имеет большую общность [Федулов, 2003]. В процессе поисков из формулировки закона удаляется всё лишнее, частное. С этой точки зрения, требование симметрии – одна из форм *минимизации научной теории*.



**Гейзенберг Вернер**  
(Werner Karl Heisenberg; 1901-1976) – немецкий физик, лауреат Нобелевской премии (1932 г.).

**Оккам Уильям**  
(William Ockham [Occam]; ок. 1285-1349) – британский философ-схоласт, теолог.



*Принцип простоты* – эвристический принцип, обобщающий опыт познания, согласно которому при прочих равных условиях предпочтительна наиболее простая познавательная конструкция (теория, гипотеза, научно-исследовательская программа и т. п.). Принцип простоты допускает различные интерпретации – «бритва **Оккама**», ньютоновская попытка сведения всего мирового многообразия к фундаментальным законам механики и теории тяготения, карнаповская эмпирическая *верифицируемость* (логический эмпиризм), попперовская *фальсифицируемость* теории и пр.

Любые модели, как некоторые абстрактные и упрощенные отражения моделируемых объектов, характеризуются реалистичностью, точностью и общностью [Логофет, 1981; Розенберг, 1984]. *Реалистичность* рассмотренных моделей подтверждается существующими экологическими представлениями и качественным соответствием модельных траекторий реальной динамике популяций и сообществ. Что касается *точности* и *общности* моделей, то эти два критерия в рамках системологии связаны обратной зависимостью – *принцип несовместимости простоты и точности описания сложных систем* (см. раздел 1.5). Аналитические модели, как правило, строятся по незначительному числу обобщенных переменных и потому трудно ожидать, что все количественные черты модели будут соответствовать динамике моделируемой экосистемы. Выбор тех или иных переменных для построения модели должен определяться, в первую очередь, *целями моделирования*. Сформулировано [Pielou, 1977] три главных мотива построения аналитических моделей в экологии:



- исследование более или менее правдоподобных предположений и гипотез о характере роста отдельных популяций и сообществ видов,
- исследование совместимости этих гипотез с наблюдаемым поведением реальных систем в природе
- качественное прогнозирование изменений естественных сообществ при различных режимах воздействия на них.

Для решения всех этих задач бóльшая часть допускаемых упрощений выглядит оправданной и аналитические модели по праву претендуют на роль объяснительной математической теории в экологии. По-видимому, самыми простыми и минимизированными являются аксиоматические теории [Post, 1961; Федулов, 2003], но в этом контексте, даже нет проектов данных «этажей» здания теоретической экологии...

# Глава 11

## «ВЕРШИНА»

### ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ

58. Время, пространство и материя, пересекаясь друг с другом в определенных точках и являясь основными элементами существования Вселенной, образуют некоторый узел.
59. Назовем этот узел - Узлом Вселенной.
60. Говоря о себе: «я есмь», я помещаю себя в Узел Вселенной.

Даниил Хармс,  
«О времени, о пространстве,  
о существовании»,  
первая половина 30-х годов  
<http://fege.narod.ru/librarium/kharms.htm>

«Вершина» теории, как я уже отмечал в главе 7 (раздел 2), состоит из следующих основных структурных элементов [И. Кузнецов, 1967] – *объяснения совокупности известных эмпирических фактов, предсказания новых явлений и общей интерпретации основного содержания теории.*

#### 1. Объяснение совокупности известных эмпирических фактов

*Теория* – в наиболее общем случае, это совокупность обобщённых положений, образующих какую-либо науку или её раздел (см. глава 7, раздел 1). Суть любой теории составляют *научные положения* – это выраженные в виде чётких формулировок основные научные результаты-сведения (как ранее известные, так и вновь выдвинутые в процессе проведенного исследования), имеющие научное объяснение. Переход от более общих к конкретным и эмпирическим знаниям и составляет процедуру объяснения.

- *Объяснение* – этап, форма научного исследования, важнейшая функция познания (в частности, научного исследования), состоящая в раскрытии сущности изучаемого объекта. В теории познания различают *структурные объяснения* (ответ на вопрос, как устроен объект), *функциональные* (как действует и функционирует объект), *причинные* или *казуальные* (почему возникло данное явление; «дать *причинное объяснение* некоторого события – значит дедуцировать описывающее его высказывание, используя в качестве посылок один или несколько *универсальных законов* вместе

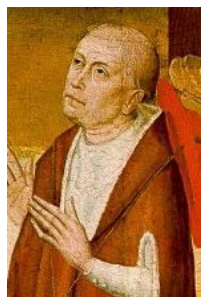
с определенными сингулярными высказываниями – *начальными условиями*» [Поппер, 1983, с. 83; 2004]), *генетические* (из чего возникло это явление) и *телеологические* (зачем, для чего; «причинность традиционно противопоставляется телеологии, а каузальное объяснение – телеологическому. Каузальное объяснение обычно указывает на прошлое. "Это произошло, *потому что* (раньше) произошло то" – типичная языковая конструкция таких объяснений. Таким образом, в них предполагается номическая связь между причинным фактором и фактором-следствием... Справедливость каузального объяснения зависит от справедливости предполагаемой номической связи. Телеологические объяснения указывают на будущее: "Это случилось *для того, чтобы* произошло то". Здесь также предполагается номическая связь... Однако в отличие от каузального объяснения допущение номической связи включено в телеологическое объяснение более сложным образом, так сказать, косвенно» [Вригт, 1986, с. 116]; см. также [Гемпель, 1998; Косиков, 2000]). При этом в процессе объяснения используются уже имеющиеся знания для объяснения наблюдаемых феноменов. Итак, главный смысл объяснения состоит в «подведении» объясняемого объекта под какой-либо закон.

- *Обоснование* – цепь рассуждений, приводящих к неопровержимым выводам.
- *Доказательство* – рассуждение, имеющее целью обосновать истинность (или ложность) какого-либо утверждения.
- *Научные выводы* представляют собой итоговые утверждения, имеющие научное обоснование.
- *Соотношение* – взаимная связь между чем-нибудь.
- *Принцип* – основное исходное положение теории, учения, науки, мировоззрения и т. д. («главный» закон).
- *Концепция* – определенный способ понимания, трактовки какого-либо предмета (явления, процесса), основная точка зрения на предмет.

Что же дает нам процесс объяснения? Он, во-первых, устанавливает более глубокие и прочные связи между различными системами знаний (более подробно, это рассмотрено далее в разделе 3).

Во-вторых, позволяет понять и интерпретировать совокупность известных эмпирических фактов. Взгляд на понимание как на процесс интерпретирования выражает то представление, что слова – обычно не более, чем «намек»: задача не в том, чтобы их «расшифровать» (т. е. просто перекодировать слова; например, информационные интерпретации экологических объектов), а в том, чтобы установить, что за ними кроется [Демьянков, 1989, с. 129-130]. Причем мы «понимаем не только то, что читаем, но и во что верим» [Звегинцев, 1976, с. 301], т. е. можем констатировать непротиворечи-

вость друг другу уже построенной части модельного экологического мира, нашим «парадигмальным представлениям» (внутренней жизни и ориентации дальнейшего интерпретирования). Такого рода представление процесса объяснения находим еще у **Николая Кузанского** ("De docta ignorantia", 1440 г.): «Все наши отцы единодушно утверждают, что с веры начинается всякое понимание. Так, в любой области знания, прежде всего, заранее предполагаются некоторые принимаемые только верой первоначала, на которых строится понимание всех последующих рассуждений... "Если не поверите, то и не поймете", – говорит Исайя (*Книга Пророка Исайи, 7:9, LXX. – Г.Р.*)» [Кузанский, 1979, с. 173]. Понимание не сводится к пассивному зеркальному отражению свойств системы (это было очевидно уже средневековым философам; см.: [Джохадзе, Стяжкин, 1981, с. 155]): в интерпретацию вкладывается и часть внутреннего мира исследователя.

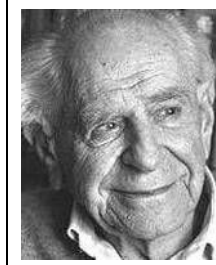


#### Кузанский Николай

[Николай Кузанец, Кузанус] (наст. имя – Николай Кребс; Nicolaus Krebs; Nicolaus Cusanus; 1401-1464) – немецкий философ, теолог, математик, церковно-политический деятель.

терпретацию вкладывается и часть внутреннего мира исследователя. Поэтому, если и говорить о понимании как о процессе «постижения смысла», то не как об «угадывании», а как о постепенной теоретической «достройке», восполнении недостающих деталей, как о «подключении» к целому. В этом контексте, вера не подменяет и не заменяет разумного понимания, никогда его не элиминирует.

В принципе, об этом же говорил в докладе на философском семинаре Кентерберийского университетского колледжа в Крайстчёрче (Christchurch; Новая Зеландия) в 1937 г. **К. Поппер** [1995, с. 118]: «люди чаще всего реагируют на проблему двояко: они либо выдвигают теорию и хранят верность ей как можно дольше..., либо борются против такой теории, если поняли её слабость... Эта догматическая установка на неизменную верность теории весьма важна. Не имея такой установки, мы никогда не смогли бы уяснить суть теории, – мы отказались бы от нее еще до того, как появилась бы реальная возможность выявить ее силу. В результате ни одна теория никогда не смогла бы исполнить свою роль, которая состоит в том, чтобы упорядочивать мир, готовить нас к будущим событиям или привлекать наше внимание к событиям, которые, не будь этой теории, мы просто никогда не научились бы наблюдать».



#### Поппер Карл

(Sir Karl Raimund Popper; 1902-1994) – австрийский, британский философ, социолог.

ее силу. В результате ни одна теория никогда не смогла бы исполнить свою роль, которая состоит в том, чтобы упорядочивать мир, готовить нас к будущим событиям или привлекать наше внимание к событиям, которые, не будь этой теории, мы просто никогда не научились бы наблюдать».

Таким образом, в рамках теоретического объяснения можно выделить такие характеристики, как *реалистичность* (или, наоборот, степень фантастичности), *правдоподобие*, *контраст модельного мира и реальных систем*, *активность понимания* [Демьянков, 1989]. Особенно ярко проявляется взаимодействие этих характеристик, когда на «вход» в «понимающую систему» подается принципиально новое нестандартное выражение [G. De Jong, Waltz, 1983, с. 131]:

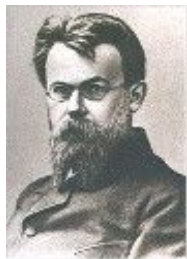
- новые примеры известных ситуаций, никогда еще данной системой не интерпретированных (это наиболее простой случай, для которого, собственно, и строится теория; в силу уникальности экосистем и *принципа множественности моделей сложных систем* [глава 1, раздел 5], модельные описания, например, структуры гидроекосистем озера Байкал и Ладожского озера будут отличаться конкретными списками видов, коэффициентами и уравнениями их взаимодействия, но будут сходны в теоретико-методологическом плане построения самой модели-теории; см. модели озерных экосистем [глава 3, раздел 3]);
- новые термины, которые следует понимать в данном контексте (фундаментальные понятия конкретной науки – например, «экосистема», «ценопопуляция», «сукцессия» и др.);
- сочетания слов, обозначающие нечто неизвестное интерпретатору («экологическая ниша», «биологическое разнообразие», «инвазионные виды» и др.);
- новые события и явления (когда требуется оценить их правдоподобие; например, представления о компенсации [замещении] экологических факторов в рамках факториальной экологии или впервые наблюдаемые абиссальные сгущения жизни; см.: [Розенберг и др., 1999]);
- новые последовательности целенаправленных действий (когда следует оптимизировать, по возможности, воздействия [чаще всего, антропогенные] на конкретные экосистемы);
- новые метафоры и аналогии (например, представления о городах, как о, своего рода, «паразитах биосферы» [Одум, 1986], так как их первичная продукция ничтожно мала по сравнению с гигантской энергией, которая ими потребляется).

Особую ценность представляют научные выводы, приводящие к формулированию ранее неизвестных законов и закономерностей.

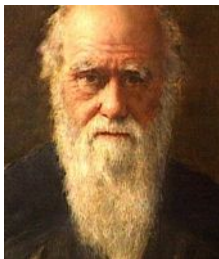
- *Закономерность* – это объективно существующая, повторяющаяся, существенная связь явлений, описанная, как правило, на качественном, содержательном уровне.
- *Закон* – необходимое, существенное, устойчивое, повторяющееся соотношение между явлениями. Замечу, что не всякая связь – закон (связь

может быть случайной и необходимой); закон – необходимая связь явлений. Различают законы *функционирования* (связь в пространстве, структура системы) и *развития* (связь во времени), *динамические* (детерминированные) и *статистические*. Одни законы выражают строгую количественную зависимость между явлениями и фиксируются с помощью математических формализмов, уравнений (закон всемирного тяготения), другие – не поддаются строгой математической записи (закон биогенной миграции атомов **В.И. Вернадского** или закон естественного отбора **Ч. Дарвина**). **А.А. Любищев** [1991] вообще считает законы в качественной форме не строго научными, а *преднаучными законами*, которые надлежит еще только открыть в будущем.

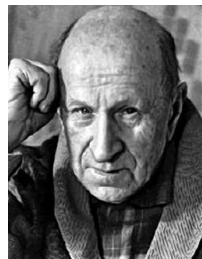
- *Научные рекомендации* представляют собой научные выводы предписывающего типа.



**Вернадский Владимир Иванович** (1863–1945) – отечественный естествоиспытатель, мыслитель; академик Императорской Санкт-Петербургской, Российской и АН СССР.



**Дарвин Чарльз** (Charles Robert Darwin; 1809–1882) – британский врач, естествоиспытатель; чл.-корр. Императорской Санкт-Петербургской академии наук.



**Любищев Александр Александрович** (1890–1972) – отечественный ученый-энциклопедист, биолог, энтомолог, философ.

Наконец, в-третьих, процесс объяснения позволяет осуществлять предвидение и предсказание будущих явлений, ситуаций и процессов (см. далее раздел 2).

**Сукцессия в травосмесях.** Продемонстрирую возможности теоретического объяснения конкретной экологической ситуации на примере наблюдаемых закономерностей сукцессии в травосмесях [Миркин и др., 1984, 1986, 1987, 2002; Горская и др., 1987; Миркин, Горская, 1989; Усманов и др., 1989, 1991].

Создание искусственных экосистем путем подбора и оптимизации их структуры – одно из актуальных направлений прикладной экологии. Например, создание травосмесей для газонов (при этом, различают три основных типа газонов [Газоны..., 1977] – *спортивные* [устраиваемые на стадионах,

футбольных полях, теннисных кортах, площадках для гольфа, крикета, бадминтона, площадках для игр в школах и детских садах, ипподромах и пр.; Абрамишвили, 1970], *декоративные* [создаваемые в садах, дачах, парках, скверах, бульварах, лесопарках, лугопарках, на объектах жилой, промышленной, коттеджной застройки; декоративные газоны подразделяются в свою очередь на партерные, обыкновенные или садово-парковые, луговые и цветущие, мавританские газоны; Миркин, Анищенко, 1994; Кочарян, Кочарян, 2006], *специальные* [устраиваемые на аэродромах, откосах шоссе и железных дорог, гидротехнических сооружениях, рекультивируемых площадях – карьерах, свалках, фитомелиорация солончаков и т. п.; Синельников, 1998; Янтурин, 1998, 2004]). При этом, естественно, требования к газонным травосмесям различны. Например, футбольное поле должно быть густым, выдерживать большие нагрузки, мяч не должен скользить, поле для гольфа должно еще обладать и повышенными декоративными качествами, газоны специального типа, имеют, в основном, санитарно-гигиеническое значение (дернина газона закрепляет почву, травостой поглощает из атмосферы часть пыли и газов, приглушает шум, повышает относительную влажность воздуха и пр.).

Однако, пожалуй, основное применение травосмесей связано с созданием посевов многолетних трав продленного долголетия (повышенная продуктивность и устойчивость к внедрению аборигенных видов, удешевление получаемой фитомассы и пр.). «При заведении постоянных лугов, к числу главных условий успешности принадлежит умение выбрать такую смесь трав, которая наиболее прилично характеру и свойствам почвы» (выделено автором. – Г.Р.; [Бажанов, 1863, с. 186]). Именно решению последней задачи на основе *принципа программированной сукцессии* [Миркин, 1985] и были посвящены экспериментальные и теоретические работы башкирских геоботаников в 80-90-х гг. прошлого столетия [Миркин и др., 1987, 2002; Горская и др., 1987; Миркин, Горская, 1989; Усманов и др., 1989, 1991].

От естественных кормовых угодий посевы трав отличаются более высокой продуктивностью, однако их «ахиллесовой пятой» является высокая степень засоряемости и, как следствие, небольшой срок жизни (при этом, 4-5 лет вполне достаточно, если посев трав проведен в севообороте, но явно мало для искусственного сенокоса [Миркин, 1990, 1991]). В этом контексте не могу не привести две цитаты.

- Из статьи **А.М. Бажанова**<sup>8</sup> "Об искусственно возделываемых лугах" 1863 г. [Бажанов, 1863, с. 186; Миркин, 1991, с. 39]: «человек может ускорить развитие одних трав, ослабить рост других и таким образом до не-

<sup>8</sup> **Бажанов Алексей Михайлович** (ок. 1820-1889) – отечественный агроном, зоотехник, натуралист.

которой степени изменить естественный ход плодосменности на лугах, но он не может уничтожить её совершенно, подобно тому, как не может достигнуть того, чтобы посеянный клевер или люцерна постоянно, в течение многих лет росли и давали урожай... Чтобы получить искусственный луг, хороший и способный для продолжительного использования, необходимо выбрать для его обсеменения семена растений, как с высокими, так и с низкими, стелющимися по поверхности стеблями и притом растений, корни которых бы распределялись на всех высотах почвенного слоя, могли противостоять всем разнообразным неблагоприятным обстоятельствам, как со стороны климата, так и со стороны почвы». Легко заметить, что первая часть этой цитаты на современном экологическом языке описывает *программированную сукцессию*, а вторая – является предтечей представлений об «*экологической нише*».

- Из статьи **Т.Д. Лысенко** [1952, с. 283, 288, 299], опубликованной 15 июля 1950 г. в газете "Правда": «Наука и практика безупречно показали полезность посева многолетних трав в полевом севообороте для поднятия урожайности всех культур и для обеспечения животноводства хорошими



**Лысенко  
Трофим  
Денисович**  
(1898-1976) –  
отечественный  
агроном,  
селекционер;  
академик  
АН СССР.

кормами. Поэтому борьба за быстрое внедрение в колхозах и совхозах в полевом севообороте посева многолетних трав и получение с них высоких урожаев сена является одной из главных задач работников сельскохозяйственной науки и практики...

Травопольная система земледелия как раз тем и хороша, что *она дает возможность непрерывно повышать урожайность*, увеличивать валовой сбор продукции. *Урожайности нет предела*, и травопольная система земледелия на деле это доказывает... Многолетние травы в полевом севообороте могут быть двухгодичного использования, т. е. занимать два поля в 10-12-польном севообороте, если посевная площадь всех других, предусмотренных государственным планом, культур укладывается в площадь севооборота. Травы могут быть и одногодичного использования, т. е. занимать в севообороте одно поле, особенно когда севооборот имеет меньше десяти полей. Думаю, что последнее, т. е. введение трав одногодичного пользования, в практике найдет большее применение... *Единство агрономической биологии с колхозно-совхозным производством есть верный большевистский путь развития подлинной мичуринской науки*» (выделено мной. – Г.Р.). Такая позиция «народного академика» надолго определила внедрение одно- или двухвидовых травосмесей (причем, чаще



всего клевера красного [*Trifolium pratense*] и тимофеевки луговой [*Phleum pratense*] для любых регионов нашей страны...), что, в свою очередь, для поддержания их устойчивости потребовало усиления роли химических приемов борьбы с сорняками (см., например, [Каныгин, 2007]).

Реализация принципа программированной сукцессии проводилась в нескольких опытах, заложенных в 1977 г. в условиях северной лесостепи Башкирского Предуралья, в горно-лесной и степной зонах Зауралья [Горская и др., 1987]. Высевались несколько видов трав в чистых посевах (кострец безостый [*Bromopsis inermis*] – К, овсяница луговая [*Festuca pratensis*] – О, клевер луговой [*Trifolium pratense*] – Кл, люцерна синегибридная [*Medicago sativa*] – Л, ежа сборная [*Dactylis glomerata*] – Е), а также смесь этих видов при четырех вариантах экологических воздействий (контроль, полив, удобрение [N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>] и полив + удобрение); кроме того, исследовались и некоторые двух- и трехвидовые травосмеси (с включением тимофеевки луговой [*Phleum pratense*] – Т). Итоговым параметром, по которому оценивалась «роль» того или иного вида в структуре травосмеси, стала оценка *виолентности*<sup>9</sup> – ранг долевого участия вида в составе сообщества (комплексная оценка онтогенетической, экологической и ценотической составляющих способности вида «захватывать» и «удерживать» экологическую нишу [Раменский, 1938; Работнов, 1975; Grime, 1979; Пианка, 1981; Миркин, 1983; Миркин, Наумова, 1998; Грайм, 2005; Рухленко, 2005]).

Сделаю небольшое «лирическое отступление» и еще раз процитирую А.М. Бажанова [1863, с. 194], который предложил следующую травосмесь «для кошения на плотноватых суглинках:

Тимофеевка трава, арженец

(*Phleum pratense*) 5 (доля семян в травосмеси. – Г.Р.).

Овсяница высокорослая (*Festuca elatior*) 4.

Мятлик луговой (*Poa pratensis*) 5.

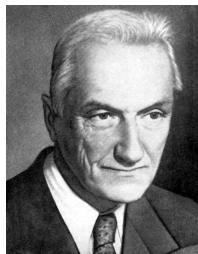
Полевица белая (*Agrostis alba*) 4.

Белый клевер (*Trifolium repens*) 5.

Клевер высокорослый (*Trifolium elegans*) 8.

Люцерна пятнистая (*Medicago maculata*) 8.

<sup>9</sup> По Л.Г. Раменскому, различают виды виоленты (от лат. *violent* – неистовый, склонный к насилию; вид-«лев», силовик, конкурент), пациенты (от лат. *patiens* – терпеливый; вид-«верблюду», выносливец, стресс-толерант) и эксплеренты (от лат. *explere* – наполняющий, заполняющий; вид-«шакал», рудерал).



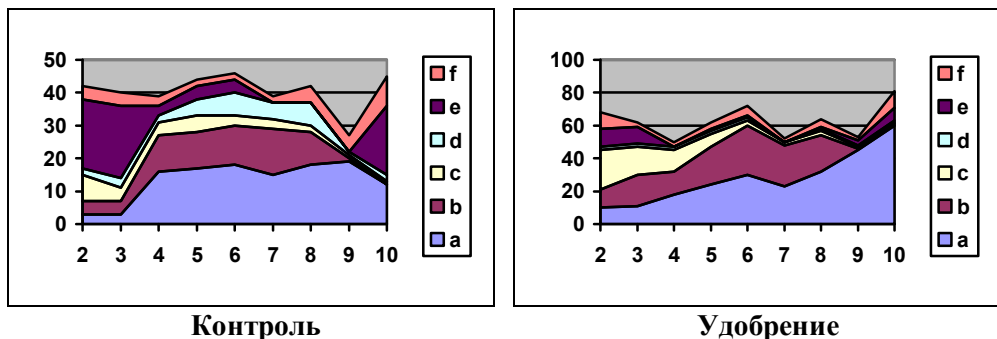
Гусинец (*Vicia sepium*) 6.

Бедренец высокорослый (*Pimpinella magna*) 5».

Легко заметить, что «травосмесь Бажанова» близка по составу к «травосмеси Миркина».

Каковы же результаты этих наблюдений (совокупность известных эмпирических фактов)?

1. Урожайность «полных» травосмесей (*КОЕКЛЛ* [Миркин, 1990, с. 46-47]; см. **рис. 11.1**) на протяжении всех лет наблюдений в условиях северной лесостепи демонстрирует достаточно стабильный уровень (примерно, 40-45 ц/га на контроле и 60-70 ц/га при полном минеральном удобрении). Аналогичную картину имеем и для горно-лесной зоны (здесь урожайность в первые годы была сравнительно низкой – около 40 ц/га, а вот на шестом году использования поднялась до 100 ц/га [Миркин, 1990, с. 50]). При этом сходный характер «холмов» и «впадин» на этих графиках свидетельствует о влиянии на урожайность климатических факторов (количества тепла и влаги в год учета, осенью накануне года учета и пр.).



**Рис. 11.1.** Динамика урожайности многолетних трав в ходе сукцессии травосмеси *КОЕКЛЛ*.

Обозначения: а – коострец безостый, б – ежа сборная, с – овсяница луговая, d – люцерна синегибридная, е – клевер луговой, f – внедрившиеся виды.

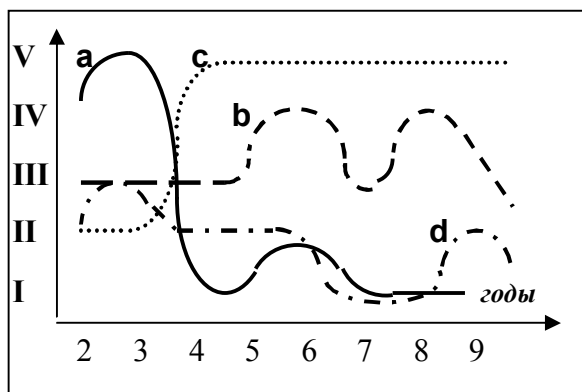
2. Травосмеси, какое бы «оптимальное» (с субъективной точки зрения экспериментатора или подобранное в соответствии с некоторой моделью) соотношение семян не было высеяно, с первого же года меняют свою структуру – «некоторые виды увеличивают свое участие в составе сообщества, другие уменьшают его» [Миркин, 1990, с. 43]. Так, для контроля (в условиях северной лесостепи) по оценке виолентности (см. **рис. 11.2**)

«выстраивается» следующая последовательность доминирования видов травосмесей:

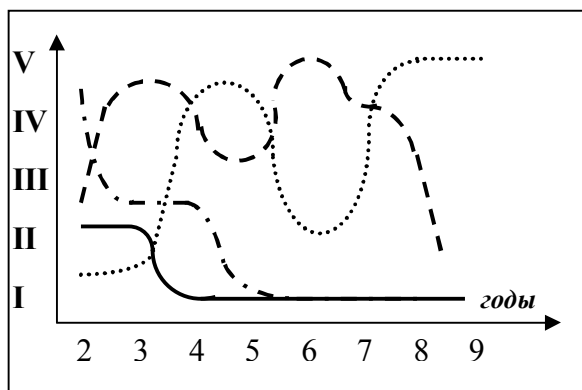
- 2-3-й годы – клевер и ежа,
- 4-5-й годы – равно представлены все виды (кроме люцерны),
- 6-й и последующие годы – кострец, ежа и (в зависимости от климатических условий), «на вторых ролях», люцерна;

на фоне удобрения:

- 2-й год – овсяница,
- 3-й год – ежа,
- 4-5-й годы – кострец + ежа,
- 6-й год – ежа,
- 7-й год – кострец + ежа,
- 8-й и последующие годы – кострец.



Контроль



Удобрение

**Рис. 11.2.** Динамика виолентности многолетних трав в ходе сукцессии травосмеси *КОЕКлЛ*.

Обозначения:

- a – клевер луговой,
- b – ежа сборная,
- c – кострец безостый,
- d – овсяница луговая.

3. Внесение удобрений влияет на тренды виолентности: оно способствует угнетению бобовых и усилению злаков. Так, на контроле (без удобрения) в условиях северной лесостепи виолентность клевера имеет высший ранг (V), а в варианте с удобрениями в эти же годы всего II; ежа сборная в первом случае только на шестой и восьмой год «поднимается» до IV ранга, а в варианте с удобрениями на третий и шестой год – до V ранга (см. **рис. 11.2**).

Кроме того, внесение удобрений меняет характер взаимоотношений между компонентами травосмеси и, соответственно, может выступать в качестве некоего «регулятора» путем создания более благоприятных условий для того или иного компонента травосмеси. В качестве примера, укажу [Горская и др., 1987, с. 148-149; Миркин, 1990, с. 52-53; 1985, с. 39] на изменение роли клевера в условиях северной лесостепи. На третьем году жизни вес одного растения клевера (г) менялся следующим образом:

	чистый посев	травосмесь
контроль	9,1	17,6
удобрение	9,4	15,4
полив	10,9	5,8
удобрение + полив	15,6	6,4

а одного растения овсяницы – так:

	чистый посев	травосмесь
контроль	2,4	3,7
удобрение	6,1	3,6
полив	2,7	8,1
удобрение + полив	8,3	3,9

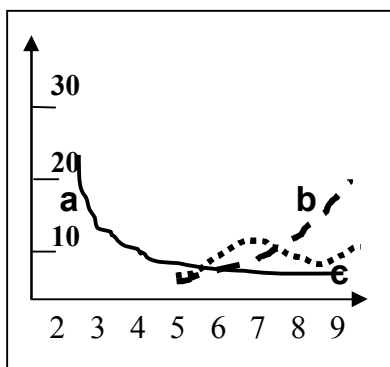
Иными словами, на третьем году жизни в травосмеси клевер подавлял овсяницу во всех вариантах воздействий, кроме «полива» (хотя внесение удобрений положительно сказывалось на увеличении веса особей овсяницы).

4. Степень благоприятности ценологических условий оказывает заметное влияние на развитие растений. В частности, на четвертом году жизни в условиях горно-лесной зоны (возрастание конкуренции в ряду *O – КОКл – КОЛ*) вес одного растения овсяницы (г) и другие статистические характеристики менялись следующим образом [Горская и др., 1987, с. 149-149]:

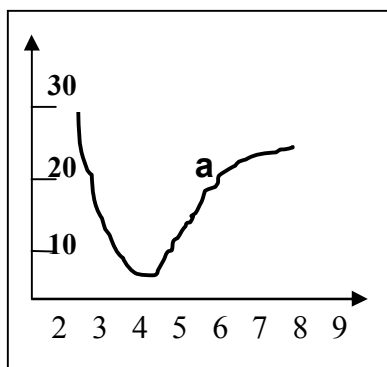
	<i>O</i>	<i>КОКл</i>	<i>КОЛ</i>
средний вес	11,7	8,0	5,7
дисперсия	32,38	30,80	26,76
коэффициент асимметрии	0	0,9	1,6

Иными словами, конкуренция ведет к уменьшению среднего веса особей и дисперсии, и к увеличению асимметрии распределения (растет число более мелких особей).

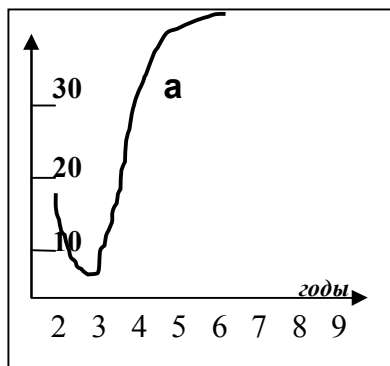
5. В сукцессии внедряющихся видов достаточно четко просматриваются два пика (см. **рис. 11.3**): первый из них наступает на следующий год после высева травосмеси и формируется за счет полевых сорняков (агрофитов), второй наблюдается в стадии распада травосмесей и связан с внедрением



**КОЕКл**



**КлТ**



**Кл**

**Рис. 11.3.** Динамика долевого участия сорных видов (%) в ходе сукцессии травосмесей.

Обозначения:

- а – горно-лесная зона (удобрение),
- б – северная лесостепь (контроль),
- с – северная лесостепь (удобрение)

апофитных видов местной флоры. Причем, для одновидовых и некоторых вариантов двувидовых посевов высокая засоренность наблюдается на протяжении всего срока использования травосмеси («В Белоречком районе агроном И.М. Нуритдинов... жаловался на низкий урожай и быстрое засорение посевов трав в районе. Повсеместно высевалась травосмесь клевера красного и тимофеевки, которая при отсутствии удобрений засорялась с первого года и так и не очищалась от сорняков два последующих года, была малоурожайна и использовалась не более трех лет» [Миркин, 1990, с. 36]).

6. Виды травосмесей представлены в искусственных сообществах (см. выше пункт 3) не идентичными, а заметно различающимися по весу и размерам особями, создавая тем самым своеобразную «экологическую очередь» (из «своих» более мелких или «чужих» видов) по оптимальному использованию того или иного ресурса.

Вся эта совокупность известных эмпирических фактов позволяет привлечь для объяснения данного явления следующие теоретические конструкции [Миркин, 1990, с. 34-35; Розенберг и др., 1999].

- *Аксиома адаптированности* (адаптивный подход; не улучшать дорогим путем неблагоприятные условия среды для выращивания трав, а подбирать виды трав, которые достаточно продуктивны и устойчивы в этих неблагоприятных условиях).
- *Принцип «плотной упаковки» экологических ниш* (включать в травосмесь виды с разным отношением к факторам среды).
- *Принцип фитоценотической замкнутости* (закрытость травосмеси от внедрения незапланированных компонентов – сорняков и видов местных лугов; фактически, следствие из предыдущего принципа).
- *Принцип различных типов эколого-ценотических стратегий* (подбор видов с разными типами эколого-ценотических стратегий (подбор видов с разным характером корневой системы [максимум корней на разной глубине], разной ритмикой фенологического развития (поочередное зацветание с ранней весны до поздней осени), с разной реакцией на климатические условия и пр.); оценка виолентности популяций; также следствие из принципа «плотной упаковки» экологических ниш).
- *Принцип сукцессионного замещения* (программированная сукцессия; обеспечивать постоянную «продукционную волну», когда виды трав закономерно перераспределяют используемые ресурсы и поочередно достигают максимального развития, что снижает конкуренцию и обеспечивает высокую урожайность травосмеси весь срок ее эксплуатации). В со-

временной литературе очень популярно разделение всех сукцессий по типу их протекания на четыре основные модели [Connell, Slatyer, 1977; Смелянский, 1993]. Эти модели имеют следующую характеристику.

- *Модель стимуляции* – соответствует пониманию сукцессии **Ф. Клементса**, когда в ходе сукцессии смена видов связана с постепенным улучшением условий среды (например, зарастание скал, когда сменяются лишайники, мхи, травы, кустарники, деревья).
- *Модель ингибирования* – соответствует обратному процессу ухудшения условий среды, сукцессия самозамедляется и может остановиться до достижения устойчивого состояния климакса. Дальнейшее развитие сукцессии возможно только при нарушениях, как вариант биотической сукцессии (олени копытами нарушают сплошной ковер мхов, развивающихся на пожарищах, и дают возможность поселиться травам).
- *Модель толерантности* – в ходе сукцессии происходит ухудшение условий среды (в первую очередь обостряется конкуренция между растениями), что компенсируется за счет поселения все более и более толерантных видов с выраженным свойством  $S$  [Grime, 1979; Грайм, 2005]. Модель проявляется при зацелинении залежей, восстановлении леса (так, поселение ели возможно только под полог ольхи), т. е. при некотором ухудшении условий.
- *Модель нейтральности* – соответствует сукцессии как чисто популяционному процессу смены популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценологическими типами стратегий. Чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов благоприятствования, ингибирования или толерантности.



**Клементс  
Фредерик**  
(Frederic Edward  
Clements;  
1874-1945) –  
американский  
ботаник,  
эколог.

Применение этих моделей к анализу сукцессий (которые близки к залежным сукцессиям и отличаются только тем, что ускоряются в результате того, что в сообщество сразу вводится банк семян видов луговых фитоценозов) позволяет сделать вывод о том [Миркин, Горская, 1989], что механизмы смены состава и структуры травосмесей не могут быть подведены под одну из этих четырех идеализированных моделей, поскольку состав агроценоза может меняться на разных стадиях под влиянием различных жизненных циклов, когда сукцессия протекает как популяционный

процесс (модель нейтральности), отражать процессы ингибирования (при появлении доминанта с высокой виолентностью, который как бы «останавливает» сукцессию) или толерантности (когда условия для внедрения новых видов ухудшаются вследствие повышения уровня фитоценотической замкнутости и ограничения потребления ресурсов, но каждый новый вид обладает более высокой толерантностью к этому режиму, которая проявляется в способности к более тонкой дифференциации ниш). Таким образом, в данном случае на модель толерантности и «упаковки» ниш внедряющихся видов может накладываться и модель благоприятствования. Такая неоднозначность механизмов смены видов в ходе сукцессии соответствует современным представлениям теории фитоценологии, где подчеркивается, что не только на разных фазах, но и на одной фазе при смене разных видов могут проявляться механизмы различных моделей [Ricett et al., 1987; Миркин, Наумова, 1998].

- *Правило обязательности заполнения экологической ниши* реализуется либо путем существенных различий видов по размерам, либо внедрением в состав травосмеси видов «дикой» флоры с окрестных территорий.

Сукцессию травосмесей можно разделить на несколько стадий – в частности, предлагается различать три стадии [Миркин, Горская, 1989]:

1. *Инициальная стадия* господства эксплерентов (R-стратегов) за счет стимуляции обработкой почвы прорастания семян и вегетативных зачатков в почве (см. **рис. 11.3**). Если созданию травосмеси предшествовало пахотное использование почвы, то обычно это полевые (сегетальные) сорняки, если осваивается целина, то это виды-рудералы. Продолжительность стадии один-два года; при очень высоких нормах высева культурных трав (например, в практике газонного хозяйства) стадия может быть практически не выражена.
2. *Стадия доминирования* культурных компонентов, период продуктивного долголетия травосмеси. Длительность стадии может составлять от одного-двух до десяти и более лет – её продление и является конечной целью оптимизации травосмесей. При многовидовой травосмеси состав доминантов последовательно меняется (наблюдается процесс сменодоминантности или «продукционной волны»). «В удачно "смонтированной" травосмеси в ходе "продукционной волны" происходит постепенная замена одних полезных видов другими, чтобы все виды "работали" и не выпадали из травосмеси раньше времени, которое им отведено в программированной сукцессии (в этом случае напрасно тратятся дорогостоящие семена), следует добиваться предельно дифференциации особей по размеру. Это придает "продукционной волне" устойчивость и позволяет особям более плотно использовать среду: рядом с крупным растением, требующим много ресур-



сов, их "остатки" может использовать более мелкая особь того или иного вида, но в любом случае место в сообществе будет занято и потому ограничены возможности для проникновения в травосмесь внедряющихся сорных видов» [Миркин, 1990, с. 56-57].

3. *Стадия внедрения* спонтанных видов, как правило, из числа рудеральных, а затем луговых и степных. При этом очень часто, травостой сохраняется продуктивным за счет спонтанно внедрившихся, но хорошо отзывающихся на удобрения видов. Обогащение состава травостоя постепенно приближает его к естественным или полустественным травостоям, что ведет к конвергенции ботанического состава и структуры различных травосмесей, выращенных в одних и тех же почвенно-климатических условиях.

Формализовать эти теоретические представления можно с помощью следующей модели.

Задача о плотной упаковке – это один из разделов дискретной геометрии; эта задача, фактически, сводится к ответу на вопрос: насколько плотно можно уложить в пространстве большое количество одинаковых шаров [Фейеш Тот, 1958; Делоне, Рышков, 1963; Роджерс, 1968; Слоэн, 1984 и др.]. В частности, согласно *принципу плотной упаковки молекул*, сформулированному **А.И. Китайгородским**, молекулы, моделируемые

внешним контуром пересекающихся ван-дер-ваальсовых сфер атомов, в кристаллах «соприкасаются», т. е. не проникают друг в друга и не висят в пустоте. При этом они располагаются достаточно плотно (выступ к впадине); плотность упаковки в трехмерном пространстве близка к 0,7.



**Китайгородский  
Александр  
Исаакович**  
(1914-1985) –  
отечественный  
физик-  
кристаллограф.



**Мак-Артур  
Роберт**  
(Robert Helmer  
MacArthur;  
1930-1972) –  
американский  
математик,  
эколог, генетик,  
биогеограф.

**Минковский  
Герман**  
(Hermann  
Minkowski;  
1864-1909) –  
немецкий  
математик,  
геометр,  
физик.



Конфигурации плотной упаковки шаров изучаются уже многие годы, но об оценке плотности такой упаковки все еще можно говорить лишь в «приближении сверху» (на это, кстати, еще в 1972 г. указывал **Р. Мак-Артур**

[MacArthur, 1972], который первым пытался использовать в экологии принцип плотной упаковки для моделирования структуры сообщества). Г. Минковский в 1905 г. доказал (см.: [Роджерс, 1968, с. 11]), что плотность упаковки  $\delta_n$  для  $n$ -мерного пространства имеет такую оценку:

$$\delta_n \geq \left( \sum_{k=1}^{\infty} k^{-n} \right) / 2^{n-1} ;$$

а для  $n > 25$  (а именно такие варианты и интересны при экологической интерпретации), нашими отечественными математиками [Сидельников, 1974; Кабатянский, Левенштейн, 1978; см. также: Слоэн, 1984] была получена следующая оценка:

$$\delta_n \leq 2^{-0,599n} .$$

Если плотность упаковки в  $n$ -мерном пространстве  $\delta_n$  нормировать суммой  $\sum_{n=1}^{\infty} \delta_n$ , то, фактически, получим вероятность того, что в  $n$ -мерном пространстве будет достигнута плотная упаковка.

Прежде чем перейти к обсуждению конкретной экосистемы (устойчивой травсмеси), рассмотрим некоторые общие принципы построения потенциально эффективной модели экосистемы (см.: [Флейшман, 1982]). Пусть имеется  $n$ -мерное пространство экологических факторов, и каждый вид занимает в нем свою экологическую нишу, которая описывается многомерной сферой (можно принять наличие только одного вида, особи которого занимают одинаковые ниши-сферы, различающиеся только пространственным расположением). В момент времени  $t$  каждая ниша-сфера с вероятностью  $p_t$  будет занята особью  $s$  вида ( $p_t$  в этом случае может рассматриваться как вероятность плотной упаковки). Тогда,  $p_t(s, n)$  – вероятность встретить вид в момент времени  $t$  в  $n$ -мерной нише, а  $p_t(0, n)$  – вероятность того, что ниша будет пуста;  $p_t(s, n) + p_t(0, n) = 1$ . Кроме этих вероятностей, введем в рассмотрение условную вероятность  $p_t(ss, n) = p_t(s, n) / [1 - p_t(0, n)]$  – вероятность того, что в нише появится еще одна особь  $s$  при условии, что ниша уже занята (формализуется процесс конкуренции – в данном контексте, внутривидовой). Каждый шаг моделирования ( $t + 1$ ) состоит в том, что особи  $s$  с вероятностями  $p_t(s, n)$  для «чистой» ниши и  $p_t(ss, n)$  для уже занятой ниши занимают соответствующее пространство, стремясь «плотно упаковаться» в нем. Сообщество считается устойчиво функционирующим, если через  $T_0$  шагов плотность упаковки вида в пространстве экологических ниш-сфер будет отличаться от теоретически возможной на некоторую заданную величину  $\varepsilon$ .

Функционирование травосмеси (система  $A$ ) можно представить как процесс ежегодного «обмена» плотности упаковки видов в экологической нише (будем говорить о «потребляемом ресурсе»  $U$ ; еще раз напомним, что этот принцип – лишь модель, помогающая интерпретировать реальность) на устойчивость травосмеси («расходуемый ресурс»  $V$ ). Тогда целью  $A_0$  системы  $A$  можно определить «наиболее выгодный ( $U; V$ )-обмен» (система стремится высокопродуктивно просуществовать достаточно долго, увеличивая [или сохраняя] степень плотности упаковки видов в травосмеси). Представляя ( $U; V$ )-обмен как некоторый случайный марковский процесс (для каждого фиксированного  $U$  система путем изменения своей структуры и поведения стремится максимизировать  $V$ ), зададим вероятность  $P(U, V)$  достижения системой  $A$  своей цели  $A_0$ ; тогда в соответствии с формулой **Байеса**:

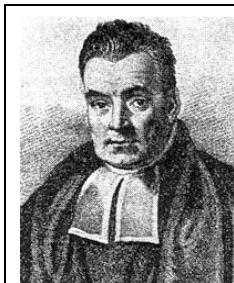
$$P(U, V) = P(U) \cdot P(V/U) = P(V) \cdot P(U/V) .$$

Вероятность добиться плотной упаковки видов, в свете выше приведенных рассуждений, будет

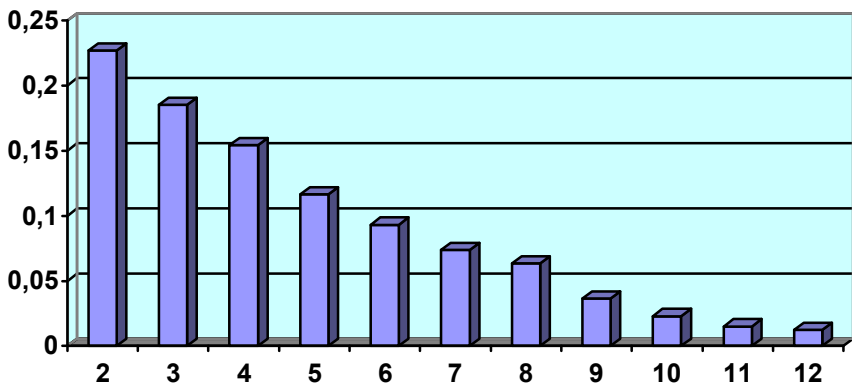
$$P(U) = \delta_n / \sum_n \delta_n .$$

По имеющимся данным [Роджерс, 1968, с. 11] легко рассчитать такое распределение вероятности (см. **рис. 11.4**).

Определим вероятность того, что система  $A$  будет устойчивой (просуществует  $t > T_0$  единиц времени) при условии плотности упаковки  $\delta_n$  [ $P(V/U)$ ]. Возможны два варианта развития событий.



**Байес Томас**  
(Reverend Thomas Bayes;  
1702-1761) –  
британский  
математик,  
священник.



**Рис. 11.4.** Вероятность плотной упаковки сфер в зависимости от размерности пространства

Пусть, в первом случае, каждый последующий шаг в сукцессии экосистемы не зависит от предыдущего; тогда вероятность достигнуть устойчивого состояния через  $T_0$  шагов будет:

$$p_{ycm}(s, n) = \prod_{i=1}^{T_0} p_i(s, n),$$

причем, для заданного  $n$ ,

$$|P(V/U) - p_{ycm}(s, n)| < \varepsilon.$$

В случае, когда все  $p_i$  равны между собой,

$$p_{ycm}(s, n) = p_t^{T_0}(s, n).$$

Естественная гипотеза о зависимости последующего состояния экосистемы от предшествующего (предшествующих) приводит, во втором варианте, как уже указывалось, к модели, описываемой *однородной цепью Маркова* (см., например, [Кемени, Снелл, 1970]):

$$p_{t+1}(s, n) = \{p_t(s, n) \text{ или } p_t(ss, n)\} \cdot P_t,$$



**Марков  
Андрей  
Андреевич**  
(1856-1922) –  
отечественный  
математик;  
академик  
Императорской  
Санкт-  
Петербургской и  
Российской  
академии наук.

где  $P_t$  – стохастическая однородная ( $N \times N$ )-матрица, где  $N$  – число ниш-сфер, с неотрицательными вероятностями перехода каждой ниши-сферы в состояние «заполненности» особью (или видом)  $s$ ; однородность матрицы соответствует тому, что  $p_{ij}(\dots) = p_{ji}(\dots)$ . Тогда,

$$p_{ycm}(s, n) = \lim_{t \rightarrow \infty} p_t(s, n).$$

Фактически, этот предел существует, если существует предел для матрицы переходов

$$P_{\lim} = \lim_{t \rightarrow \infty} P_t,$$

который соответствует стационарному процессу плотной упаковки особей (видов). Из свойств условной вероятности и определения однородной цепи Маркова, получаем, что матрица переходных вероятностей за  $n$  шагов однородной цепи Маркова есть  $n$ -я степень матрицы переходных вероятностей за 1 шаг.

Объединяя эти результаты, получаем вероятность  $P(U, V)$  достижения системой  $A$  своей цели  $A_0$ :

$$P(U, V) = (\delta_n / \sum_n \delta_n) \cdot \begin{cases} P_t^{T_0}(s, n) \\ \lim_{t \rightarrow \infty} (P_t) = P_t^{T_0} \end{cases}$$

Используя приведенную выше информацию по результатам экспериментов на основе *принципа программированной сукцессии* [Миркин, 1985] в условиях северной лесостепи Башкирского Предуралья и в горно-лесной и степной зонах Зауралья, продемонстрируем работоспособность предложенной модели. Напомню, высевались несколько видов трав в чистых посевах (*Bromopsis inermis* [K], *Festuca pratensis* [O], *Trifolium pratense* [Kл], *Medicago sativa* [Л], *Dactylis glomerata* [E]), а также смесь этих видов при четырех вариантах экологических воздействий (контроль, полив, удобрение [N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>] и полив + удобрение; [Горская и др., 1987]).

Пусть  $t = 3$ ,  $T_0 = 10$ ,  $n = 2$  (будем рассматривать различия ниш для вариантов «контроль» и «удобрение», а по остальным осям будем считать их идентичными; см. **рис. 11.1**). Тогда

$$P(U) = \delta_n / \sum_n \delta_n = 0,2267.$$

Учитывая экспериментальный характер смены видов в травосмесях в вариантах «контроль» и «удобрения» (**рис. 11.1** и **11.2**) и некоторые экспертные оценки, матрицы переходов  $P_t$  представлены в следующем виде (например, первая строка матрицы «контроль» интерпретируется следующим образом: козлец вытесняет овсяницу, люцерну и клевер с вероятностью 0,25 для каждого вида, и почти не может вытеснить ежу сборную – вероятность всего 0,05):

«контроль»

$$P_t = \begin{matrix} & \begin{matrix} K & E & O & Л & Kл \end{matrix} \\ \begin{matrix} K \\ E \\ O \\ Л \\ Kл \end{matrix} & \begin{vmatrix} 0,20 & 0,05 & 0,25 & 0,25 & 0,25 \\ 0,05 & 0,25 & 0,20 & 0,20 & 0,30 \\ 0,25 & 0,20 & 0,40 & 0,10 & 0,05 \\ 0,25 & 0,20 & 0,10 & 0,30 & 0,15 \\ 0,25 & 0,30 & 0,05 & 0,15 & 0,25 \end{vmatrix} \end{matrix},$$

«удобрение»

$$P_t = \begin{matrix} & \begin{matrix} K & E & O & Л & Kл \end{matrix} \\ \begin{matrix} K \\ E \\ O \\ Л \\ Kл \end{matrix} & \begin{vmatrix} 0,80 & 0,1 & 0 & 0,1 & 0 \\ 0,1 & 0,70 & 0,1 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0,1 & 0,40 & 0,25 & 0,25 \\ 0,1 & 0,1 & 0,25 & 0,30 & 0,25 \\ 0 & 0 & 0,25 & 0,25 & 0,50 \end{vmatrix} \end{matrix}.$$

Соответственно, получаем предел  $P_t$  при  $t \rightarrow \infty$ :

## «контроль»

$$\lim(P_i) = \begin{array}{c|ccccc} & K & E & O & Л & Кл \\ \hline K & 0,18 & 0,16 & 0,18 & 0,20 & 0,23 \\ E & 0,16 & 0,20 & 0,19 & 0,20 & 0,23 \\ O & 0,18 & 0,19 & 0,18 & 0,19 & 0,19 \\ Л & 0,20 & 0,20 & 0,19 & 0,18 & 0,16 \\ Кл & 0,23 & 0,23 & 0,19 & 0,16 & 0,19 \end{array}$$

## «удобрение»

$$\lim(P_i) = \begin{array}{c|ccccc} & K & E & O & Л & Кл \\ \hline K & 0,27 & 0,20 & 0,13 & 0,16 & 0,12 \\ E & 0,20 & 0,24 & 0,20 & 0,20 & 0,15 \\ O & 0,13 & 0,20 & 0,22 & 0,21 & 0,23 \\ Л & 0,16 & 0,20 & 0,21 & 0,20 & 0,22 \\ Кл & 0,12 & 0,15 & 0,23 & 0,22 & 0,21 \end{array}$$

Даже поверхностный анализ этих, в значительной степени «искусственных» (как любая экспертная оценка), матриц, позволяет говорить о том, что «со временем» происходит выравнивание распределений вероятностей занять пустующую нишу-сферу или вытеснить из нее другой вид. Интерпретируются и чуть заметные тенденции более «сильного давления» коостреца и ежи на бобовые в «контроле» и ослабление такого «давления» в варианте «удобрения» (как известно, злаки и бобовые находятся в симбиотических отношениях – злаки способны образовывать кольца вокруг пятен бобовых, т. к. у границ с такими пятнами складываются условия улучшенного азотного питания [Работнов, 1973; Harper, 1977; Turkington, Harper, 1979]; в условиях внесения удобрений конкуренция за азот ослабевает).

Закончить этот раздел хочу такой полуфилософской сентенцией. Польза теоретической науки, даже если она не достигает своего совершенства, все равно, как правило, оказывается весьма ощутимой, что побуждает дальнейшее её развитие, а недостатки используемых научных методов восполняются за счёт искусства тех, кто занимается практической деятельностью. Дальнейшее познание наблюдаемых систем и процессов (следующий виток «диалектического штопора») выводит науку на следующий и, как правило, более высокий уровень теоретического обобщения ([http://revolution.allbest.ru/philosophy/00014135\\_0.html](http://revolution.allbest.ru/philosophy/00014135_0.html)).

## 2. Предсказание новых явлений

К. Поппер [1983, с. 53] в 1934 г. писал: «Можно, как представляется, выделить четыре различных пути, по которым происходит проверка теории.

- Во-первых, это логическое сравнение полученных следствий друг с другом, при помощи которого проверяется внутренняя непротиворечивость системы.
- Во-вторых, это исследование логической формы теории с целью определить, имеет ли она характер эмпирической, или научной теории или, например, является тавтологичной.

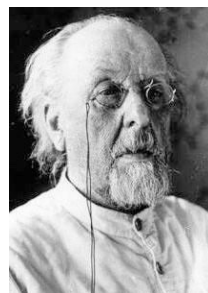
- В-третьих, это сравнение данной теории с другими теориями, в основном с целью определить, внесет ли новая теория вклад в научный прогресс в том случае, если она выживет после её различных проверок.
- И, наконец, в-четвертых, это проверка теории при помощи эмпирического применения выводимых из нее следствий».

В рамках этих представлений (особенно – четвертого типа проверки), из проверяемой теории выводят некоторые высказывания, которые можно назвать *предсказаниями* и которые проверяются путем сравнения с результатами экспериментов. Если проверка дает положительный результат, то теория на данный момент может считаться верифицированной, но если результат отрицательный (т. е. следствия теории [предсказания] оказались фальсифицированными), «то фальсификация их фальсифицирует и саму теорию, из которой они были логически выведены» (см.: [Поппер, 1983, с. 53-54]). «Ценность научной теории заключается в её способности предсказывать» [Бриллюэн, 1972, с. 15].

Таким образом, *предсказание* (предвидение новых ситуаций, событий и явлений) – весьма важная функция научного познания и основанной на нем практики. Обычно, предсказание выглядит дедуктивным умозаключением, посылками которого служат некоторые эмпирические обобщения, законы или теории, а также допущения, характеризующие условия применения общих положений к частным случаям; результатом такого умозаключения оказывается нечто до него неизвестное.

Научное предсказание может быть двоякого рода: *касаться свойств существующих объектов*, но еще не обнаруженных наблюдением (например, месторождений полезных ископаемых, новых химических элементов, звезд и т. п.), или *описывать явления и события, которые возможны в будущем* при определенных

условиях (например, **К.Э. Циолковским** была предсказана возможность космических полетов с помощью ракетных поездов [современных многоступенчатых ракет], физиками – управляемой ядерной реакции, химиками – получения синтетических материалов, биологами – клонирования организмов и т. п. [Будко, 2005, с. 94-95]). Независимо от рода предсказаний они всегда основываются на распространении познанных законов или тенденций природы и общества на область неизвестных или не возникших еще явлений, где эти законы или тенденции должны, по мнению естествоиспытателя, сохраняться. При этом следует помнить, что для сложных систем (элементы которых не-



**Циолковский  
Константин  
Эдуардович**  
(1857-1935) –  
отечественный  
ученый-самоучка,  
основатель  
космонавтики,  
философ,  
писатель-фантаст.

линейно взаимосвязаны и находятся под нелинейным и стохастическим влиянием многочисленных внешних факторов), как правило, предсказания результатов воздействий на них сбываются не полностью, объяснением чему, чаще всего, служит ссылка на «неучтенные факторы» (самый простой пример, – некоторые результаты наших экономических реформ...).

Например, учет закономерностей сукцессии в травосмесях позволяет сделать некоторые прогнозы. Тот факт, что в рассмотренных опытах «выпадали» бобовые, совсем не означает невозможности поддерживать их достаточно высокое представительство в травосмесях – следует подбирать более устойчивые виды (подобные чине луговой [*Lathyrus pratensis*] и горошку мышиному [*Vicia cracca*]), «помогать» бобовым внесением фосфорно-калийных удобрений (или, по крайней мере, не «мешать» им внесением азотных удобрений), учитывать онтогенетическую цикличность в развитии бобовых (так называемые, «клеверные годы»; см. **рис. 11.1**, контроль, 9-10-й годы – «вспышка» клевера лугового).

Экспериментальный и теоретический анализ сукцессии в травосмесях позволяет предположить, что для долговременно существующей (достаточно устойчивой) травосмеси процесс внедрения «чуждых» видов (после первых 2-3 лет жизни) будет сравнительно стабильным; при этом, среди внедряющихся видов возрастает роль выходцев из местной флоры, что определяет «стрелу сукцессии» в направлении естественного кормового уголья.

Еще одно предсказание выглядит следующим образом. Внутрипопуляционное разнообразие повышает интенсивность использования ресурса и может стать поводом для микроэволюционных процессов. Особенно, гетерогенность популяций выражена в сообществах с ослабленной конкуренцией. С другой стороны, повышение устойчивости травосмесей следует ожидать в направлении подбора видов-пациентов (в рамках принципа различных типов эколого-ценотических стратегий) – засухоустойчивых, устойчивых к повышенному содержанию в почве солей, способных расти на кислых, холодных почвах и т.д. [Миркин, 1985, с. 41]. В этом контексте особые надежды возлагаются на генно-инженерные методы выведения новых культурных сортов многолетних трав. Правда, и здесь следует соблюдать осторожность. Так, по сообщению в журнале "New Scientist" [«Сбежавшая» трава..., 2007], в США трансгенная трава-полевица [*Agrostis stolonifera*] со встроенным геном бактерии, делающей её устойчивой к гербициду раундап<sup>10</sup>, предназначенная для

<sup>10</sup> Глифосат (Glyphosate; *N*-(фосфонометил)-глицин, C<sub>3</sub>H<sub>8</sub>NO<sub>5</sub>P) – неселективный системный гербицид, использующийся для борьбы с сорняками, особенно многолетними; самый распространённый гербицид в мире. Торговое название Roundup (англ. *круговая оборона*), в честь круга из фургонов, из-за которого американские переселенцы отстреливались от индейцев. Считается одним из самых безопасных в мире гербицидов (при правильном применении).



использования на полях для игры в гольф и ещё проходящая испытания, была обнаружена на лугах штата Орегон. Трава-полевица – это многолетнее растение, имеющие большое количество «диких родственников» на территории США, поэтому ген устойчивости к раундапу может распространиться очень широко, последствия его влияния непредсказуемы, что вызывает серьезное беспокойство у специалистов.

### 3. Общая интерпретация основного содержания теории

**Интерпретация** (лат. *interpretatio* – *истолкование, объяснение, разъяснение*; в математике, логике, теории познания) – совокупность значений (смыслов), придаваемых тем или иным способом элементам (выражениям, формулам, символам и т. д.) какой-либо естественнонаучной или абстрактно-дедуктивной теории (в тех же случаях, когда такому «осмыслению» подвергаются сами элементы этой теории, то говорят также об интерпретации символов, формул и т. д.). Такое определение дано в "Большой Советской энциклопедии" [1972, т. 10, с. 334]. *Содержательная интерпретация* (в информатике) – конкретизация восприятия данных той или иной формы представления в рамках определенного вида деятельности (например, текст документа на английском языке понятен и может быть использован специалистом, знающим английский язык, но не имеет практического смысла для человека, не владеющего этим языком, или одни и те же звуковые сигналы, подаваемые с помощью горна в различных армиях мира, воспринимаются по-разному).

Понятие «интерпретации» имеет важное гносеологическое значение: оно играет существенную роль при сопоставлении научных теорий с описываемыми ими областями, при описании разных способов построения теории и при характеристике изменения соотношения между ними в ходе развития познания. Поскольку каждая естественнонаучная теория задумана и построена для описания некоторой области реальной действительности, эта действительность служит её (теории) «естественной» *интерпретацией*. Но не всегда такого рода интерпретации оказываются единственно возможными (классический пример: из факта изоморфизма механических и электрических колебательных систем, описываемых одними и теми же дифференциальными уравнениями, сразу же следует, что для таких уравнений возможны, по меньшей мере, две различные интерпретации). Для абстрактно-дедуктивных теорий вообще говорить об интерпретации затруднительно.

Проблему нашего знания о мире К. Поппер [1983, с. 35] называл космологической проблемой: «Философы-аналитики полагают, что или вообще не существует подлинных философских проблем, или что философские про-

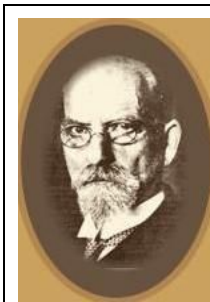
блемы, если таковые все же есть, являются всего лишь проблемами лингвистического употребления или значения слов. Я же, однако, считаю, что имеется, по крайней мере, одна действительно философская проблема, которой интересуется любой мыслящий человек. Это проблема космологии — проблема познания мира и нас самих (и наше знание) как часть этого мира». *Интерпретация – это процесс, цель и адекватный результат которого, – понимание.*

В процессе интерпретации существуют свои категории или, как их называл Э. Бетти [Betti, 1955; Реале, Антисери, 1997, с. 434], «каноны». Два из этих канонов относятся к объекту интерпретации:

- канон *автономии объекта* предполагает, что в развитии интерпретируемого объекта присутствует некоторое активное начало, которое и следует искать интерпретатору; смысл совершенного открытия содержится в самом объекте, а не привносится извне; по отношению к дедуктивно построенной теоретической экологии этот канон свидетельствует о её самодостаточности;
- канон *тотальности интерпретации* позволяет «увязать» между собой взаимоотношения различных частей экологической теории и определить её отношение к «науке в целом»; в контексте герменевтики<sup>11</sup>, которую развивал Бетти, можно утверждать, что этот канон «говорит нам о том, что части текста могут быть поняты в свете целого, а текст может быть понят лишь в континууме с его частями, в уточнении деталей» [Реале, Антисери, 1997, с. 435].

Еще два канона Бетти относятся к субъекту интерпретации:

- канон *актуальности понимания*, фактически, ставит границу возможностям интерпретации, связанную именно с субъективным характером этого процесса («интерпретатор не может снять свою субъективность до конца. Напротив, интерпретатор идет к пониманию объекта, отталкиваясь от собственного опыта...» [Реале, Антисери, 1997, с. 435]);

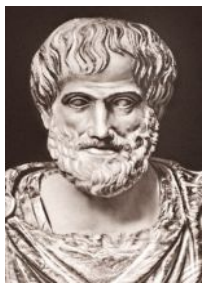


**Бетти  
Эмилио**  
(Emilio Betti;  
1890-1968) –  
итальянский  
юрист,  
философ.

<sup>11</sup> Герменевтика (др.-греч. *ἑρμηνευτική* – искусство толкования) – направление в философии XX в., выросшее на основе теории интерпретации литературных текстов. С точки зрения герменевтики задача философии заключается в истолковании предельных значений культуры, поскольку реальность мы видим сквозь призму культуры, которая представляет собой совокупность основополагающих текстов.

- канон *адекватности понимания* выполняет, фактически, те же функции, что и оценка адекватности моделирования – см. главу 6, раздел 1 (Э. Бетти [Betti, 1955; цит. по: Реале, Антисери, 1997, с. 435] писал: «Желать понять – этого мало, необходим "духовный просвет", подходящая перспектива для открытия и понимания. Речь идет об определенной предрасположенности (моральной и теоретической) души..., что проявляется в искреннем и решительном преодолении собственных предрассудков. Позитивно она [*адекватность понимания*. – Г.Р.] может быть определена как богатство интересов и широта горизонта интерпретатора»).

Последний элемент структуры теории [И. Кузнецов, 1967] дает собственно философское истолкование основных понятий и законов теории, её исходных идей и достигнутых результатов, служит для осмысления границ применимости теории. Такого рода философское учение (как система знаний) обычно формируется как *наука о науке* в том смысле, что в рамках вводимых общих категорий (например, в метафизике **Аристотеля** – сущность, материя, форма, движение, количество, противоречие и пр.; в философии **Канта** – множество, реальность, отрицание, ограничение, субстанция, причина и действие, необходимость и случайность и т. д.) сосредотачивается внимание



**Аристотель из Стагиры** (Ἀριστοτέλης; 384-322 г. до н.э.) – древнегреческий философ, ученый-энциклопедист.

**Кант Иммануил [Эммануил]** (Immanuel Kant; 1724-1804) – немецкий философ; почетный академик Императорской академии наук и искусств в Санкт-Петербурге.



на выявлении закономерностей возникновения и развития объектов познания из разнообразных предметных областей и на разработке в рамках методологического познания *философских принципов*, выражающих методические и методологические подходы к решению самых разнообразных научных и практических задач. Таким образом, на философском уровне познаются свойства и отношения объектов, инвариантные относительно того или иного множества предметных областей, а также закономерности возникновения, применения и развития методологий и их составных элементов. В этом смысле, интерпретация конкретной теории – это «взгляд» на нее, оценка непротиворечивости с точки зрения «вышестоящей», «более объемлющей» теории (например, как интерпретация теории алгоритмов через теорию ЭВМ и программирования [Криницкий, 1972]).

Однако на этом пути следует соблюдать осторожность; об этом, например, предупреждал даже физик (далеко не последний) **В. Гейзенберг** [1989, с. 126], который подчеркивал, что новые открытия в физике «серьезно предостерегали против вынужденного применения физических понятий в областях, к которым они не принадлежат.



**Гейзенберг Вернер**  
(Werner Karl Heisenberg; 1901-1976) – немецкий физик, лауреат Нобелевской премии (1932 г.).

Некритическое применение понятий классической физики в химии, например, было ошибкой. Поэтому в настоящее время вряд ли склонны считать, что понятия всей физики, а также квантовой теории могут быть успешно применены в биологии или в других науках. Напротив, пытаются открыть двери для новых понятий,

даже в тех науках, где старые понятия весьма полезны для понимания явлений. В особенности стараются избегать поспешных упрощений в тех случаях, когда применение старых понятий представляется несколько вынужденным или не совсем подходящим».

Все что сказано было здесь о гносеологии (эпистемологии), напрямую связано с *конструктивной системологией*, которая рассматривалась в главе 1. Именно она является той «надстройкой», через которую происходит «замыкание» структуры экологической теории – предсказанные явления изучаются и поставляют новую эмпирическую информацию, которая обрабатывается с позиций теории и включается в её эмпирический базис, создавая расширенный эмпирический базис («основание»

более совершенной или даже новой теории). Фактически, эта схема иллюстрирует, ставшие уже классическими, смену научных парадигм **Т. Куна** [Kuhn, 1962] и прогрессирующие исследовательские программы **И. Лакатоса** [1995].



**Кун Томас**  
(Thomas Samuel Kuhn; 1922-1996) – американский историк науки, философ.



**Лакатос [Лакатош] Имре**  
(Imre Lakatos [наст. фамилия Lipsitz]; 1922-1974) – венгерский, британский историк науки, философ.

Очень хороший пример интерпретации основного содержания экологической теории предложил **В.В. Артюхов** [2009], который в рамках общей теории систем **Ю.А. Урманцева** (ОТС[У]; [1988, 2009]) рассмотрел ряд механизмов взаимодействия элементов в рамках экосистемы. В отличие от других подобных системных конструкций, ОТС(У) не использует принимаемых на веру аксиоматических предпосылок или некоего свода сомнительных базовых утверждений (например, «энергия не появляется и не исчезает»). Её основные положения выводятся формально-логическим путем из нескольких очевидных фундаментальных понятий, таких, как: «существует множество объектов, между которыми возможны отношения единства».

Главным достоинством ОТС(У) является предельная всеобщность, способность описать любой объект материальной или идеальной действительности. Однако это является и главным ограничением для применения её на практике – как правило, предельная всеобщность рассмотрения объектов приводит к столь же общим результатам (фактически, реализуется системологический



**Артюхов Владимир Викторович**  
(г.р. ?) – отечественный программист, системолог.



**Урманцев Юрий Абдуллович**  
(г.р. 1931) – отечественный физиолог растений, системолог, философ.



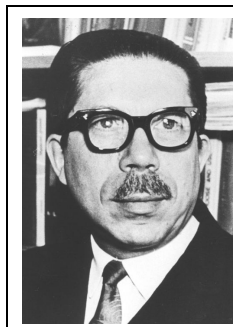
**Заде Лотфи Али Аскер**  
(Lotfi Ali Asker Zadeh; г.р. 1921) – американский математик.

*принцип несовместимости Заде*; см. раздел 5, глава 1). Это хорошо для интерпретации, а для их доведения до нужд конкретной прикладной области необходим своеобразный теоретический «мостик» в виде внутридисциплинарных методов и моделей, оперирующих конкретными объектами биологии, термодинамики, теории информации и др.

Взяв за основу критерий самоорганизации системы  $dA/dt > 0$ , смысл которого состоит в росте полезной работы с увеличением вещественно-энергетического потенциала системы (в нелинейной термодинамике есть аналог этому утверждению – это пригожинской *принцип уменьшения энтропии*, допускающий, что в отдельных случаях энтропия может уменьшаться вопреки второму началу термодинамики), Артюхов [2009, с. 76-85] в ходе качественного анализа этой стратегии самоорганизации вывел ряд уравнений, описывающих, в частности, возможные механизмы, с помощью которых метаболические системы могут «вывести из оборота» избыток «мертвой органики». При этом в качестве следствий критерия самоорганизации возникают (еще раз подчеркну, – не вводятся) такие составляющие экосистемы как продуцен-

ты, консументы, редуценты (деструкторы) и получают формальным путем базовые соотношения общей экологии. Иными словами, «Природа "сама по себе" реализовала все теоретически возможные стратегии развития. А значит, похоже, что мир развивается отнюдь не в "энтропийном" направлении...» [Артюхов, 2009, с. 84], что и следует принять за одну из возможных интерпретаций основного содержания экологической теории.

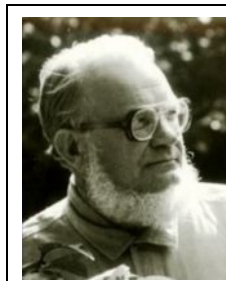
Занимаясь построением теоретической экологии, нельзя забывать и о современной многозначности самого термина «экология»: так, **Н.Ф. Реймерс** [1990, с. 592-593] дает 5 основных определений «экологии» и приводит 26 определений, которые, так или иначе, касаются «смежных прикладных и полуприкладных отраслей знания» [Реймерс, 1990, с. 594].



**Реймерс  
Николай  
Федорович**  
(1933-1993) –  
отечественный  
зоолог,  
эколог.

На конец XX в. в моей «коллекции» было более 60 определений «экологии» [Розенберг, 1999а], а через 10 лет – почти 100 [Розенберг, 2010б], среди которых попадались и весьма экзотические (например, такие «новые направления» экологической науки, как «экологическое пчеловождение», «экологическое асбестование» или

такой «перл»: экология – это «понятие-символ эпохального значения, болезненный нерв современной мировой цивилизации и культуры, её новый животрепещущий философско-мировоззренческий ориентир»; см.: [Розенберг, Рянский, 2004, с. 6-7]). Не удержусь, и приведу очень точное высказывание **О.Г. Кусакина** [1999, с. 6]: «Осознание (хотя и весьма запоздалое), что человек своей бесхозяйственной деятельностью поставил не только себя, но и все живое под угрозу экологической катастрофы, вызвало повышенный интерес к природоохранным проблемам самых различных слоев человеческого общества и появление целого ряда обусловленных как научной необходимостью или практикой, так и просто любовью поразмышлять наук и научных (или не вполне научных) дисциплин, терминов и понятий, таких как глобальная экология, экология человека, социальная экология, архитектурная экология, инженерная экология и даже экология духа и экология секса (не путать с вполне правомочным разделом "экология размножения"). При этом экология и её предмет расширились настолько, что она далеко вышла за свойственные ей биологические границы... Об экологии



**Кусакин  
Олег  
Григорьевич**  
(1930-2001) –  
отечественный  
гидробиолог,  
зоолог;  
академик РАН.

заговорили почти все – мэрам городов стали присваивать звания лучшего

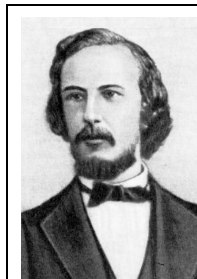


эколога страны, известные артисты сетовали, что у них в городе экология плохая (хотя при отключении электроэнергии, например, не говорят, что это делается из-за плохой физики в городе)».

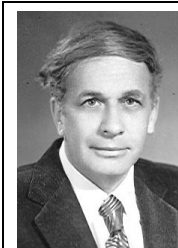
Вывод. В этом контексте, – «экология наука обо всём» – место экологии среди других наук выглядит весьма расплывчатым, и осуществить содержательную интерпретацию её теории не представляется возможным.

Если исходить из классического определения «экологии» по **Э. Геккелю** («Экология – наука о взаимоотношениях организмов между собой, точно так же как хорология – наука о географическом и топографическом распространении организмов... это физиология взаимоотношения организмов со средой и друг с другом... Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все "условия существования". Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспосабливаться к себе» [Наескел, 1866, S. 236, 286; Геккель, 2004, с. 9]), то тогда экология – *это наука биологического профиля*. И с этой точки зрения содержательная интерпретация её теории (понимание сущности теоретических построений) сводится к биологической конкретизации построенных формализмов (самый простой пример – любая модель-теория динамики численности популяции не должна давать отрицательных значений; кстати, именно в этой «точке», как и при постановке задачи, должно происходить самое плотное взаимодействие «модельера-теоретика» и «специалиста-практика»). По ходу изложения возможного варианта теоретической экологии (главы 9-11) я старался давать такого рода содержательную интерпретацию. Как это у меня получилось – судить читателю.

Наконец, напомним слова **Г.С. Альтшуллера** [1960]: «Всякая теория смертна. Поэтому в период зрелости теории надо концентрировать усилия не только (а в период старости теории и не столько) на приложении её к объяснению новых групп явлений, но и на изучении слабых мест. Проще говоря: *надо развивать теорию не там, где она сильна, а там, где ощущается её слабость*».



**Геккель Эрнст**  
(Ernst Heinrich Haeckel; 1834-1919) – немецкий зоолог, антрополог, эколог.



**Альтшуллер Генрих Саулович**  
(псевдоним – Генрих Альтов; 1926-1998) – отечественный изобретатель, писатель-фантаст.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

*Совершенную вещь можно всегда изучать, иными словами в совершенной вещи есть всегда что-либо неизученное. Если бы оказалась вещь, изученная до конца, то она перестала бы быть совершенной, ибо совершенно то, что конца не имеет, т. е. бесконечно.*

Даниил Хармс,  
«О круге», 10 июля <1931>,  
<http://cpsy.ru/cit1143.htm>

Заключение пишется для того, чтобы как-то оправдать проделанную работу, объяснить то, что удалось и то, что не удалось мне как автору, наконец, ответить на вопрос, который вполне мог возникнуть у читателя: почему, собственно говоря, – **Даниил Хармс?**

Хармс – псевдоним Даниила Ивановича Ювачёва (сына народовольца,

который был приговорен к смертной казни, вместо этого отбывал ссылку на Дальнем Востоке, где и «ушел» из революции в религию). Первоначально стал известен как детский поэт («кстати, строгого деления на "детскую" и "взрослую" поэзию у Хармса нет: едва ли не все, написанное им для детей, имеет вполне "взрослую" ценность» [Строфы века, 1994, с. 438]). Хармс был одним из основателей литературной группы ОБЭРИУ (Объединение Реального Искусства, 1928-1931 гг.), члены которой декларировали отказ от традиционных форм искусства, необходимость обновления методов изображения действительности, культивировали приемы алогизма, абсурда (фактически, предвосхитили европейскую литературу абсурда), гротеска. Хармс 31 октября 1937 г. записал в дневнике свое эстетическое кредо: «**Меня интересует только "чушь"**,



**Хармс Даниил**  
(наст. имя Даниил  
Иванович Ювачёв;  
1905-1942) –  
отечественный  
писатель, поэт.

только то, что не имеет никакого практического смысла. Меня интересует только жизнь в своем нелепом проявлении. Геройство, пафос, удаль, мораль, гигиеничность, нравственность, умиление и азарт – ненавистные для меня слова. Но я вполне понимаю и ува-



жаю: восторг и восхищение, вдохновение и отчаяние, страсть и сдержанность, распутство и целомудрие, печаль и горе, радость и смех». Наконец, кроме всего прочего, произведения Хармса не только философичны, но и причудливы и юмористичны.

23 августа 1941 г. Хармс был во второй раз арестован и, если верить справке, 2 февраля 1942 г. скончался в тюремной больнице; в 1956 г. он был реабилитирован, и его тексты начали постепенно возвращаться к читателям.

И еще раз: почему – Хармс? Прежде всего, – это моя читательская любовь к Хармсу. Во-вторых, это обусловлено «пристальным вниманием Хармса именно к философским, метафизическим понятиям, к сфере "идей". Существенно, однако, то, что философия интегрируется Хармсом не в некую собственную философскую систему, а в ткань художественных текстов» [Ямпольский, 1998, с. 14]. Наконец, ОБЭРИУты (и в их числе Хармс) «уходят» от социальной действительности к действительности знаковой, семиотической. Тексты Хармса – это опыт переосмысления некоторых фундаментальных аспектов словесности и попытка её «моделирования». Иными словами, Хармс-поэт и Хармс-философ выступает в роли модельера окружающей его действительности. А это – уже совсем близко к целям данной работы.

Приведу еще несколько цитат из дневников и трактатов Хармса [2000, 2005, URL] со своими вопросами-утверждениями в конце.

- «Назовем первую часть *это*, вторую часть *то*, а переход от одной к другой назовем *не то и не это*. Назовем *не то и не это* "препятствием". Итак: основу существования составляют три элемента: *это, препятствие и то*» (29 мая 1930 г.) – чем не определение «системы»?
- «Тут мы стоим и говорим: вот я вытянул одну руку вперед прямо перед собой, а другую руку назад. И вот я впереди кончаюсь там, где кончается моя рука, а сзади кончаюсь тоже там, где кончается моя другая рука. Сверху я кончаюсь затылком, снизу пятками, сбоку плечами. Вот я и весь. А что вне меня, то уже не я. Теперь, когда мы стали совсем обособленными, почистим наши грани, чтобы лучше видать было, где начинаемся уже не мы. Почистим нижний пункт – сапоги, верхний пункт – затылок – обозначим шапочкой; на руки наденем блестящие манжеты, а на плечи эполеты. Вот теперь уже сразу видать, где кончились мы, и началось все остальное» (19-20 ноября 1929 г.) – чем это «моделирова-

ние меня» отличается от описания любой системы и окружающей её среды?

- «Мир, состоящий из чего-то единого, однородного и непрерывного, не может быть назван существующим, потому что, в таком мире, нет частей, а, раз нет частей, то нет и целого. Существующий мир должен быть неоднородным и иметь части» (29 мая 1930 г.) – очень похоже на временную и пространственную гетерогенность среды, которая сегодня признается одним из важнейших свойств экосистем (см., например, [Simberloff, 1980; Розенберг, Смелянский, 1997]), не так ли?
- «Должен сказать, что даже наш вымышленный солярный ряд (это наше частное условие считать одно число больше другого и по этому признаку мы расположили числа, создав солярный ряд), если он хочет отвечать действительности, должен перестать быть прямой, но должен искривиться. Идеальным искривлением будет равномерное и постоянное и при бесконечном продолжении солярный ряд преобразится в круг» (30 мая 1930 г.) – необходимость учета нелинейности в экологическом моделировании?

Это увлекательное занятие можно продолжать и далее...

Однако, «вернемся к нашим баранам (франц. *revenons a nos moutons*)», как призывал судья в одном из самых знаменитых анонимных фарсов XV в. (ок. 1470 г.) об адвокате Пьере Патлене (Pierre Pathelin).

Идеологической основой современной технологической цивилизации является *научная идеология*, или *сциентизм* (англ. *science*). Эта идеология основана на вере в существование небольшого числа точно формулируемых законов природы, на основе которых всё в природе предсказуемо и манипулируемо. Природа рассматривается как гигантская машина, которой можно управлять, если известен принцип её функционирования. Эта научная идеология, как заметил еще **Э. Мах**, часто играет роль «религии технологической цивилизации» (см.: [Шафаревич, 1993]). Её основная догма – это вера в математизацию. Она (догма) утверждает, что всё (или, по крайней мере, всё существенное) в природе может быть измерено, превращено в числа или другие математические объекты, и что путем совершения над ними различных математических манипуляций можно предсказать и подчинить своей воле все явления природы и общества. Эта вера содержится уже в призыве **Г. Галилея** «Измерить все, что измеримо, и сделать измеримым то, что неизмеримо», **И. Кант** говорил,

что каждая область сознания является наукой настолько, насколько в ней содержится математики, **А. Пуанкаре** писал, что окончательная, идеальная фаза развития любой научной концепции – это её математизация. Не только



**Мах Эрнст**  
(Ernst Mach;  
1838-1916) –  
австрийский  
физик, философ-  
позитивист.



**Галилей Галилео**  
(Galileo Galilei;  
1564-1642) –  
итальянский физик,  
механик, астроном,  
один из  
основателей  
естествознания  
Нового времени.



**Кант Иммануил**  
**[Эммануил]**  
(Immanuel Kant;  
1724-1804) –  
немецкий философ;  
почетный академик  
Императорской  
академии наук и  
художеств в  
Санкт-Петербурге.



**Пуанкаре Анри**  
**Жюль** (Jules  
Henri Poincaré;  
1854-1912) –  
французский  
математик,  
физик, философ;  
академик  
Императорской  
Санкт-  
Петербургской  
академии наук.

философы, но и «конкретные» специалисты подчеркивали важность математизации «своего направления» в науке (например, гидробиолог **Г.Г. Винберг** [1981, с. 5] писал, что «современные экологические исследования невозможны без использования результатов экспериментальных эколого-физиологических работ и применения количественных [математических] методов»). В некотором смысле можно говорить о том, что мы живем в математической цивилизации – и, может быть, умираем вместе с нею [Шафаревич, 1993; Шитиков и др., 2003, 2005]. Но при всем этом, не будем забывать и то, что «в научной идеологии математизация играет ту же роль, что стандартизация в технике. Простейший путь применения математики – это счет. Но считать можно только однородные объекты. Пусть нам даны, скажем, яблоко, цветок, собака, дом, солдат, девушка, луна. Мы можем сосчитать их и сказать, что их 7 – но 7 чего? Единственный ответ – 7 предметов. Различия между собакой и луной, между яблоком и солдатом исчезают: они все потеряли свою индивидуальность и превратились в лишённые признаков "предметы". Счет убивает индивидуальность. Это самый примитивный при-



**Винберг**  
**Георгий**  
**Георгиевич**  
(1905-1987) –  
отечественный  
гидробиолог;  
чл.-корр.  
АН СССР.

мер, но во всех случаях присутствует тот же принцип (*выделено мной. – Г.Р.*)» [Шафаревич, 1993]. Напомню еще и фразу из доброго и старого мультфильма – «Ой, теперь он и тебя сосчитал!» [Прейсен, 1998, с. 11].

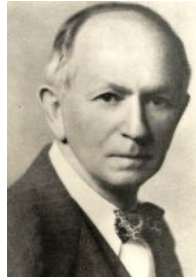
И вот на фоне этой идеологии происходит расцвет теоретической экологии в 20-40-е годы прошлого столетия [The Golden Age., 1978], который «объясняется, прежде всего, тем, что к этому времени сложилась явная диспропорция между бурным накоплением конкретного эмпирического материала и очень слабым его осмыслением в рамках каких-либо обобщающих понятий. Желание обрести теорию было столь сильным, что экологи готовы были принять почти все, что могли предложить им представители других наук, пользующихся вполне заслуженной славой "точных". Фактически теоретическая основа экологии, сформулированная в 20-40-х годах и в значительной своей части сохраняющаяся в учебниках до наших дней, – это система чисто дедуктивных построений, основанных на идеях о равновесных системах и их вероятном поведении при принятии некоторых простых допущений. Такая теория говорит только о "возможном в принципе", но не указывает, какая из многих возможностей реализуется на практике. И простая логистическая кривая **Ферхюльста–Пёрла**, и гораздо более сложные модели взаимодействия популяций, предложенные **А. Лоткой** и **В. Вольтерра**, – все это ти-



**Ферхюльст Пьер**  
(Pierre-Francois Verhulst;  
1804-1849) –  
бельгийский  
математик,  
статистик, демограф.



**Пёрл Раймонд**  
(Raymond Pearl;  
1879-1940) –  
американский  
статистик,  
биолог.



**Лотка Альфред**  
(Alfred James  
Lotka;  
1880-1949) –  
американский  
биофизик,  
эколог.



**Вольтерра Вито**  
(Vito Volterra;  
1860-1940) –  
итальянский  
математик; почетный  
академик АН СССР.

пичные примеры именно таких дедуктивных построений» [Гиляров, 1998а, с. 93]. И еще одна, достаточно пространная цитата: «Начав с очень общих вопросов и попыток установить сразу универсальные правила и соотношения, претендующие на статус "законов" (похожих на те, что были известны для физики), экологи пришли к необходимости ставить частные разрешимые задачи. И хотя само по себе решение каждой отдельно взятой задачи, как правило, не приводило к каким-либо крупным обобщениям, в своей совокупности множество ответов на конкретные вопросы давало реальное представ-

ление о тех аспектах устройства живой природы, которые призвана изучать экология... По-видимому, экологическая теория сможет охватить существующую в природе реальность, только когда перестанет трактовать громадное разнообразие ситуаций, в которых оказываются организмы, популяции, сообщества и экосистемы, как некий "шум", мешающий выявлению наиболее существенных закономерностей, и будет рассматривать его как основной предмет своего изучения и важнейший источник информации. При всей сложности положения, в которое экология поставлена своими собственными задачами, успехи ее методологии (а это, наверное, главный результат заканчивающегося столетия) позволяют смотреть в будущее с достаточным оптимизмом, тем более что разнообразие сложившихся конкретных ситуаций (напоминающих порой те, что возникают на шахматной доске) вовсе не исключает наличия довольно ограниченного набора "правил игры"» [Гиляров, 1998б, с. 81-82].

В последнее время в научной методологии активизировался поиск терминов, обозначающих такое понятие как общий *шаблон* или *схему* реализации научного исследования [Шитиков и др., 2011]. К таким представлениям можно отнести и латинскую *концепцию*<sup>1</sup> (*conceptio* – понимание, система; см., например, [Аруцев и др., 2006]), и греческую *парадигму* (*παράδειγμα* – пример, модель, образец; см., например, [Розенберг, Смелянский, 1997]). **В.Н. Тутубалин** с соавторами [1999] продолжил этот поиск и предложил «учение о *колодках мышления*». Выражаясь кратко, «колодка», с одной стороны, – это нечто направляющее и организующее, а с другой – ограничитель излишней свободы<sup>2</sup>. «Вообще, учение о колодках мышления предназначено для внутрироссийского употребления не только потому, что это – "учение" (в отличие от "теории"), но и потому, что это – учение критическое. Например, вполне возможны изречения типа "Научная теория – это колодка" или "Ученый – это колодник", в которых можно заметить известное сходство



**Тутубалин  
Валерий  
Николаевич**  
(г.р. 1936) –  
отечественный  
математик.

<sup>1</sup> «Концептуальный аспект теоретического знания выражает, прежде всего, парадигмальное "сечение" последнего, задает его топику и риторику, то есть определяет релевантные области применения и способы выражения конституируемых на основе развертывания "порождающей" идеи систем понятий – базовых концептов» (<http://ru.wikipedia.org>); вот так – и не иначе...

<sup>2</sup> Спектр значений русского слова «колодка» включает в себя, как обувные колодки (т. е. некоторые парадигмальные схемы порождения моделей), так и тормозные колодки или колодки арестантов (с вполне понятными аналогиями).

с лозунгами **Дж. Оруэлла** "Свобода – это рабство", "Война – это мир". Но учение о колодках не является антинаучным по своей направленности, так как вообще было бы смешно включать каждый вечер электрический свет и при этом чувствовать себя идейным противником науки. Наше убеждение состоит в том, что любую критику наука умеет обратить себе на пользу» [Тутубалин и др., 1999, с. 75-76]. Авторы «учения» достаточно подробно исследовали развитие колодок мышления при моделировании динамики природных экологических систем от «пророков» (А. Лотка и В. Вольтерра), через «апостолов» (**Г.Ф. Гаузе**) до «приходских священников»... (кстати, сходное



**Оруэлл Джордж**  
(George Orwell, наст. имя – Эрик Блэр [Eric Arthur Blair]; 1903-1950) – британский писатель, публицист.

**Гаузе Георгий Францевич**  
(1910-1986) – отечественный микробиолог, эколог.



«военизированное» разделение естествоиспытателей [своего рода, «офицерский корпус»] «апробировали» на ботаниках **К. Линней** [1989] и **С.В. Саксонов** [Саксонов, Конева, 2007], а на фитоценологах – **Б.М. Миркин** [Миркин, Наумова, 1998]).



**Линней Карл**  
(Carolus Linnaeus; 1707-1778) – шведский врач, натуралист, иностранный почетный член Императорской академии наук и художеств в Санкт-Петербурге.

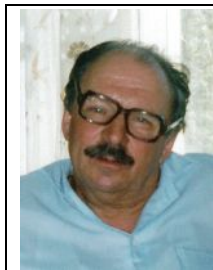
**Саксонов Сергей Владимирович**  
(г.р. 1960) – отечественный ботаник, эколог.



К новым «колодкам» в математическом моделировании [Тутубалин и др., 1999] можно отнести следующие представления и подходы:

1. Многие природные системы можно рассматривать как *самоорганизованные критические системы* [Jørgensen et al., 1998]: предполагается, что экосистемы функционируют в состоянии устойчивого динамического равновесия на границе хаоса. Хотя скорости процессов в этих системах сбалансированы таким образом, чтобы оптимально использовать доступные ресурсы, даже незначительный дисбаланс в параметрах и скоростях может приводить на отдельных промежутках времени к хаотическому по-

ведению и перестройке всей системы в целом или отдельных её компонентов. Развитие этой концепции нашло свое отражение в моделях Э. Реншоу [Renshaw, 1991], представлении об экосистеме, как о «странном аттракторе» [Розенберг, 1985; Schaffer et al., 1986], модели нелинейной демографической динамики [Dennis et al., 1995; Dennis, 2002] и других.



**Миркин Борис Михайлович**  
(г.р. 1937) – отечественный фитоценолог, ботаник, эколог.

**Реншоу Эрик**  
(Eric Renshaw; г.р. 1945) – британский математик, статистик, популяционный эколог.



2. Экология имеет дело с принципиально нередуцируемыми иерархическими системами [Jørgensen et al., 1998; Алимов, 2000], где каждый элемент (функциональная единица) также представляет собой систему, которая, в свою очередь, является элементом системы более высокого уровня организации, *et cet̄era*. Принцип иерархической организации сложных систем в целом [Флейшман, 1978, 1982; Розенберг и др., 1999] и биологических систем в частности [Allen, Starr, 1982; Rosenberg, 2006] развивается в неразрывной связи с проблемой характерных масштабов [Schneider, 1994, 2009], в пределах которых формируется структура определенного уровня. Например, А.И. Азовский [2001] проанализировал связь между ха-



**Азовский Андрей Игоревич**  
(г.р. 1960) – отечественный гидробиолог, эколог.

актерными масштабами пространства [L] и времени [T] для естественных иерархических систем различной природы и показал, что имеющиеся данные хорошо аппроксимируются степенным соотношением вида  $[T] = a[L]^b$ , где  $b$  – параметр масштаба (экспонента Хёрста [Hurst et al, 1965];

см. главу 5, раздел 3),  $a$  – переходный коэффициент. Так, было показано, что для планктонных экосистем характерны значения  $b$ , варьирующие от 1 (процессы прямого переноса) до 2 (случайные диффузионные процессы типа броуновского движения).



**Хёрст Гарольд**  
(Harold Edwin Hurst; 1880-1978) – британский физик, гидролог, «нилолог» (заслужил прозвище «Абу Нил» [«Отец Нила»]).

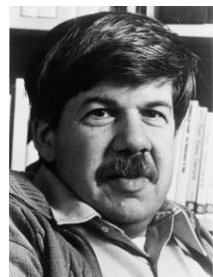


3. Согласно теории прерывистого равновесия Элдриджа–Гулда [Eldredge, Gould, 1972], эволюционный процесс происходит скачками, перемежающимися с длительными периодами, в которых не происходит существенных изменений. Экосистемы и сообщества, являющиеся, по сути, динамическими системами, проходят через следующие четыре характерные фазы адаптивного цикла [Carpenter et al., 2001]:

- быстрого роста и активного использования ресурсов среды (*r*-фаза),
- консервации (стагнации; *K*-фаза),
- коллапса (разрушения, деструкции;  $\Omega$ -фаза) и
- обновления (реконструкции;  $\alpha$ -фаза).



**Элдридж Нильс**  
(Niles Eldredge;  
г.р. 1943) –  
американский  
палеонтолог,  
эволюционист.



**Гулд Стивен**  
(Stephen Jay Gould;  
1941–2002) –  
американский  
палеонтолог,  
эволюционист,  
историк и  
популяризатор науки.

Наиболее важной особенностью этого цикла является существование относительно коротких периодов, в течение которых в системе происходят наиболее существенные изменения – фазы  $\Omega$  и  $\alpha$ . При этом исчезают и появляются новые компоненты (например, виды), изменяются система связей и интегративные свойства. Более длительным периодам постепенного эволюционного развития системы соответствуют фазы *r* и *K*. Это позволяет провести, хотя бы в принципе, разделение переменных на быстрые и медленные и упростить тем самым модельное изучение систем, выделив характерные масштабы времен.

Этот краткий экскурс в область математического моделирования экологических систем имеет своей целью показать, что, несмотря на длинный и ветвистый путь, пройденный этой областью науки, вопрос о *практических методах* изучения множественных статистических связей между динамикой численности различных биологических видов и комплексом биотических и абиотических факторов до настоящего времени не был поставлен во главу угла, хотя его актуальность была вполне очевидна уже в 60-е годы XX столетия. Потребовались десятилетия, чтобы модели со случайными вмешательствами и диссипативные структуры стали систематически изучаться в экологии.

Однако [Шитиков и др., 2011, с. 13], «остановившись перед "проклятием таксономической размерности", "модельеры" увлеклись более приятным делом – любоваться, например, математическими красотами детерминированного хаоса (руководствуясь, видимо, известной максимой "если в моде-



ли меньше трех переменных, то она не заслуживает внимания, а если в модели больше семи переменных, то она все равно неразрешима"). Процессы, которые лежат в основе динамики биологического разнообразия, являются комплексными и разнонаправленными. Эти процессы простираются от генетических вариаций в пределах отдельных геномов до ландшафтно-географических градиентов видов в масштабе всей Земли. Обширное количество деталей, которые были бы необходимы, чтобы описать всю эту сложность, превышают способность любого человеческого мозга, даже оснащенного современной компьютерной техникой. Как следствие, возникла необходимость найти какие-либо упрощенные способы осмыслить эту сложность, чтобы облегчить наше понимание структуры и механизмов развития экологических сообществ. Это побудило экологов к активной деятельности, связанной с изобретением новых «колодок» разной степени эфемерности»...

Рост антропогенной нагрузки на окружающую среду во второй половине XX в. привел к обострению многих экологических проблем, один из вариантов решения которых связан с реализацией декларированной в Рио-де-Жанейро в 1992 г. «концепцией устойчивого развития» – стабильного сосуществования человечества и природы; число научных (а больше, – «околонаучных») исследований в этой области огромно; назову лишь несколько наших коллективных работ, в которых имеется достаточно обширная библиография [Розенберг и др., 1996, 1997а,б, 1998а, 2000, 2003а; Розенберг, 2002в; Миркин и др., 2005; Краснощеков и др., 2008 и др.]. Эти исследования индуцировали новый «виток интереса» к математическому моделированию еще более сложных социо-эколого-экономических систем и «экологическому теоретизированию» в самом общем плане.

Тридцать лет тому назад **В.В. Налимов** [1979, с. 9-11] сформулировал несколько причин, по которым нельзя было считать, что в тот момент существовала теоретическая биология:

- «нынешние сложности в развитии биологии связаны именно с трудностями компактного описания того громадного материала, который легко накапливается в результате наблюдений..., компактное описание биологических систем, охватывающее всю сложность их поведения, оказывается невозможным..., биологические явления нужно описывать не в терминах необходимости, а в терминах случайности..., сложность явлений биологического мира такова, что он не может быть описан короче, чем с помощью прямой записи всех наблюдаемых явлений. А по результатам крат-



**Налимов  
Василий  
Васильевич**  
(1910-1997) –  
отечественный  
математик,  
философ.

кой серии наблюдений не удастся записать алгоритм, который бы задавал, хотя бы приближенно, дальнейшее развитие системы»;

- «неприятный сюрприз состоит в том, что, признав природу изменчивости случайной, мы, к своему большому удивлению, лишены возможности использовать привычный вероятностный подход. Ведь статистическое описание возможно, когда по результатам наблюдений, сделанным над малой выборкой, удастся получить некоторое представление о поведении всей возможной последовательности явлений. А в случае с биологической изменчивостью наблюдения над малой последовательностью явления не позволяют высказать каких-либо суждений о дальнейшем поведении системы. Усреднённые характеристики в отличие от физики здесь не имеют значения»;
- «сейчас часто приходится слышать сетования на то, что существующий язык математики недостаточен для описания биологических явлений, и призыв создать какой-то новый, совсем особый раздел математики, специально приспособленный для моделирования биологических задач. Но мне думается, что дело здесь не в языке, а в том, что мы тут имеем дело с такой ситуацией, когда прошлое не дает никакой информации о будущем. Сложность системы оказывается максимальной, и в этом смысле она случайна»;
- «живые системы предстали перед нами в новом обличье. Это случайные в своем существенном проявлении системы, но случайность здесь в отличие от неживой природы устроена так, что решающую роль играют маловероятные события. Современная наука, включая и такие ее разделы, как теория вероятностей и математическая статистика, оказалась неподготовленной к встрече с подобными необычными структурами».

Так что же мы имеем на сегодняшний день? За это время мало, что изменилось. Моделирование экосистем (в общем случае, – социо-эколого-экономических систем) связано с целым рядом трудностей:

- *методологическими* (теоретическими; связаны со слабой развитостью «теоретических конструкций» современной экологии, что затрудняет и постановку задач, и интерпретацию получаемых результатов; отсутствием единого [специализированного?] математического аппарата для формализации законов функционирования экосистем; отсутствием формализации собственно выбора того или иного подхода к моделированию и пр.);
- *методическими* (связаны с несовершенством средств и методов экологических исследований);
- *информационными* (связаны с трудностями получения [данные должны быть собраны за сравнительно короткий срок, по единой методике, на

обширных территориях и пр.] и дальнейшего обобщения экспериментальных данных [особую роль приобретает, например, оценка качественных величин]; в ряде случаев проведение широкомасштабных натуральных исследований и экспериментов зачастую невозможно или затруднено);

- *алгоритмическими* (связаны с собственно синтезом моделей на основе результатов натуральных исследований [процедуры составления уравнений модели основываются на полуэмпирических закономерностях, правдоподобных рассуждениях, аналогиях, искусстве модельера и др.], необходимостью учитывать пространственную и временную неоднородность экосистем [для них характерны различные масштабы пространства и времени], существенную нелинейность протекающих в них процессов, очень большую размерность получаемых моделей и пр.);
- *интерпретационными* (центральным вопросом является адекватность математических моделей, доверие к ним специалистов-экологов).

Все эти трудности и возможности справиться и преодолеть их, в той или иной степени, обсуждались в этой книге.

Еще один немаловажный аспект теоретико-математического изучения экологических систем – *эстетическое восприятие*. В докладе на собрании Японского математического общества 28 сентября 1993 г. **И.Р. Шафаревич** [1993] сказал: «Но профессионалам-математикам вряд ли нужны какие-либо аргументы в пользу важности эстетического элемента в математике: в разговорах математика все время можно услышать: "изящное доказательство", "прекрасная статья"... С этой точки зрения математика играет противоположную, анти-техническую роль. Мы видим, как под воздействием технологической цивилизации красота все больше исчезает из нашей жизни: из живописи и музыки, из архитектуры наших городов и из окружающей нас природы в виде прекрасных бабочек, цветов и птиц. Математика остается почти единственным островом, где это загадочное явление сохраняется в полной силе... Математика, несомненно, как-то связана со способностью к алгоритмическому, ма-



**Шафаревич  
Игорь  
Ростиславович**  
(г.р. 1923) –  
отечественный  
математик,  
публицист,  
общественный  
деятель;  
академик РАН.

шинообразному мышлению<sup>3</sup>. С другой стороны, она глубоко связана с эстетическим чувством, которое способно служить противоядием для этой тенденции. И математик имеет свободу выбора, – в каком направлении развития человечества принять ему участие». Вспоминая старый анекдот, так и хочется воскликнуть: «Во-первых, это красиво!..»

Наконец, общеизвестно, что каждый шаг по дороге знаний дается с трудом. Необходимо прикладывать немало усилий для того, чтобы не только

понять те или иные теоретические построения, но и использовать их в своей практической деятельности. И здесь весьма актуально звучат слова **В. Гейзенберга** [1987, с. 197]: «Ученый всегда готов наполнить свою мысль новым содержанием. Для него... вовсе не характерно консервативное... стремление держаться только издавна привычных образцов. Поэтому прогресс в науке обходится, как правило, без сопротивления и пререканий. Дело, однако, оборачивается иначе, когда новая группа явлений заставляет произвести изменения в структуре мышления. Здесь даже наиболее выдающиеся физики (*как и другие представители естественнонаучного знания.* – Г.Р.) испытывают величайшие затруднения, ибо требование изменить структуру мышления вызывает такое ощущение, будто почва уходит из-под ног».



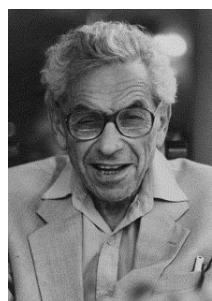
**Гейзенберг Вернер**  
(Werner Karl Heisenberg; 1901-1976)  
– немецкий физик,  
лауреат Нобелевской  
премии (1932 г.).

Заканчивая рассмотрение вопросов математического моделирования сложных экологических систем, представляется оправданным указать некоторые направления дальнейшего развития этих подходов. Процесс создания теоретической экологии находится в начале пути, и поэтому построение ма-

<sup>3</sup> Добавлю в эти рассуждения еще одну шутовую нотку и напомним, что **А. Реньи** оставил нам такой афоризм: «Математик – это автомат по переработке кофе в теоремы» (часто и необоснованно эта фраза приписывается другому выдающемуся венгерскому математику **П. Эрдёшу**, который потреблял кофе в огромных количествах; отмечается, что немецкий оригинал этой фразы более удачен, т. к. основан на игре слов: «Satz» – это и «теорема», и «остаток кофе»). Может именно в этом и состоит «алгоритмическая» особенность мышления математиков?..



**Реньи Альфред**  
(Alfréd Rényi;  
1921-1970) –  
венгерский  
математик.

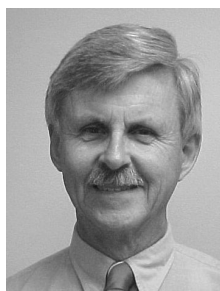


**Эрдёш Пол**  
(Paul Erdős;  
1913-1996) –  
венгерский  
математик.

тематических моделей всех типов, рассмотренных в данной книге, будет продолжаться. Дальнейших успехов в математическом моделировании экологических систем следует ожидать при совместном использовании различных методов моделирования [Беляев и др., 1979а,б; Брусиловский, Розенберг, 1983; Розенберг, 1984; Брусиловский, 1987]. Кроме того, представляется важным построение формализованных рекомендаций о том, какие сведения необходимы исследователю об экосистеме, чтобы выбрать тип модели, требуемую точность, ограничить круг вопросов, «задаваемых» модели, и пр. Практически, единственной (из известных мне) работой в этом направлении остается исследование, в котором получена оценка оптимальной подстройки имитационной модели сложной системы (в частности, системы мониторинга за окружающей средой) с целью оптимального управления ею [Б. Флейшман, С. Флейшман, 1978].

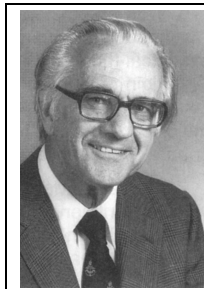
Эвристическая процедура выбора метода моделирования [Мауринь, Ушинская, 1978; Мешковский, 1980], основанная на определении степени детерминированности моделируемой системы с использованием однофакторного дисперсионного анализа и положительно оцененная мною ранее [Розенберг, 1984, с. 93-94], не нашла своего применения. Скорее всего, это связано с тем, что **С. Хёлберт** [Hurlbert, 1984; Козлов, Хёлберт, 2006; Проблемы экологического..., 2008] назвал «мнимыми повторностями (англ. *pseudoreplication*)»: «мнимая повторность определена как проверка статистических гипотез при оценке эффекта влияния фактора по экспериментальным данным, когда группы воздействий не могут быть признаны повторными (хотя выборки были сформированы), или эти повторности не являются статистически независимыми..., мнимая повторность может быть определена в терминах дисперсионного анализа как проверка эффекта воздействия, основанная на оценке дисперсии, неадекватной рассматриваемой гипотезе..., мнимые повторности относятся не к проблеме планирования эксперимента (или выборочного процесса) как такового, а скорее к определенной комбинации планирования эксперимента (или выборочного процесса) и статистического анализа, который неадекватен для проверки поставленных гипотез» [Hurlbert, 1984, p. 187, 190].

В данной работе была предпринята попытка *дать обзор и показать различные способы построения* математических моделей экологических систем, *очертить круг вопросов*, которые могут быть решены с их помощью, и *наметить пути создания* (очень смело!) теоретической экологии. Насколько



**Хёлберт  
Стюарт**  
(Stuart H.  
Hurlbert;  
г.р. 1940 г.) –  
американский  
эколог,  
гидробиолог,  
лимнолог,  
биостатистик.

это удалось – судить читателю. Я буду благодарен коллегам за обсуждение этой работы и конструктивную критику, так как полностью солидарен с мнением **Р. Макинтоша**, высказыванием которого я начал эту книгу (первая цитата после Даниила Хармса), и его же цитатой хочу подойти к её концу [McIntosh, 1975, p. 268]: «большая часть революции в экологии 1950-1960-х гг. приняла форму математизации (роста влияния количественной методологии), теоретизирования (появление новых теоретических представлений) и слияния экологии с другими биологическими дисциплинами (особенно, с генетикой и биологией развития)».



**Макинтош  
Роберт**  
(Robert Patrick  
McIntosh;  
г.р. 1920) –  
американский  
фитоценолог,  
эколог.

Завершу же эту книгу еще одним<sup>4</sup>, как мне кажется, блестящим афоризмом Даниила Хармса (11 марта 1940 г.): «В псалмах Давида есть много утешений на разные случаи, но человек, обнаруживший в себе полное отсутствие таланта, утешений не найдет, даже в псалмах Давида». Жаль, если не повезло мне или кому-то из читателей...

Завершу же эту книгу еще одним<sup>4</sup>, как мне кажется, блестящим афоризмом Даниила Хармса (11 марта 1940 г.): «В псалмах Давида есть много утешений на разные случаи, но человек, обнаруживший в себе полное отсутствие таланта, утешений не найдет, даже в псалмах Давида». Жаль, если не повезло мне или кому-то из читателей...

<sup>4</sup> **Эмиль Кроткий** как-то заметил: «Доклад – это кратчайшее расстояние между двумя цитатами». Так как книга – больше доклада, и из желания, чтобы она получилась хорошей, я заключу её «в раму» из двух пар цитат [Даниил Хармс, Роберт Макинтош – Макинтош Роберт, Хармс Даниил].



**Кроткий Эмиль** (наст. имя Эммануил Яковлевич Герман; 1892-1963) – отечественный поэт-сатирик, фельетонист.

**Портреты и фотографии заимствованы  
из следующих источников**

<b>№</b>	<b>Действующие лица</b>	<b>Главы</b>	<b>Источник информации</b>
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
1.	Абросов Николай Сергеевич	5	Фото автора
2.	Азовский Андрей Игоревич	5, Зак	<a href="http://hydro.bio.msu.ru/benthos.htm">http://hydro.bio.msu.ru/benthos.htm</a> , <a href="http://hydro.bio.msu.ru/Personal/Azovsky.htm">http://hydro.bio.msu.ru/Personal/Azovsky.htm</a>
3.	Акчурин Игорь Алексеевич	7	[Теоретическая виртуалистика..., 2008] – книга любезно предоставлена А.П. Левичем
4.	Александров Владимир Валентинович	3	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009, Свирежев\pictures), [Усольцев, 2010, с. 47]
5.	Александрова Вера Даниловна	7, 8	Диск «80 лет кафедре геоботаники и экологии растений СПбГУ (ЛГУ)» [Юрцев, Сумерина, 1990, с. 1199; Развитие геоботаники..., 2011, с. 15]
6.	Алексеев Вячеслав Викторович	1, 5	<a href="http://www.geogr.msu.ru/structure/labs/vie/news/news_detail.php?ID=1403">http://www.geogr.msu.ru/structure/labs/vie/news/news_detail.php?ID=1403</a>
7.	Алехин Василий Васильевич	7	[Трасс, 1976], <a href="http://biogeografers.dvo.ru/pages/0006.htm">http://biogeografers.dvo.ru/pages/0006.htm</a>
8.	Алимов Александр Федорович	1, 8	Фото автора
9.	Алпатов Владимир Владимирович	2	[Калабухов, Насимович, 1978, с. 114; Малахов, 2006, с. 54]
10.	Альтшуллер Генрих Саулович (псевдоним – Генрих Альтов)	10	<a href="http://planeta.rambler.ru/users/darbi2006/15030271.html">http://planeta.rambler.ru/users/darbi2006/15030271.html</a> , <a href="http://www.altshuller.ru/photo/">http://www.altshuller.ru/photo/</a>
11.	Анаксимандр из Милета (лат. Anaximandros)	10	<a href="http://www.kalitva.ru/2010/02/page/43/">http://www.kalitva.ru/2010/02/page/43/</a>
12.	Андронов Александр Александрович	10	[Бубенщикова и др., 2010, с. 12], <a href="http://www.piplz.ru/page-id-1201.html">http://www.piplz.ru/page-id-1201.html</a>
13.	Ардити Роже (Roger Arditi)	5	<a href="http://www.math.sfedu.ru/niimp/ommee/tyutyun/Katia_Doctor-AgroParisTech_ru.html">http://www.math.sfedu.ru/niimp/ommee/tyutyun/Katia_Doctor-AgroParisTech_ru.html</a>
14.	Аристотель из Стагиры	1, 2, 11	<a href="http://www.rate1.com.ua/ua/nauka/906/">http://www.rate1.com.ua/ua/nauka/906/</a>
15.	Аррениус Олоф (Olof Wilhelm Arrhenius)	5	<a href="http://www.nationaalherbarium.nl/fmcollectors/A/ArrheniusOW.htm">http://www.nationaalherbarium.nl/fmcollectors/A/ArrheniusOW.htm</a>
16.	Артюхов Владимир Викторович	11	[Артюхов, 2009]

1	2	3	4
17.	Астауров Борис Львович	7	<a href="http://www.ejonok.ru/nature">http://www.ejonok.ru/nature</a>
18.	Ахилл	7	Ахилл – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ), <a href="http://hlebopechka.ru/index.php?option=com_smf&amp;Itemid=126&amp;topic=79212.msg323954">http://hlebopechka.ru/index.php?option=com_smf&amp;Itemid=126&amp;topic=79212.msg323954</a>
19.	Ашер Джеймс (James Ussher [Usher])	9	<a href="http://www.svet999.ru/Air_future/Sacred_geo.htm">http://www.svet999.ru/Air_future/Sacred_geo.htm</a>
20.	Ащепкова Лариса Яковлевна	3	<a href="http://www.mfua.ru/ob_akademii/partners/ofap/kupi/n4_2006/n4_avt.html">http://www.mfua.ru/ob_akademii/partners/ofap/kupi/n4_2006/n4_avt.html</a>
21.	Багров Николай Александрович	4	<a href="http://museum.hydromet.ru/present/present.html">http://museum.hydromet.ru/present/present.html</a>
22.	Базыкин Александр Дмитриевич	5	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009, презентация «ФМШ [1965-1966]»)
23.	Байер Пол (Paul Beier)	3	<a href="http://webpage.pace.edu/mgrigione/BWG/images/bios/beier.jpg">http://webpage.pace.edu/mgrigione/BWG/images/bios/beier.jpg</a>
24.	Байес Томас (Reverend Thomas Bayes)	8, 11	<a href="http://virtonomica.ru/newspaper/65/tomas-bajes-dozhdavshijsya-slavy.html">http://virtonomica.ru/newspaper/65/tomas-bajes-dozhdavshijsya-slavy.html</a>
25.	Баканов Александр Иванович	1, 2	[Количественные методы экологии..., 2005]
26.	Балушкина Евгения Владимировна	4, 6	Фото автора
27.	Баннел Фрэд (Fred L. Bunnell)	3	<a href="http://farpoint.forestry.ubc.ca/FP/search/Faculty_View.aspx?FAC_ID=22507&amp;display=AFFIL&amp;BACK=-2">http://farpoint.forestry.ubc.ca/FP/search/Faculty_View.aspx?FAC_ID=22507&amp;display=AFFIL&amp;BACK=-2</a>
28.	Баранов Федор Ильич	5	Баранов Федор Ильич – Википедия <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> , <a href="http://www.klgtu.ru/ru/departments/fpr/promriba/baranov.php">http://www.klgtu.ru/ru/departments/fpr/promriba/baranov.php</a> ,
29.	Бартини Роберто Орос ди (Роберт Людвигович; Roberto Oros di Bartini)	10	[Усольцев, 2010, с. 129], <a href="http://forum.lightray.ru/viewtopic.php?p=133805">http://forum.lightray.ru/viewtopic.php?p=133805</a>
30.	Барцев Сергей Игоревич	3	<a href="http://www.ibp.ru/person/barcev.php">http://www.ibp.ru/person/barcev.php</a>
31.	Бауле Бернхард (Bernhard Baule)	7	<a href="http://owpodb.mfo.de/detail?photo_id=254">http://owpodb.mfo.de/detail?photo_id=254</a>
32.	Бауэр Эрвин Симонович	7, 10	[Усольцев, 2010, с. 244], <a href="http://molbiol.ru/forums/lofiversion/index.php/t104948.html">http://molbiol.ru/forums/lofiversion/index.php/t104948.html</a> , <a href="http://www.persons-info.com/index.php?id=170&amp;lang=ru&amp;pid=4726&amp;srch_tab=194">http://www.persons-info.com/index.php?id=170&amp;lang=ru&amp;pid=4726&amp;srch_tab=194</a>



1	2	3	4
33.	Бах Иоганн Себастьян (Johann Sebastian Bach)	5	<a href="http://www.intoclassics.net/news/2009-11-11-10809">http://www.intoclassics.net/news/2009-11-11-10809</a>
34.	Баха-Улла (Али Нури Мирза Хусейн)	10	<a href="http://www.religion.in.ua/main/history/2605-baxai-globalizm-s-chelovecheskim-licom.html">http://www.religion.in.ua/main/history/2605-baxai-globalizm-s-chelovecheskim-licom.html</a>
35.	Безикович Абрам Самойлович	5	<a href="http://www.newswe.com/index.php?go=Pages&amp;in=view&amp;id=1002">http://www.newswe.com/index.php?go=Pages&amp;in=view&amp;id=1002</a>
36.	Бек Брюс (M. Bruce Beck)	3	<a href="http://www.engineeringchallenges.org/cms/7125/8602.aspx">http://www.engineeringchallenges.org/cms/7125/8602.aspx</a> , <a href="http://www.modeling.uga.edu/beck/public_html/about_us_welcome.htm">http://www.modeling.uga.edu/beck/public_html/about_us_welcome.htm</a>
37.	Беклемишев Владимир Николаевич	1, 5	[Малахов, 2006, с. 80; Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 21], <a href="http://www.biogeographers.dvo.ru/pages/0019.htm">http://www.biogeographers.dvo.ru/pages/0019.htm</a>
38.	Беллман Ричард (Richard Ernest Bellman)	3	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=8">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=8</a>
39.	Беляев Валерий Иванович	3	Фото автора
40.	Бердников Сергей Владимирович	3	<a href="http://www.ssc-ras.ru/ras/page536.html">http://www.ssc-ras.ru/ras/page536.html</a>
41.	Бернулли Даниил (Daniel Bernoulli)	7, 9	Бернулли Даниил – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> )
42.	Бернштейн Сергей Натанович	2, 7	<a href="http://www.nas.gov.ua/Person/B/Pages/default.aspx">http://www.nas.gov.ua/Person/B/Pages/default.aspx</a>
43.	Берталанфи Людвиг фон (Ludwig von Bertalanffy)	3, 7	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9</a> , <a href="http://en.academic.ru/dic.nsf/enwiki/40702">http://en.academic.ru/dic.nsf/enwiki/40702</a>
44.	Бетти Эмилио (Emilio Betti)	11	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=3877">http://www.persons-info.com/index.php?pid=3877</a>
45.	Библер Владимир Соломонович	9	<a href="http://berkovich-zametki.com/2006/Zametki/Nomer7/Berljand1.htm">http://berkovich-zametki.com/2006/Zametki/Nomer7/Berljand1.htm</a>
46.	Бивертон Раймонд (Raymond John Neaphy Beverton)	5	[Beverton, 2002, p. 132]
47.	Бигон Майк (Michael E. Begon)	10	[Begon et al., 1998], <a href="http://www.zoominfo.com/search#search/profile/person?personId=56238775&amp;targetid=profile">http://www.zoominfo.com/search#search/profile/person?personId=56238775&amp;targetid=profile</a>
48.	Бинэ Жак (Jacques Philippe Marie Binet)	5	<a href="http://www.profcardy.com/matematicos/diaFalec.php?morte_cod=1205">http://www.profcardy.com/matematicos/diaFalec.php?morte_cod=1205</a>
49.	Бир Стафорд (Anthony Stafford Beer)	4	<a href="http://www.econfin.ru/rus/library/generalproblems/bussystem/index.php?3214">http://www.econfin.ru/rus/library/generalproblems/bussystem/index.php?3214</a> , <a href="http://www.koob.ru/beer/">http://www.koob.ru/beer/</a>

1	2	3	4
50.	Бобылев Сергей Николаевич	3	<a href="http://www.mgubs.ru/?sc=317">http://www.mgubs.ru/?sc=317</a> , <a href="http://kafep.narod.ru/staff_bobylev.html">http://kafep.narod.ru/staff_bobylev.html</a> , <a href="http://www.lgz.ru/article/8797/">http://www.lgz.ru/article/8797/</a>
51.	Бобырев Александр Евгеньевич	3	Фото из архива Е.А. Криксунова
52.	Боголюбов Александр Григорьевич	2, 5	Фото из архива А.Г. Боголюбова
53.	Боголюбов Николай Николаевич	9	<a href="http://www.phys.msu.ru/rus/news/archive/20090821573/">http://www.phys.msu.ru/rus/news/archive/20090821573/</a>
54.	Бокс Джордж (George Edward Pelham Box)	6	<a href="http://www.engr.wisc.edu/ie/faculty/box_george.html">http://www.engr.wisc.edu/ie/faculty/box_george.html</a>
55.	Больцман Людвиг (Boltzmann Ludwig)	9	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9</a> , <a href="http://ritz-btr.narod.ru/gliozzi.html">http://ritz-btr.narod.ru/gliozzi.html</a>
56.	Большаков Владимир Николаевич	5	Фото автора
57.	Бомбелли Рафаэль (Rafael Bombelli [Mazzoli])	9	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=4178">http://www.persons-info.com/index.php?pid=4178</a>
58.	Борзенков Владимир Григорьевич	7	<a href="http://www.flip.kz/descript?cat=people&amp;id=10736">http://www.flip.kz/descript?cat=people&amp;id=10736</a>
59.	Борн Макс (Max Born)	8	<a href="http://salgarys.narod2.ru/n_m_karamzin/tom_10-i/glava_3-ya/">http://salgarys.narod2.ru/n_m_karamzin/tom_10-i/glava_3-ya/</a>
60.	Борхес Хорхе (Jorge Francisco Isidoro Luis Borges Acevedo)	2	<a href="http://gloss.ua/olesia/friends_marks/list-46-60">http://gloss.ua/olesia/friends_marks/list-46-60</a>
61.	Борщёв Андрей Владиленович	3	<a href="http://www.xjtek.ru/file/177/">http://www.xjtek.ru/file/177/</a>
62.	Браун Джеймс (James Hemphill Brown)	10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 32], <a href="http://www.esa.org/history/Awards/bulletin/odum2001.pdf">http://www.esa.org/history/Awards/bulletin/odum2001.pdf</a>
63.	Браун Карл Фердинанд (Karl Ferdinand Braun)	10	<a href="http://www.nobellaureate.ru/nobel_list/a/braun_ferdinand">http://www.nobellaureate.ru/nobel_list/a/braun_ferdinand</a>
64.	Браун-Бланке Жозья (Josias Braun-Blanquet)	1, 8, 10	[Трасс, 1976], <a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/BRAU1884.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/BRAU1884.htm</a>
65.	Брацун Дмитрий Анатольевич	3	<a href="http://science.trajan.ru/index.html">http://science.trajan.ru/index.html</a>

1	2	3	4
66.	Бредер Чарльз (Charles Marcus Breder, Jr.)	10	[Breder, 2004]
67.	Бриллюэн Леон Николя (Leon Nicolas Brillouin)	7, 10	<a href="http://www.freebase.com/view/en/leon_brillouin">http://www.freebase.com/view/en/leon_brillouin</a> , <a href="http://www-llb.cea.fr/presllb/leonbrillouin_e.pdf">http://www-llb.cea.fr/presllb/leonbrillouin_e.pdf</a>
68.	Бродбент Саймон (Simon R. Broadbent)	5	<a href="http://www.123people.co.uk/ext/firm?ti=person%20finder&amp;search_term=simon%20broadbent&amp;search_country=GB&amp;st=person%20finder&amp;target_url=http%3A%2F%2Fwww.agf.org.uk%2Fabout-us%2Ftrustees%2Fsimon-broadbent%2Findex.html">http://www.123people.co.uk/ext/firm?ti=person%20finder&amp;search_term=simon%20broadbent&amp;search_country=GB&amp;st=person%20finder&amp;target_url=http%3A%2F%2Fwww.agf.org.uk%2Fabout-us%2Ftrustees%2Fsimon-broadbent%2Findex.html</a>
69.	Бродский Иосиф Александрович	1	<a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/Файл:Иосиф_Бродский.jpg">http://ru.wikipedia.org/wiki/Файл:Иосиф_Бродский.jpg</a>
70.	Брукс-мл. Фредерик (Frederick Phillips Brooks, Jr.)	3	<a href="http://www.cs.unc.edu/~brooks/">http://www.cs.unc.edu/~brooks/</a> , <a href="http://old.sim-mfti.ru/news/-fl=211&amp;doc=883.htm">http://old.sim-mfti.ru/news/-fl=211&amp;doc=883.htm</a>
71.	Брусиловский Павел Михайлович	4, 7, 10	Фото автора и из архива П.М. Брусиловского
72.	Будько Михаил Иванович	4	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 34], <a href="http://www.ozon.ru/context/detail/id/2458058/">http://www.ozon.ru/context/detail/id/2458058/</a>
73.	Букатова Инесса Леонидовна	4	Фото из архива И.Л. Букатовой
74.	Булгаков Николай Гурьевич	10	Фото автора, <a href="http://ecology.genebee.msu.ru/3_SOTR/CV_Bulgakov.htm">http://ecology.genebee.msu.ru/3_SOTR/CV_Bulgakov.htm</a>
75.	Буль Джордж (George Boole)	5, 10	<a href="http://vpn.int.ru/index.php?name=Biography&amp;op=page&amp;pid=790">http://vpn.int.ru/index.php?name=Biography&amp;op=page&amp;pid=790</a>
76.	Бульон Виктор Валентинович	3	Фото из архива В.В. Бульона
77.	Буридан Жан (Jean Buridan)	7	<a href="http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?id=570">http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?id=570</a>
78.	Бусленко Николай Пантелеймонович	3	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=5432">http://www.persons-info.com/index.php?pid=5432</a>
79.	Бэкон [Бекон] Роджер (Roger Bacon)	2	<a href="http://molecular.magnet.fsu.edu/optics/timeline/people/bacon.html">http://molecular.magnet.fsu.edu/optics/timeline/people/bacon.html</a>
80.	Бэнкс Джон (John E. Banks)	1	<a href="http://www.tacoma.washington.edu/travel/about.cfm">http://www.tacoma.washington.edu/travel/about.cfm</a> , <a href="http://courses.washington.edu/cr2008/yucatanfiretower.JPG">http://courses.washington.edu/cr2008/yucatanfiretower.JPG</a> , <a href="http://faculty.washington.edu/banksj/">http://faculty.washington.edu/banksj/</a> <a href="http://www.damtp.cam.ac.uk/user/jdb34/">http://www.damtp.cam.ac.uk/user/jdb34/</a>
81.	Бэрроу Джон (John David Barrow)	10	<a href="http://www.damtp.cam.ac.uk/user/jdb34/">http://www.damtp.cam.ac.uk/user/jdb34/</a>
82.	Вавилин Василий Александрович	5	Фото Э.В. Абросимовой (ИЭВБ РАН)
83.	Ваганов Евгений Александрович	2, 3	Фото автора, <a href="http://www.krao.ru/im-fullsize.php?col=184">http://www.krao.ru/im-fullsize.php?col=184</a>

1	2	3	4
84.	Вагнер Мориц (Moritz Friedrich Wagner)	1	<a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/M.Wagner">http://ru.wikipedia.org/wiki/M.Wagner</a>
85.	Вальд Абрахам (Abraham Wald)	5	<a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Wald.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Wald.html</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
86.	Вальтер Генрих (Heinrich [Karl] Walter)	9	<a href="http://www.amazon.com/Walters-Vegetation-Earth-Siegmar-Walter-Breckle/dp/3540433155#reader_3540433155">http://www.amazon.com/Walters-Vegetation-Earth-Siegmar-Walter-Breckle/dp/3540433155#reader_3540433155</a>
87.	Ван Вален Ли (Leigh M. Van Valen)	7	<a href="http://pondside.uchicago.edu/ecol-evol/people/vanvalen.html">http://pondside.uchicago.edu/ecol-evol/people/vanvalen.html</a>
88.	Ван дер Свинден Ян (Jan Hendrik van der Swinden)	9	<a href="http://nl.wikipedia.org/wiki/Jean_Henri_van_Swinden">http://nl.wikipedia.org/wiki/Jean_Henri_van_Swinden</a>
89.	Ван Дин Джордж (George M. van Dyne)	3	<a href="http://lamar.colostate.edu/~aknapp/ey505/Ecosystems%20lect%20conclusion%20and%20Disc%202009%20web.ppt">http://lamar.colostate.edu/~aknapp/ey505/Ecosystems%20lect%20conclusion%20and%20Disc%202009%20web.ppt</a>
90.	Ван-дер-Марель Эдди (Eddy van der Maarel)	8	<a href="http://www.vaxtbio.uu.se/resfold/maarel.htm">http://www.vaxtbio.uu.se/resfold/maarel.htm</a>
91.	Ван дер Роэ Людвиг Мисс (Ludwig Mies van der Rohe)	5	<a href="http://homepage.mac.com/acam.bilbao/alemania1/Arquitectos.htm">http://homepage.mac.com/acam.bilbao/alemania1/Arquitectos.htm</a>
92.	Вапник Владимир Наумович	4	<a href="http://www.ipu.ru/s_001/s_001_003_009_0000000000.htm">http://www.ipu.ru/s_001/s_001_003_009_0000000000.htm</a> , <a href="http://ipk.admin.tstu.ru/sputnik/index/str/resurs.files/teormin.ifmo.ru/researchers/person/vladimir-vapnik.html">http://ipk.admin.tstu.ru/sputnik/index/str/resurs.files/teormin.ifmo.ru/researchers/person/vladimir-vapnik.html</a>
93.	Василевич Владислав Иванович	2, 3, 8, 9	Фото Т.М. Лысенко (ИЭВБ РАН), фото автора, [Развитие геоботаники., 2011, с. 16]
94.	Веб Джон (John K. Webb)	10	<a href="http://www.phys.unsw.edu.au/STAFF/ACADEMIC/webb.html">http://www.phys.unsw.edu.au/STAFF/ACADEMIC/webb.html</a>
95.	Вебер Эрнст Генрих (Ernst Heinrich Weber)	10	<a href="http://psychology.net.ru/dictionaries/biography.html?word=122">http://psychology.net.ru/dictionaries/biography.html?word=122</a> , <a href="https://www.hse.ru/data/2010/02/03/1229660753/22_Sensornye_sistemy.pps">https://www.hse.ru/data/2010/02/03/1229660753/22_Sensornye_sistemy.pps</a>
96.	Вейбулл Валоди (Waloddi E.H. Weibull)	5	<a href="http://weibull.trending.toolkit.tripod.com/wtt03/wtt03.html">http://weibull.trending.toolkit.tripod.com/wtt03/wtt03.html</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
97.	Вейерштрас Карл (Karl Theodor Weierstrass)	5	<a href="http://www.calend.ru/day/10-31/">http://www.calend.ru/day/10-31/</a>

1	2	3	4
98.	Вейль Герман (Hermann Klaus Hugo Weyl)	10	<a href="http://free-math.ru/publ/istorija_matematiki/velikie_matematiki/vejl_german_klaus_gugo/22-1-0-162">http://free-math.ru/publ/istorija_matematiki/velikie_matematiki/vejl_german_klaus_gugo/22-1-0-162</a> , <a href="http://www.peoples.ru/science/mathematics/hermann_weyl">http://www.peoples.ru/science/mathematics/hermann_weyl</a>
99.	Вернадский Владимир Иванович	1, 3, 5, 10, 11	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 43], <a href="http://www.emc.komi.com/03/03/024.htm">http://www.emc.komi.com/03/03/024.htm</a> , <a href="http://www.rulex.ru/rpg/portraits/21/21549.htm">http://www.rulex.ru/rpg/portraits/21/21549.htm</a> , <a href="http://community.livejournal.com/msk_vernadskogo/3027.html">http://community.livejournal.com/msk_vernadskogo/3027.html</a>
100.	Вест Джеффри (Geoffrey West)	10	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Geoffrey_West">http://en.wikipedia.org/wiki/Geoffrey_West</a>
101.	Вестгоф Виктор (Victor Westhoff)	8	<a href="http://www.iavs.org/pdf/Westhoff.pdf">http://www.iavs.org/pdf/Westhoff.pdf</a>
102.	Виленский Ури (Uri Wilensky)	3	<a href="http://psoc.northwestern.edu/people/bio/uri-wilenski">http://psoc.northwestern.edu/people/bio/uri-wilenski</a>
103.	Винберг Георгий Георгиевич	3, 8, 10, Зак	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=6515">http://www.persons-info.com/index.php?pid=6515</a> , [Гиляров, 2005, с. 47]
104.	Винер Норберт (Norbert Wiener)	3, 4	<a href="http://inf.1september.ru/2006/12/10.htm">http://inf.1september.ru/2006/12/10.htm</a> , <a href="http://www.adeptis.ru/vinci/m_part1.html">http://www.adeptis.ru/vinci/m_part1.html</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
105.	Вит К. Де (С.Т. [Kees] de Wit)	3	[Van Keulen, 2008, p. 55], <a href="http://icasa.net/news/40Years.pdf">http://icasa.net/news/40Years.pdf</a>
106.	Виттих Владимир Андреевич	7	Фото автора, <a href="http://www.ssc.smr.ru/sot_vittih.html">http://www.ssc.smr.ru/sot_vittih.html</a>
107.	Вогюэ Эжен де (Eugène-Melchior vicomte de Vogüé)	2	<a href="http://www.biblioclub.ru/mxk/index.php?cat=%CF%EE%F0%F2%F0%E5%F2&amp;page=10">http://www.biblioclub.ru/mxk/index.php?cat=%CF%EE%F0%F2%F0%E5%F2&amp;page=10</a>
108.	Войнов Алексей Аркадьевич (Alexey Voinov)	3, 5	<a href="http://www.likbez.com/AV/">http://www.likbez.com/AV/</a> , <a href="http://www.ulb.ac.be/ceese/STAFF/safonov/ISEERC1.htm">http://www.ulb.ac.be/ceese/STAFF/safonov/ISEERC1.htm</a>
109.	Волленвейдер Ричард (Richard Albert Vollenweider)	6	<a href="http://www.rsc.ca/documents/VollenweiderRichardElectedin198919222007.pdf">http://www.rsc.ca/documents/VollenweiderRichardElectedin198919222007.pdf</a>
110.	Волькенштейн Михаил Владимирович	7	<a href="http://www.lanbook.com/publishing-house/author.php?pl2_cid=143&amp;pl2_id=68">http://www.lanbook.com/publishing-house/author.php?pl2_cid=143&amp;pl2_id=68</a>
111.	Вольтерра Вито (Vito Volterra)	1, 3, 5, 7, 10, Зак	[Kingsland, 1995, p. 108], <a href="http://elt-preview.host1.elementy.ru/lib/430806?context=20615">http://elt-preview.host1.elementy.ru/lib/430806?context=20615</a> , <a href="http://www.maths.otago.ac.nz/home/undergraduate/maths/papers/math362/math362.php">http://www.maths.otago.ac.nz/home/undergraduate/maths/papers/math362/math362.php</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>

1	2	3	4
112.	Ворович Иосиф Израилевич- Гиршевич	3	<a href="http://www.relga.sfedu.ru/n18/port18.htm">http://www.relga.sfedu.ru/n18/port18.htm</a>
113.	Вошинин Александр Павлович	2	<a href="http://www-sbras.nsc.ru/interval/index.php?j=Community/OurHistory&amp;PHPSESSID=341f079cf98621eb2dfa4585477a78e0">http://www-sbras.nsc.ru/interval/index.php?j=Community/OurHistory&amp;PHPSESSID=341f079cf98621eb2dfa4585477a78e0</a>
114.	Вригт Георг (Georg Henrik von Wright)	7	<a href="http://www.yle.fi/elavaarkisto/?s=s&amp;g=4&amp;ag=27&amp;t=71">http://www.yle.fi/elavaarkisto/?s=s&amp;g=4&amp;ag=27&amp;t=71</a>
115.	Врунгель Христофор Бонифатьевич	3	<a href="http://www.totalmp3.ru/?p=7806">http://www.totalmp3.ru/?p=7806</a>
116.	Вудвелл Джордж (George M. Woodwell)	7	<a href="http://www.dartmouth.edu/~ilead/2008summer.html">http://www.dartmouth.edu/~ilead/2008summer.html</a>
117.	Вудивисс Фрэнк (Frank S. Woodiwiss)	4, 6	<a href="http://i.picoodle.com/674gj41d">http://i.picoodle.com/674gj41d</a>
118.	Вудменси Роберт (Robert G. Woodmansee)	3, 6	<a href="http://warnercnr.colostate.edu/~bobw/LandCenter/BY220_Background/rgwcvnfr.html">http://warnercnr.colostate.edu/~bobw/LandCenter/BY220_Background/rgwcvnfr.html</a>
119.	Вэндермир Джон (John H. Vandermeer)	1	<a href="http://x-journals.com/2010/02/">http://x-journals.com/2010/02/</a> , <a href="http://www.cscs.umich.edu/primaryfaculty.html">http://www.cscs.umich.edu/primaryfaculty.html</a>
120.	Габор Денис (Gabor Dennis)	4	<a href="http://www.nobeliat.ru/year.php?year=1971">http://www.nobeliat.ru/year.php?year=1971</a>
121.	Галилей Галилео (Galileo Galilei)	1, 7, Зак	<a href="http://www.devishnik.md/forum/viewtopic.php?f=138&amp;t=1744">http://www.devishnik.md/forum/viewtopic.php?f=138&amp;t=1744</a> , <a href="http://www.queen.peoples.ru/queen.peoples.ru/science/astronomy/galilei/history.html">http://www.queen.peoples.ru/queen.peoples.ru/science/astronomy/galilei/history.html</a> <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
122.	Гамс Гельмут (Helmut Gams)	8, 9	[Трасс, 1976]
123.	Гарвей Вильям (William Harvey)	10	<a href="http://www.vse-znaykin.ru/garvey.php">http://www.vse-znaykin.ru/garvey.php</a>
124.	Гаспарский Войчек (Wojciech W. Gasparski)	6	<a href="http://cebi.pl/new/en/about-us/members/prof-wojciech-w-gasparski.html">http://cebi.pl/new/en/about-us/members/prof-wojciech-w-gasparski.html</a>
125.	Гастев Юрий Алексеевич	1	<a href="http://www.polit.ru/institutes/2008/09/02/people68.html">http://www.polit.ru/institutes/2008/09/02/people68.html</a>
126.	Гастон Жулия (Julia Maurice Gaston)	5	<a href="http://mathblogger.free.fr/index.php?m=02&amp;y=08&amp;d=06&amp;entry=entry080206-095104">http://mathblogger.free.fr/index.php?m=02&amp;y=08&amp;d=06&amp;entry=entry080206-095104</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
127.	Гауди-и-Корнет Антонио (Antonio Plácido Guillermo Gaudí y Cornet)	5	Гауди-и-Корнет Антонио – Википедия <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki">http://ru.wikipedia.org/wiki</a>

1	2	3	4
128.	Гаузе Георгий Францевич	5, 6, 8, 10, Зак	[Малахов, 2006, с. 57, 61; Kingsland, 1995, p. 147], <a href="http://invert.soil.msu.ru/images/stories/Site-Library/Istoria%20kafedry/My%20pomnim%20eti%20imena/Gauze.pdf">http://invert.soil.msu.ru/images/stories/Site-Library/Istoria%20kafedry/My%20pomnim%20eti%20imena/Gauze.pdf</a>
129.	Гегель Георг (Georg Wilhelm Friedrich Hegel)	10	<a href="http://www.kalitva.ru/library/citata/page/18/">http://www.kalitva.ru/library/citata/page/18/</a>
130.	Гёдель Курт (Kurt Gödel)	4, 7	<a href="http://wiki.likт590.ru/doku.php/tema:gjodelja">http://wiki.likт590.ru/doku.php/tema:gjodelja</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
131.	Гейзенберг Вернер (Werner Karl Heisenberg)	3, 10, 11, Зак	<a href="http://school.ort.spb.ru/library/physics/11-07-08/proekt/Ageeva/heisenberg.html">http://school.ort.spb.ru/library/physics/11-07-08/proekt/Ageeva/heisenberg.html</a> , <a href="http://nuclphys.sinp.msu.ru/persons/images/heisenb2.jpg">http://nuclphys.sinp.msu.ru/persons/images/heisenb2.jpg</a>
132.	Геккель Эрнст (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel)	10, 11	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 50], <a href="http://www.philographikon.com/portraitsg-1.html">http://www.philographikon.com/portraitsg-1.html</a> , <a href="http://target.ru/%D0%93%D0%B5%D0%BA%D0%BA%D0%B5%D0%BB%D1%8C">http://target.ru/%D0%93%D0%B5%D0%BA%D0%BA%D0%B5%D0%BB%D1%8C</a> , <a href="http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ernst_haeckel_3.jpg">http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ernst_haeckel_3.jpg</a>
133.	Гексли Томас (Thomas Henry Huxley)	3	<a href="http://www.browse.ms/surf.php?q=aHR0cDovL3d3dy5teXNwYWNILmNvbS9jaGFyYGVzX2Rhcndpb19ldm9sdXRpb24%3D">http://www.browse.ms/surf.php?q=aHR0cDovL3d3dy5teXNwYWNILmNvbS9jaGFyYGVzX2Rhcndpb19ldm9sdXRpb24%3D</a>
134.	Гелашвили Давид Бежанович	2, 5	Фото автора
135.	Геловани Виктор Арчилович	3	<a href="http://www.biografija.ru/show_bio.aspx?id=22849">http://www.biografija.ru/show_bio.aspx?id=22849</a>
136.	Генрих I (Henry I Beauclerc)	9	[Henry I of England – Wikipedia]
137.	Геодакян Виген Артаваздович	7	Армянская энциклопедия фонда «Хайазг» – Геодакян ( <a href="http://ru.hayazg.info/">http://ru.hayazg.info/</a> )
138.	Георгиевский Анатолий Борисович	5	<a href="http://bluebells.narod.ru/uslugi/georg.html">http://bluebells.narod.ru/uslugi/georg.html</a>
139.	Гершензон Сергей Михайлович	7	<a href="http://vivovoco.rsl.ru/VV/PAPERS/MEN/IVANOV.HTM">http://vivovoco.rsl.ru/VV/PAPERS/MEN/IVANOV.HTM</a>
140.	Гёте Иоганн (Johann Wolfgang von Goethe)	1	<a href="http://shkolazhizni.ru/archive/0/n-22735/">http://shkolazhizni.ru/archive/0/n-22735/</a>
141.	Гилпин Майкл (Michael E. Gilpin)	5, 7	<a href="http://www-biology.ucsd.edu/classes/old.web.classes/bieb178/bieb178/">http://www-biology.ucsd.edu/classes/old.web.classes/bieb178/bieb178/</a>
142.	Гильманов Тагир Габдулнурович (Tagir Gilmanov)	4, 6	<a href="http://www.icarda.org/Publications/AnnualReport/96/Annual96.pdf">http://www.icarda.org/Publications/AnnualReport/96/Annual96.pdf</a>
143.	Гиляров Алексей Меркурьевич	1, 7, 10	Фото автора

1	2	3	4
144.	Гинзбург Лев Рувимович (Lev R. Ginzburg)	5, 6, 7	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009; презентация «ФМШ [1965-1966]»), <a href="http://www.matmeh1967.ru/catalogin.htm">http://www.matmeh1967.ru/catalogin.htm</a>
145.	Гинзбург Эмиль Хаимович	2	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009; презентация «ФМШ [1965-1966]») [Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 53],
146.	Глизон Генри (Henry Allan Gleason)	2, 5, 8, 10	<a href="http://sciweb.nybg.org/Science2/libr/finding_guide/glearec.asp">http://sciweb.nybg.org/Science2/libr/finding_guide/glearec.asp</a> , <a href="http://www.botany.org/awards_grants/detail/bsamerit.php">http://www.botany.org/awards_grants/detail/bsamerit.php</a> , <a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/GLEA1882.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/GLEA1882.htm</a>
147.	Гнаук Альбрехт (Albrecht H. Gnauck)	3	<a href="http://www.123people.de/s/albrecht+gnauck">http://www.123people.de/s/albrecht+gnauck</a> (www.tu-cottbus.de), <a href="http://moodle.milrti.ru/file.php/1/milrti2008.pdf">http://moodle.milrti.ru/file.php/1/milrti2008.pdf</a>
148.	Гоголь Николай Васильевич	4	<a href="http://slovari.yandex.ru/~книги/БСЭ/Гоголь%20Николай%20Васильевич/">http://slovari.yandex.ru/~книги/БСЭ/Гоголь%20Николай%20Васильевич/</a>
149.	Гольдберг Дебора (Deborah E. Goldberg)	1	<a href="http://www.ummz.umich.edu/biodiversity/node/264">http://www.ummz.umich.edu/biodiversity/node/264</a>
150.	Голдберг Дэвид (David E. Goldberg)	4	<a href="http://www.sigevo.org/gec-summit-2009/">http://www.sigevo.org/gec-summit-2009/</a>
151.	Голованов Ярослав Кириллович	Вв	<a href="http://meteo.by/calendar/2010-6-2/">http://meteo.by/calendar/2010-6-2/</a>
152.	Голуб Валентин Борисович	9	Фото автора
153.	Гомпертц Бенджамин (Benjamin Gompertz)	5	<a href="http://www.demoscope.ru/weekly/2009/0365/nauka01.php">http://www.demoscope.ru/weekly/2009/0365/nauka01.php</a>
154.	Горбань Александр Николаевич	4, 7	<a href="http://spkurdyumov.narod.ru/Mat100.htm">http://spkurdyumov.narod.ru/Mat100.htm</a> , <a href="http://ftp.krasn.ru/personal.php?persid=30">http://ftp.krasn.ru/personal.php?persid=30</a>
155.	Гордягин Андрей Яковлевич	2	[50 лет заповедному..., 2009, с. 30], <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=9348">http://www.persons-info.com/index.php?pid=9348</a>
156.	Горобец Борис Соломонович	10	<a href="http://slold.ksu.ru/virt_vyst/27/Landau_4/gorobez.htm">http://slold.ksu.ru/virt_vyst/27/Landau_4/gorobez.htm</a>
157.	Горстго Александр Борисович	3	Фото из архива Ф.А. Суркова
158.	Горчаковский Павел Леонидович	1	<a href="http://www.russika.ru/ef.php?s=2242">http://www.russika.ru/ef.php?s=2242</a>
159.	Горшков Виктор Георгиевич	10	<a href="http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php">http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php</a> , <a href="http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php">http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php</a>
160.	Гримм Волкер (Volker Grimm)	3, 5	<a href="http://www.humboldt.edu/ecomodel/who.htm">http://www.humboldt.edu/ecomodel/who.htm</a> , <a href="http://www.ufz.de/index.php?en=3679">http://www.ufz.de/index.php?en=3679</a>
161.	Гринелл Джозеф (Joseph Grinnell)	10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 57], <a href="http://mvz.berkeley.edu/Grinnell/grinnellvision.html">http://mvz.berkeley.edu/Grinnell/grinnellvision.html</a>



1	2	3	4
162.	Гринченко Сергей Николаевич	9	<a href="http://www.ipiran.ru/info/?grinchenko">http://www.ipiran.ru/info/?grinchenko</a> , <a href="http://conf.cpic.ru/eva2008/rus/members/member_4053.html">http://conf.cpic.ru/eva2008/rus/members/member_4053.html</a>
163.	Гудмен Лео (Leo A. Goodman)	5	<a href="http://galton.uchicago.edu/faculty/emeriti/goodman/index.shtml">http://galton.uchicago.edu/faculty/emeriti/goodman/index.shtml</a>
164.	Гулд Стивен (Stephen Jay Gould)	Зак	Гулд Стивен Джей – Википедия <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki">http://ru.wikipedia.org/wiki</a>
165.	Гурман Владимир Иосифович	3	<a href="http://www.botik.ru/PSI/disk_20/photos/s/07-psi-rasstaf_fr/pindex.html">http://www.botik.ru/PSI/disk_20/photos/s/07-psi-rasstaf_fr/pindex.html</a>
166.	Гюйгенс Христиан (Christiaan Huygens)	9	<a href="http://www.mywatch.ru/watch-art/art_305.html">http://www.mywatch.ru/watch-art/art_305.html</a>
167.	Дайс Ли (Lee Raymond Dice)	2, 9	<a href="http://siarchives.si.edu/findingaids/FARU7357.htm">http://siarchives.si.edu/findingaids/FARU7357.htm</a> (Record Unit 7357. American Society of Mammalogists, Records, 1919-1993 and undated / By Martin W. Schein; Series 8. – Historians' photo collection / Folder 19. Photo: Lee R. Dice)
168.	Дали Сальвадор (Salvador Felipe Jacinto Dalí Domènech)	5, 10	<a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/Salvador_Dali">http://ru.wikipedia.org/wiki/Salvador_Dali</a>
169.	Дарбин Джеймс (James Durbin)	2	<a href="http://www.york.ac.uk/depts/maths/histstat/people/durbin.gif">http://www.york.ac.uk/depts/maths/histstat/people/durbin.gif</a>
170.	Дарвин Чарльз (Charles Robert Darwin)	1, 4, 5, 7, 10, 11	<a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/Charles_Darwin">http://ru.wikipedia.org/wiki/Charles_Darwin</a> , <a href="http://encyklopedia.narod.ru/bios/nauka/darwin/darwin.html">http://encyklopedia.narod.ru/bios/nauka/darwin/darwin.html</a> , <a href="http://elproyectomatrix.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/">http://elproyectomatrix.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/</a> , <a href="http://lenta.ru/news/2009/12/14/darwin/">http://lenta.ru/news/2009/12/14/darwin/</a> Фото автора
171.	Дгебуадзе Юрий Юлианович	3	Фото автора,
172.	Дегерменджи Андрей Георгиевич	3, 5	Фото автора, <a href="http://www.soran1957.ru/?id=w20070417_5_18148">http://www.soran1957.ru/?id=w20070417_5_18148</a>
173.	Дегерменджи Надежда Николаевна	5	<a href="http://kodb.krasgmu.ru/page_user.php?id=11680&amp;cat=wall">http://kodb.krasgmu.ru/page_user.php?id=11680&amp;cat=wall</a>
174.	Де Йонг Кеннет (Kenneth A. De Jong)	4	<a href="http://www.sigevo.org/gecco-2007/tutorials.html">http://www.sigevo.org/gecco-2007/tutorials.html</a>
175.	Де Кудр Теодор (Theodor Des Coudres)	10	<a href="http://www.uni-leipzig.de/unigeschichte/professoren/katalog/leipzig/DesCoudres_29">http://www.uni-leipzig.de/unigeschichte/professoren/katalog/leipzig/DesCoudres_29</a>
176.	ДеАнжелис Дональд (Donald L. DeAngelis)	3	<a href="http://www.123people.com/s/don+deangelis">http://www.123people.com/s/don+deangelis</a> , <a href="http://www.bio.miami.edu/Fac/DeAngelis.html">http://www.bio.miami.edu/Fac/DeAngelis.html</a>

1	2	3	4
177.	Декарт Рене (фр. René Descartes; лат. Renatus Cartesius)	10	<a href="http://antropolog.ru/doc/library/meditation">http://antropolog.ru/doc/library/meditation</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
178.	Джентльмен Роберт (Robert C. Gentleman)	2	<a href="http://radhakrishna.typepad.com/rks_musings/page/8/">http://radhakrishna.typepad.com/rks_musings/page/8/</a> , <a href="http://academic.research.microsoft.com/Author/1281996">http://academic.research.microsoft.com/Author/1281996</a>
179.	Джини Коррадо (Corrado Gini)	2, 5	<a href="http://www.eumed.net/cursecon/economistas/Gini.htm">http://www.eumed.net/cursecon/economistas/Gini.htm</a>
180.	Диоген Лаэртский	2	<a href="http://lanbook.lancom.ru/2010/02/page/2/">http://lanbook.lancom.ru/2010/02/page/2/</a>
181.	Дойчман Дуглас (Douglas H. Deutschman)	3	<a href="http://www-rohan.sdsu.edu/faculty/dhd/public/deutschman.htm">http://www-rohan.sdsu.edu/faculty/dhd/public/deutschman.htm</a>
182.	Докинз Ричард (Clinton Richard Dawkins)	7	<a href="http://richarddawkins.net/articles/485902-richard-dawkins-to-speak-at-university-of-alaska-at-fairbanks">http://richarddawkins.net/articles/485902-richard-dawkins-to-speak-at-university-of-alaska-at-fairbanks</a> , <a href="http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/politics/7136682.stm">http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/politics/7136682.stm</a>
183.	Доллю Луи (Louis Dollo)	7	<a href="http://old.college.ru/biology/course/content/scientist/dollo.html">http://old.college.ru/biology/course/content/scientist/dollo.html</a>
184.	Дологовский Игорь Михайлович	2	Фото С.В. Саксонова
185.	Домбровский Юрий Анатольевич	3	<a href="http://www.2015.ru/1209183">http://www.2015.ru/1209183</a>
186.	Друде Оскар (Carl Georg Oscar Drude)	9	<a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/DRUD1852.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/DRUD1852.htm</a>
187.	Дружинин Владимир Николаевич	9	<a href="http://subscribe.ru/archive/religion.apologia/200712/19143043.html">http://subscribe.ru/archive/religion.apologia/200712/19143043.html</a>
188.	Дунин-Барковский Виталий Львович	4	Фото С.В. Саксонова, <a href="http://nisms.krinc.ru/honor.htm">http://nisms.krinc.ru/honor.htm</a>
189.	Дюпре Джон (John Dupré)	9	<a href="http://www.genomicsnetwork.ac.uk/egenis/people/academicstaff/forename,207,en.html">http://www.genomicsnetwork.ac.uk/egenis/people/academicstaff/forename,207,en.html</a>
190.	Евклид	7	Евклид – Википедия ( <a href="http://chronology.org.ru/">http://chronology.org.ru/</a> ), <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
191.	Еленкин Александр Александрович	5	Музей Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/Elenkin">http://ru.wikipedia.org/wiki/Elenkin</a>
192.	Еськов Валерий Матвеевич	5	Фото автора, <a href="http://lib.surgu.ru/upload/221-eskov.pdf">http://lib.surgu.ru/upload/221-eskov.pdf</a>
193.	Ефремов Игорь Владимирович	4	[Ефремов, 2008], <a href="http://www.bookean.ru/personality/98867">http://www.bookean.ru/personality/98867</a>

1	2	3	4
194.	Жаботинский Анатолий Маркович	5	<a href="http://hopf.chem.brandeis.edu/anatol/anatol.htm">http://hopf.chem.brandeis.edu/anatol/anatol.htm</a>
195.	Животовский Лев Анатольевич	2	Фото автора
196.	Жирмунский Алексей Викторович	10	<a href="http://www.rodoslov.ru/4images/categories.php?cat_id=8">http://www.rodoslov.ru/4images/categories.php?cat_id=8</a>
197.	Заболоцкий Николай Алексеевич	5	<a href="http://articles.excelion.ru/science/literatura/other/00925059.html">http://articles.excelion.ru/science/literatura/other/00925059.html</a>
198.	Заварзин Георгий Александрович	9	Фото автора
199.	Заде Лотфи (Lotfi Ali Asker Zadeh)	1, 2, 5, 11	<a href="http://photos.disput.az/?showtopic=194555">http://photos.disput.az/?showtopic=194555</a> , <a href="http://www.baku.ru/enc-show.php?cmm_id=276&amp;id=65156&amp;c=1752">http://www.baku.ru/enc-show.php?cmm_id=276 &amp;id=65156&amp;c=1752</a>
200.	Заславский Борис Григорьевич	3, 5	Фото из архива Б.Г. Заславского
201.	Захаров Владимир Михайлович	2	Фото автора
202.	Зенон Элейский	7	Зенон – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> )
203.	Зилов Евгений Анатольевич	1, 3	<a href="http://baikalarea.ru/irkutsk/peoples/potomokricarey.htm">http://baikalarea.ru/irkutsk/peoples/potomokricarey.htm</a>
204.	Зинченко Татьяна Дмитриевна	4, 6	Фото автора
205.	Зоммерфельд Арнольд (Arnold Johannes Wilhelm Sommerfeld)	10	<a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Sommerfeld.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Sommerfeld.html</a>
206.	Зур Алэн (Alain F. Zuur)	2	<a href="http://www.highstat.com/staff.htm">http://www.highstat.com/staff.htm</a> , <a href="http://www.amazon.com/Alain-F.-Zuur/e/B001JRWU88">http://www.amazon.com/Alain-F.-Zuur/e/B001JRWU88</a> , <a href="http://www.brodgar.com/staff.htm">http://www.brodgar.com/staff.htm</a>
207.	Зюсс Эдуард (Eduard Suess)	10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 79], <a href="http://www.scgis.ru/russian/cp1251/h_dgggms/1-2002/screp-1.htm">http://www.scgis.ru/russian/cp1251/h_dgggms/1-2002/screp-1.htm</a>
208.	Иваницкий Генрих Романович	7	<a href="http://www.zamos.ru/dossier/i/4378/">http://www.zamos.ru/dossier/i/4378/</a> , <a href="http://viperson.ru/wind.php?ID=11694">http://viperson.ru/wind.php?ID=11694</a>
209.	Ивантер Эрнест Викторович	2	Фото Т.М. Лысенко (ИЭВБ РАН)
210.	Ивахненко Алексей Григорьевич	3, 4, 6	Фото автора, <a href="http://vg-bud.com.ua/index/page/99/">http://vg-bud.com.ua/index/page/99/</a> , <a href="http://www.gmdh.net/AG/AG.htm">http://www.gmdh.net/AG/AG.htm</a>
211.	Ивлев Виктор Сергеевич	3, 5	Фото из архива А.М. Гилярова, [Виктор Сергеевич Ивлев., 2007]
212.	Изместьева Любовь Равильевна	3	Фото автора

1	2	3	4
213.	Ильинский Алексей Порфирьевич	5, 7	Музей Ботанического института им. В.Л. Коморова РАН (Санкт-Петербург), [Трасс, 1976]
214.	Ильичев Виталий Григорьевич	3, 5	Фото автора и из архива В.Г. Ильичева
215.	Иннис Джордж (George S. Innis)	3	Playback: A publication dedicated to our unit's family of members, volunteers, supporters, and staff. – Austin (TX): Spring, 2008. – P. 2. (Innis-SCS_playbackspring08.pdf).
216.	Ионеско Эжен (Eugène Ionesco)	10	<a href="http://altai.peoples.ru/art/theatre/dramatist/ionesco/photo.html">http://altai.peoples.ru/art/theatre/dramatist/ionesco/ photo.html</a>
217.	Ипатов Виктор Семёнович	7, 8, 9	Фото Т.М. Лысенко (ИЭВБ РАН), [Развитие геоботаники., 2011, с. 18], Диск «80 лет кафедре геоботаники и экологии растений СПбГУ (ЛГУ)»
218.	Исаев Александр Сергеевич	3	Фото автора, <a href="http://www.radiorus.ru/issue.html?iid=287346&amp;rid=">http://www.radiorus.ru/issue.html?iid=287346&amp;rid=</a>
219.	Иудин Дмитрий Игоревич	Вв, 5	Фото автора
220.	Ихака Росс (Ross Ihaka)	2	<a href="http://www.stat.auckland.ac.nz/2008/ihaka-pickering/">http://www.stat.auckland.ac.nz/2008/ ihaka-pickering/</a> ,
221.	Йоргенсен Свен (Sven Erik Jørgensen)	1, 3, 6	<a href="http://www.innovations-report.de/html/berichte/preise_foerderungen/bericht-63813.html">http://www.innovations-report.de/html/berichte/ preise_foerderungen/bericht-63813.html</a> , <a href="http://www.farma.ku.dk/index.php?id=1472">http://www.farma.ku.dk/index.php?id=1472</a> , <a href="http://www.unisi.it/santachiara/pdf/chair_cv/cv_Jorgensen.pdf">http://www.unisi.it/santachiara/pdf/chair_cv/ cv_Jorgensen.pdf</a>
222.	Какутани Шизуо (Shizuo Kakutani)	5	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Shizuo_Kakutani">http://en.wikipedia.org/wiki/Shizuo_Kakutani</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematici ans_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
223.	Камшилов Михаил Михайлович	7	<a href="http://www.kolasc.net.ru/russian/news/K/Kam6ilovMihailMiha0lovi7.htm">http://www.kolasc.net.ru/russian/news/K/Kam6ilov MihailMiha0lovi7.htm</a>
224.	Камю Альбер (Albert Camus)	10	<a href="http://sergei-sondra.livejournal.com/">http://sergei-sondra.livejournal.com/</a>
225.	Кант Иммануил [Эммануил] (Immanuel Kant)	6, 9, 11, Зак	<a href="http://www.kalitva.ru/134153-immanuil-kant-aforizmy.html">http://www.kalitva.ru/134153-immanuil-kant- aforizmy.html</a> , <a href="http://www.citycat.ru/historycentre/index.cgi?iday=22&amp;imon=04&amp;last.lang=ru">http://www.citycat.ru/historycentre/index.cgi?iday= 22&amp;imon=04&amp;last.lang=ru</a>
226.	Кантор Георг (Georg Ferdinand Ludwig Philipp Cantor)	5	<a href="http://www.diary.ru/~Organon/p39914959.htm">http://www.diary.ru/~Organon/p39914959.htm</a> , <a href="http://sjogodni.org.ua/publ/8-5-3">http://sjogodni.org.ua/publ/8-5-3</a> , <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematici ans_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
227.	Карно Сади (Nicolas Léonard Sadi Carnot)	10	<a href="http://www.vokrugsveta.ru/telegraph/theory/1185/">http://www.vokrugsveta.ru/telegraph/theory/1185/</a>
228.	Карпов Даниэль Николаевич	9	Фото автора

1	2	3	4
229.	Карпов Юрий Глебович	3	<a href="http://j4.ifel.ru/content/html/topic.html">http://j4.ifel.ru/content/html/topic.html</a>
230.	Касвелл Хал (Hal Caswell)	5	
231.	Каулес Генри (Henry Chandler Cowles)	10	[Трасс, 1976], <a href="http://oz.plymouth.edu/~lts/ecology/ecohistory/cowles.html">http://oz.plymouth.edu/~lts/ecology/ecohistory/cowles.html</a>
232.	Кафка Франц (Franz Kafka)	10	<a href="http://www.openspace.ru/news/details/15705/">http://www.openspace.ru/news/details/15705/</a>
233.	Кеплер Иоганн (Johannes Kepler)	10	<a href="http://moscowaleks.narod.ru/galaxy194.html">http://moscowaleks.narod.ru/galaxy194.html</a>
234.	Кёртис Джон (John Thomas Curtis)	8	<a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/CURT1913.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/CURT1913.htm</a>
235.	Кетлэ Ламберт (Lambert- Adolphe-Jacques Quetelet)	5	<a href="http://www.britannica.com/EBchecked/topic-art/487148/136053/Adolphe-Quetelet-steel-engraving">http://www.britannica.com/EBchecked/topic-art/487148/136053/Adolphe-Quetelet-steel-engraving</a>
236.	Кибзун Алла Петровна (Alla P. Kibzoun)	10	<a href="http://ru-ru.facebook.com/people/Yulia-Baikov/1377028081">http://ru-ru.facebook.com/people/Yulia-Baikov/1377028081</a>
237.	Кирикова Людмила Александровна	7	Диск «80 лет кафедре геоботаники и экологии растений СПбГУ (ЛГУ)»
238.	Кирхгоф Густав (Kirchhoff Gustav Robert)	9	<a href="http://dmcc.com.ua/history/">http://dmcc.com.ua/history/</a>
239.	Китайгородский Александр Исаакович	11	<a href="http://www.ineos.ac.ru/lsip/history.html">http://www.ineos.ac.ru/lsip/history.html</a> , <a href="http://www.koob.ru/kitaygorodskiy/">http://www.koob.ru/kitaygorodskiy/</a>
240.	Клейбер Макс (Max Kleiber)	10	<a href="http://animalscience.ucdavis.edu/memorial/kleiber.htm">http://animalscience.ucdavis.edu/memorial/kleiber.htm</a>
241.	Клементс Фредерик (Frederic Edward Clements)	5, 7, 10, 11	[Трасс, 1976; Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 85], <a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/CLEM1874.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/CLEM1874.htm</a> , <a href="http://www.history.ucsb.edu/projects/westcampus/clements/bio.htm">http://www.history.ucsb.edu/projects/westcampus/clements/bio.htm</a>
242.	Кожов Михаил Михайлович	3	Из архива Л.Р. Измestьевой, [Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 86],
243.	Кожова Ольга Михайловна	3	Из архива Л.Р. Измestьевой
244.	Козлов Михаил (Mikhail V. Kozlov)	2	<a href="http://vanha.sci.utu.fi/biologia/ekologia/kozlov_eng.htm">http://vanha.sci.utu.fi/biologia/ekologia/kozlov_eng.htm</a>
245.	Колесов Андрей Юрьевич	5	Из архива А.Ю. Колесова
246.	Колесов Юрий Борисович	3	[Колесов, Сениченков, 2007], <a href="http://www.wlunn.ru/lab/Portals/0/Model_Vision.pdf">http://www.wlunn.ru/lab/Portals/0/Model_Vision.pdf</a>
247.	Колесов Юрий Серафимович	5	Из архива А.Ю. Колесова

1	2	3	4
248.	Колмогоров Андрей Николаевич	3, 4, 5, 7	Колмогоров Андрей Николаевич – Викизнание; <a href="http://www.amath.ru/index.php?page=text&amp;przd=16&amp;rzd=16&amp;pub_id=42">http://www.amath.ru/index.php?page=text&amp;przd=16&amp;rzd=16&amp;pub_id=42</a> , <a href="http://www.univer.omsk.su/omsk/Edu/Math/kkolmogorov.htm">http://www.univer.omsk.su/omsk/Edu/Math/kkolmogorov.htm</a> , <a href="http://php.mmc.nsu.ru/index3.php?db=museum_lyap2&amp;int=VIEW&amp;el=1252&amp;templ=VIEW">http://php.mmc.nsu.ru/index3.php?db=museum_lyap2&amp;int=VIEW&amp;el=1252&amp;templ=VIEW</a>
249.	Комаров Александр Сергеевич	3	Фото С.В. Саксонова
250.	Коммонер Барри (Barry Commoner)	1, 4, 7, 10	[Steiguer, 1997, p. 109], <a href="http://popoloconsapevole.ning.com/profiles/blogs/la-mossa-per-spopolare-il">http://popoloconsapevole.ning.com/profiles/blogs/la-mossa-per-spopolare-il</a>
251.	Конвей Джон (John Horton Conway)	3	[Бубенщикова и др., 2010, с. 33], <a href="http://www.adeptis.ru/vinci/m_part3_3.html">http://www.adeptis.ru/vinci/m_part3_3.html</a>
252.	Кондратьев Кирилл Яковлевич	3	<a href="http://vd2-777.narod.ru/article6/vehi.htm">http://vd2-777.narod.ru/article6/vehi.htm</a>
253.	Кондратьев Николай Дмитриевич	3	<a href="http://www.g-news.com.ua/component/option,contentview/go_to,16-12-2009/Itemid99999999/">http://www.g-news.com.ua/component/option,contentview/go_to,16-12-2009/Itemid99999999/</a>
254.	Кононов Конон Евсеевич	4	<a href="http://old.yso.ru/kafedra/geografiya/index.files/Page346.htm">http://old.yso.ru/kafedra/geografiya/index.files/Page346.htm</a>
255.	Кордонский Симон Гдальевич	9	<a href="http://www.hse.ru/org/persons/139846">http://www.hse.ru/org/persons/139846</a>
256.	Корчагин Александр Александрович	8	<a href="http://stav-geo.ru/_ld/0/12_journal_3_2009.pdf">http://stav-geo.ru/_ld/0/12_journal_3_2009.pdf</a>
257.	Костанца Роберт (Robert Costanza)	3, 6	Костанца Роберт – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ), <a href="http://www.mty.itesm.mx/die/ddre/transferencia/65/65-I.04.html">http://www.mty.itesm.mx/die/ddre/transferencia/65/65-I.04.html</a>
258.	Костина Наталья Викторовна	Вв	Фото С.В. Саксонова
259.	Костицын Владимир Александрович	3, 5	<a href="http://www.sai.msu.ru/neb/rw/20years/image007.htm">http://www.sai.msu.ru/neb/rw/20years/image007.htm</a>
260.	Котельников Владимир Александрович	10	<a href="http://elementy.ru/events/428167">http://elementy.ru/events/428167</a>
261.	Котляков Владимир Михайлович	3	Фото автора
262.	Кох Хельге фон (Niels Fabian Helge von Koch)	5	Кох Нильс Фабиан Хельге фон – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> )

1	2	3	4
263.	Кохонен Теуво [Тейво] (Kohonen Teuvo)	4	<a href="http://www.generation5.org/content/2000/tkohonen.asp">http://www.generation5.org/content/2000/tkohonen.asp</a> , <a href="http://www.ieee.org/about/awards/bios/rosenblatt_recipients.html">http://www.ieee.org/about/awards/bios/rosenblatt_recipients.html</a>
264.	Крапивин Владимир Федорович	3, 4	Фото из архива В.Ф. Крапивина, <a href="http://www.cplire.ru/koi/informatics/krapivin_70.html">http://www.cplire.ru/koi/informatics/krapivin_70.html</a>
265.	Кребс Чарльз (Charles J. Krebs)	5	<a href="http://www.zoology.ubc.ca/~krebs/">http://www.zoology.ubc.ca/~krebs/</a> , <a href="http://www.amazon.com/Ecological-Methodology-2nd-Charles-Krebs/dp/0321021738">http://www.amazon.com/Ecological-Methodology-2nd-Charles-Krebs/dp/0321021738</a>
266.	Крестин Сергей Васильевич	3, 5	<a href="http://www.fian.smr.ru/personal_page_main.php?id=55&amp;lang=rus">http://www.fian.smr.ru/personal_page_main.php?id=55&amp;lang=rus</a>
267.	Крик Френсис (Francis Crick)	10	<a href="http://freebooksfrom.net/wp-content/themes/default/books/science/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography_0684313200/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography%20Vol%202.pdf">http://freebooksfrom.net/wp-content/themes/default/books/science/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography_0684313200/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography%20Vol%202.pdf</a> , <a href="http://books.atheism.ru/atheists/crick.html">http://books.atheism.ru/atheists/crick.html</a>
268.	Криксунов Евгений Аркадьевич	Вв, 3	Фото автора
269.	Кришнамурти Джидду (англ. Jiddu Krishnamurti)	10	<a href="http://www.webbl.ru/?action=show_pics&amp;grup=o&amp;id=41&amp;query=">http://www.webbl.ru/?action=show_pics&amp;grup=o&amp;id=41&amp;query=</a>
270.	Крогиус Фаина Владимировна	3	<a href="http://www.kamchatsky-krai.ru/lichnosti/uchenye/uchenye_main.htm">http://www.kamchatsky-krai.ru/lichnosti/uchenye/uchenye_main.htm</a>
271.	Кроткий Эмиль (Эммануил Яковлевич Герман)	Зак	<a href="http://www.zitata.eu/krotkiy.shtml">http://www.zitata.eu/krotkiy.shtml</a> , <a href="http://www.fomento.su/enicinfo.php?id=6730">http://www.fomento.su/enicinfo.php?id=6730</a> , <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=24489">http://www.persons-info.com/index.php?pid=24489</a>
272.	Крохин Евгений Михайлович	3	<a href="http://www.kamchatsky-krai.ru/lichnosti/uchenye/uchenye_main.htm">http://www.kamchatsky-krai.ru/lichnosti/uchenye/uchenye_main.htm</a>
273.	Крылов Алексей Николаевич	3	<a href="http://forum.vtrume.ru/lofiversion/index.php/t13110.html">http://forum.vtrume.ru/lofiversion/index.php/t13110.html</a>
274.	Кузанский Николай (наст. имя – Николай Кребс; Nicolaus Krebs; Nicolaus Cusanus)	11	<a href="http://anthropology.rchgi.spb.ru/kuzansky/kuzanskiy_neznanie.htm">http://anthropology.rchgi.spb.ru/kuzansky/kuzanskiy_neznanie.htm</a>
275.	Кузнецов Иван Васильевич	7	[И. Кузнецов, 1975]
276.	Кузнецов Олег Леонидович	10	<a href="http://www.atoll.su/russian/naukograd.html">http://www.atoll.su/russian/naukograd.html</a>
277.	Кузнецов Побиск Георгиевич	10	<a href="http://www.queen.peoples.ru/queen.peoples.ru/science/mathematics/pobisk_kuznetsov/">http://www.queen.peoples.ru/queen.peoples.ru/science/mathematics/pobisk_kuznetsov/</a>
278.	Кузнецова Разина Сайтнасимовна	Вв	Фото С.В. Саксонова

1	2	3	4
279.	Кузьмин Виктор Иванович	10	<a href="http://forum.roerich.info/showthread.php?t=10446">http://forum.roerich.info/showthread.php?t=10446</a>
280.	Кулагин Алексей Юрьевич	5	Фото автора
281.	Кулагин Андрей Алексеевич	5	Фото автора
282.	Кулагин Юрий Захарович	1, 5	[Институт биологии., 2006, с. 12]
283.	Куль Калеви (Kalevi Kull)	8	<a href="http://www.ut.ee/SOSE/kalevi_kull/eng.html">http://www.ut.ee/SOSE/kalevi_kull/eng.html</a>
284.	Кун Томас (Thomas Samuel Kuhn)	8, 10, 11	<a href="http://lib.cerkov.ru/authors/1074">http://lib.cerkov.ru/authors/1074</a>
285.	Куренков Игорь Иванович	3	<a href="http://www.kamchatsky-krai.ru/lichnosti/biografii/kurenkov.htm">http://www.kamchatsky-krai.ru/lichnosti/biografii/kurenkov.htm</a>
286.	Кусакин Олег Григорьевич	11	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 94], <a href="http://www.imb.dvo.ru/r_photo.htm">http://www.imb.dvo.ru/r_photo.htm</a>
287.	Кутга Мартин (Martin Wilhelm Kutta)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
288.	Кьюлен ван Герман (Herman van Keulen)	3	<a href="http://www.pps.wur.nl/UK/Staff/Dr.+Ir.+H.+van+Keulen/default.htm">http://www.pps.wur.nl/UK/Staff/Dr.+Ir.+H.+van+Keulen/default.htm</a> , <a href="http://www.vpro.nl/programma/madiwodo/afleveringen/7631504/">http://www.vpro.nl/programma/madiwodo/afleveringen/7631504/</a>
289.	Лавренко Евгений Михайлович	5	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 96], <a href="http://repin.chuguev.net/Rubec_1.htm">http://repin.chuguev.net/Rubec_1.htm</a> , <a href="http://www.help-rus-student.ru/text/41/060.htm">http://www.help-rus-student.ru/text/41/060.htm</a> , <a href="http://www.botsad.ru/p_papers21.htm">http://www.botsad.ru/p_papers21.htm</a>
290.	Лакатос [Лакатош] Имре (Imre Lakatos [наст. фамилия Lipsitz])	11	<a href="http://www.belpokupki.ru/search/?q=%CB%E0%EА%E0%F2%EE%F1">http://www.belpokupki.ru/search/?q=%CB%E0%EА%E0%F2%EE%F1</a>
291.	Лакруа Альфред (Alfred Lacroix)	10	<a href="http://www.mount-pelee.com/en/pionniers/professeur-alfred-lacroix-1863-1948.html">http://www.mount-pelee.com/en/pionniers/professeur-alfred-lacroix-1863-1948.html</a> , <a href="http://dgw71.free.fr/celebrities.html">http://dgw71.free.fr/celebrities.html</a>
292.	Ландау Лев Давидович	5	<a href="http://www.zateevo.ru/?section=page&amp;action=edit&amp;alias=landau">http://www.zateevo.ru/?section=page&amp;action=edit&amp;alias=landau</a>
293.	Лаплас Пьер-Симон (Pierre-Simon Laplace)	2, 8, 10	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
294.	Лбов Геннадий Сергеевич	4	<a href="http://old.ict.nsc.ru/win/elbib/hbc/article.phtml?nid=557&amp;id=19">http://old.ict.nsc.ru/win/elbib/hbc/article.phtml?nid=557&amp;id=19</a>
295.	Ле Шаталье Анри Луи (Henri Louis Le Chatelier)	10	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9</a>
296.	Левинс Ричард (Richard Levins)	5, 7	<a href="http://www.societyforhumanecology.org/Levins%20keynote.html">http://www.societyforhumanecology.org/Levins%20keynote.html</a>



1	2	3	4
297.	Левич Александр Петрович	1, 2, 3, 7, 10	Фото автора, <a href="http://rostowskaja.narod.ru/levichphotoalbum.html">http://rostowskaja.narod.ru/levichphotoalbum.html</a> , <a href="http://www.bio.msu.ru/doc/index.php?ID=121">http://www.bio.msu.ru/doc/index.php?ID=121</a>
298.	Левонтин Ричард (Richard [Dick] Charles Lewontin)	7	<a href="http://authors.library.caltech.edu/5456/1/hrst.mit.edu/hrs/evolution/public/profiles/lewontin.html">http://authors.library.caltech.edu/5456/1/hrst.mit.edu/hrs/evolution/public/profiles/lewontin.html</a> , <a href="http://www.stormfront.org/forum/t499213-11/">http://www.stormfront.org/forum/t499213-11/</a>
299.	Лежандр Адриен (Adrien-Marie Legendre)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
300.	Лем Станислав (Stanislav Lem)	4, 10	<a href="http://shkolazhizni.ru/archive/0/n-20251/">http://shkolazhizni.ru/archive/0/n-20251/</a>
301.	Ленин (Владимир Ильич Ульянов)	7	Ленин Владимир Ильич – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki">http://ru.wikipedia.org/wiki</a> )
302.	Леонардо из Пизы (Leonardo Pisano; Fibonacci)	5	[Бубенщикова и др., 2010, с. 30], <a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
303.	Леонов Василий Петрович	6	<a href="http://www.inf.tsu.ru/Decanat/Staff.nsf/url/LeonovVP">http://www.inf.tsu.ru/Decanat/Staff.nsf/url/LeonovVP</a>
304.	Леонтьев Василий Васильевич (Vasilii Leontiev)	3, 10	<a href="http://www.sem40.ru/evroplanet/destiny/23857/">http://www.sem40.ru/evroplanet/destiny/23857/</a> , <a href="http://www.adeptis.ru/vinci/e_part3_3.html">http://www.adeptis.ru/vinci/e_part3_3.html</a>
305.	Лернер Александр Яковлевич	4	<a href="http://ipu65.narod.ru/Eshe_ob-elite.htm">http://ipu65.narod.ru/Eshe_ob-elite.htm</a>
306.	Лесли Патрик (Patrick H. Leslie)	5	Germain Rousseaux. Mathematiques Appliquees a la Biologie. Licence 1 <sup>ere</sup> annee SVM COURS/TD. Institut du Non-Lineaire de Nice. [ <a href="mailto:Germain.Rousseaux@inln.cnrs.fr">Germain.Rousseaux@inln.cnrs.fr</a> ]
307.	Лефевр Владимир Александрович (Vladimir A. Lefebvre)	8	<a href="http://www.flip.kz/descript?cat=people&amp;id=10839&amp;subsection=386">http://www.flip.kz/descript?cat=people&amp;id=10839&amp;subsection=386</a>
308.	Лэфкович Леонард (Leonard P. Lefkovitch)	5	Germain Rousseaux. Mathematiques Appliquees a la Biologie. Licence 1 <sup>ere</sup> annee SVM COURS/TD. Institut du Non-Lineaire de Nice. [ <a href="mailto:Germain.Rousseaux@inln.cnrs.fr">Germain.Rousseaux@inln.cnrs.fr</a> ], <a href="http://www.legacy.com/can-ottawa/Obituaries.asp?page=LifeStory&amp;PersonID=144183680">http://www.legacy.com/can-ottawa/Obituaries.asp?page=LifeStory&amp;PersonID=144183680</a>
309.	Либих Юстус (Justus von Liebig)	2, 3, 10	<a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/LIEB1803.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/LIEB1803.htm</a> , <a href="http://www.kalitva.ru/historiya/lichnost/page/45/">http://www.kalitva.ru/historiya/lichnost/page/45/</a>
310.	Лиэпа Имант Яковлевич (Imants Liepa)	6	<a href="http://www.lza.lv/scientists/liepai.htm">http://www.lza.lv/scientists/liepai.htm</a>
311.	Линдeman Рой (Raymond [Ray] Laurel Lindeman)	10	[Biosfera, 1998]
312.	Линденмейер Аристид (Aristid Lindenmayer)	5	<a href="http://academic.research.microsoft.com/Author/337838">http://academic.research.microsoft.com/Author/337838</a>

1	2	3	4
313.	Линней Карл (Carolus Linnaeus)	3, Зак	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 101], <a href="http://planeta.rambler.ru/community/astrologica/131409422.html">http://planeta.rambler.ru/community/astrologica/131409422.html</a> , <a href="http://all-biography.ru/alpha/l/linnej-karl-linnaeus-carl">http://all-biography.ru/alpha/l/linnej-karl-linnaeus-carl</a> , <a href="http://www.botsad.ru/p_papers21.htm">http://www.botsad.ru/p_papers21.htm</a>
314.	Липпмаа Теодор (Theodor M. Lippmaa)	8, 9	[Трасс, 1976]
315.	Лифиренко Наталья Геннадьевна	Вв	Фото С.В. Саксонова
316.	Личков Борис Леонидович	10	<a href="http://g-to-g.com/index.php?version=rus&amp;module=5&amp;id=1343">http://g-to-g.com/index.php?version=rus&amp;module=5&amp;id=1343</a>
317.	Лобачевский Николай Иванович	7	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
318.	Логофет Дмитрий Олегович	3, 5, 10	Фото Э.В. Абросимовой и С.А. Сенатора (ИЭВБ)
319.	Ломоносов Михайло Васильевич	1	<a href="http://subscribe.ru/archive/culture.people.olmer/200911/21024541.html">http://subscribe.ru/archive/culture.people.olmer/200911/21024541.html</a>
320.	Лоренц Конрад (Konrad Zacharias Lorenz)	10	<a href="http://www.ozon.ru/context/detail/id/288522/">http://www.ozon.ru/context/detail/id/288522/</a>
321.	Лоренц Эдвард (Edward Norton Lorenz)	5	<a href="http://www.xaoc.ru/">http://www.xaoc.ru/</a>
322.	Лори Анри (Henri Laurie)	5	<a href="http://www.mth.uct.ac.za/Hotseat/Handbook/courses.html">http://www.mth.uct.ac.za/Hotseat/Handbook/courses.html</a>
323.	Лотон Джон (John Hartley Lawton)	7	<a href="http://www.interacademies.net/4017/generalassembly2010/9174/9723/9989.aspx">http://www.interacademies.net/4017/generalassembly2010/9174/9723/9989.aspx</a> , <a href="http://www.rcep.org.uk/about/Members.htm">http://www.rcep.org.uk/about/Members.htm</a>
324.	Лотка Альфред (Alfred James Lotka)	1, 3, 5, 7, 10, Зак	[Kingsland, 1995, p. 27; Бубенщикова и др., 2010, с. 14], <a href="http://elt-preview.host1.elementy.ru/lib/430806?content=20615">http://elt-preview.host1.elementy.ru/lib/430806?content=20615</a> <a href="http://www.demoscope.ru/weekly/2010/0411/nauka01.php">http://www.demoscope.ru/weekly/2010/0411/nauka01.php</a>
325.	Лошмидт Иоганн Йозеф (Johann Josef Loschmidt)	10	<a href="http://www.physchem.chimfak.rsu.ru/Source/History/Persones/Loschmidt.html">http://www.physchem.chimfak.rsu.ru/Source/History/Persones/Loschmidt.html</a>
326.	Лукомский Яков Ильич	2	[Лебедева, Лурье, 1963, с. 314]
327.	Лысенко Трофим Денисович	1, 11	<a href="http://www.rodim.ru/conference/lofi/version/index.php/t70725-50.html">http://www.rodim.ru/conference/lofi/version/index.php/t70725-50.html</a> , <a href="http://histpol.pl.ua/pages/content.php?page=2321">http://histpol.pl.ua/pages/content.php?page=2321</a>

1	2	3	4
328.	Любищев Александр Александрович	1, 2, 6, 11	<a href="http://www.rytc.ru/rutc_analytics_qualific-facility_2010-07-30_lyubischev.htm">http://www.rytc.ru/rutc_analytics_qualific-facility_2010-07-30_lyubischev.htm</a> , <a href="http://elementy.ru/events/427573">http://elementy.ru/events/427573</a> , Любищев Александр Александрович ( <a href="http://www.psychologos.ru">www.psychologos.ru</a> ), [Усольцев, 2010, с. 142]
329.	Ляпунов Александр Михайлович	5	Ляпунов Александр Михайлович – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki">http://ru.wikipedia.org/wiki</a> )
330.	Ляпунов Алексей Андреевич	1, 7	<a href="http://mmc1.nsu.ru/museumlyapunov/">http://mmc1.nsu.ru/museumlyapunov/</a> , <a href="http://mmc1.nsu.ru/lemma/default.aspx?db=museum_lyap_test&amp;int=VIEW&amp;el=3909&amp;templ=FOND_VIEW">http://mmc1.nsu.ru/lemma/default.aspx?db=museum_lyap_test&amp;int=VIEW&amp;el=3909&amp;templ=FOND_VIEW</a>
331.	Мазалов Владимир Викторович	5	Фото автора
332.	Майкельсон Альберт (Albert Abraham Michelson)	10	<a href="http://www.membrana.ru/articles/readers/2004/04/02/184000.html">http://www.membrana.ru/articles/readers/2004/04/02/184000.html</a>
333.	Майр Эрнст (Ernst Walter Mayr)	1	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 103], <a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2009&amp;ho=7">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2009&amp;ho=7</a> , <a href="http://elproyectomatriz.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/">http://elproyectomatriz.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/</a>
334.	Макаренко Николай Григорьевич	5	<a href="http://spkurdymov.narod.ru/Mat100.htm">http://spkurdymov.narod.ru/Mat100.htm</a>
335.	Мак-Артур Роберт (Robert Helmer MacArthur)	2, 5, 7, 8, 11	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 104; Kingsland, 1995, p. 184], <a href="http://elementy.ru/biography/12">http://elementy.ru/biography/12</a> , <a href="http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/MacArthur.html">http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/MacArthur.html</a>
336.	Макарьева Анастасия Михайловна	10	<a href="http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php">http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php</a> , <a href="http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php">http://www.bioticregulation.ru/contacts_r.php</a> , <a href="http://www.lorealfellowships-russia.org/old/img-2007/2008/Makarieva.htm">http://www.lorealfellowships-russia.org/old/img-2007/2008/Makarieva.htm</a>
337.	Макгилл Брайан (Brian J. McGill)	7	<a href="http://www.cef.ulaval.ca/index.php?n=Membres.BrianJMcGill">http://www.cef.ulaval.ca/index.php?n=Membres.BrianJMcGill</a>
338.	Макинтош Роберт (Robert Patrick McIntosh)	Вв, 1, 8, Зак	[Final Programm..., 1998, p. 8]
339.	Максвелл Джеймс Клерк [Кларк] (James Clerk Maxwell)	7, 10	<a href="http://www.samfact.com/fiziki">http://www.samfact.com/fiziki</a> , <a href="http://student.km.ru/ref_show_frame.asp?id=E57C6E26425547CD83C4755C62E54FA4">http://student.km.ru/ref_show_frame.asp?id=E57C6E26425547CD83C4755C62E54FA4</a>
340.	Максимов Виктор Николаевич	2, 4, 10	Фото автора

1	2	3	4
341.	Малер Густав (Gustav Mahler)	10	<a href="http://www.kuzbassfm.ru/radio/916/">http://www.kuzbassfm.ru/radio/916/</a>
342.	Малинецкий Георгий Геннадьевич	5	<a href="http://pvecherovsky.livejournal.com/41113.html">http://pvecherovsky.livejournal.com/41113.html</a>
343.	Малиновский Александр Александрович	7	<a href="http://www.rgmu.ru/old/Malinovskij.htm">http://www.rgmu.ru/old/Malinovskij.htm</a>
344.	Малкина-Пых Ирина Германовна	2	Фото из архива И.Г. Малкиной-Пых, <a href="http://www.koob.ru/malkina/">http://www.koob.ru/malkina/</a> , <a href="http://www.litres.ru/pages/biblio_authors/?subject=63237">http://www.litres.ru/pages/biblio_authors/?subject=63237</a>
345.	Малышев Леонид Иванович	10	[Малышев, 2007], <a href="http://www-sbras.nsc.ru/HBC/article.phtml?nid=366&amp;id=14">http://www-sbras.nsc.ru/HBC/article.phtml?nid=366&amp;id=14</a>
346.	Мальтус Томас (Thomas Robert Malthus)	5, 7	[Steiguer, 1997, p. 5], <a href="http://sjogodni.org.ua/publ/6-2-3">http://sjogodni.org.ua/publ/6-2-3</a>
347.	Мамзин Алексей Сергеевич	7	<a href="http://www.pushkin-town.net/.vestnik/83.html">http://www.pushkin-town.net/.vestnik/83.html</a> , <a href="http://philosophy.pu.ru/userfiles/Mamzin_stat.pdf">http://philosophy.pu.ru/userfiles/Mamzin_stat.pdf</a>
348.	Мамихин Сергей Витальевич	3	<a href="http://soil.msu.ru/index.php?option=com_content&amp;task=view&amp;id=1087&amp;Itemid=322">http://soil.msu.ru/index.php?option=com_content&amp;task=view&amp;id=1087&amp;Itemid=322</a>
349.	Мандельброт Бенуа (Benoit B. Mandelbrot)	5, 10	<a href="http://www.zaitseva-irina.ru/html/fl095964265.html">http://www.zaitseva-irina.ru/html/fl095964265.html</a> , <a href="http://www.conf.mirea.ru/forum.peoples.ru/science/mathematics/benoit_mandelbrot/">http://www.conf.mirea.ru/forum.peoples.ru/science/mathematics/benoit_mandelbrot/</a>
350.	Мантейфель Борис Петрович	10	<a href="http://www.vniro.ru/about/history/person/manteifel">http://www.vniro.ru/about/history/person/manteifel</a>
351.	Маргалев Рамон (Margalef [i López] Ramón)	2, 3, 5, 8, 10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 105], <a href="http://www.limnetica.com/Limnetica/limne25a/L25a000-Ramon_Margalef.pdf">http://www.limnetica.com/Limnetica/limne25a/L25a000-Ramon_Margalef.pdf</a> , <a href="http://www.icm.csic.es/bio/personal/fpeters/margalef/index.htm">http://www.icm.csic.es/bio/personal/fpeters/margalef/index.htm</a>
352.	Марков Андрей Андреевич	11	<a href="http://www.help-rus-student.ru/pictures_fail/46/081_1.htm">http://www.help-rus-student.ru/pictures_fail/46/081_1.htm</a>
353.	Маркс Карл (Karl Heinrich Marx)	1, 10	<a href="http://www.portalus.ru/modules/economics/print.php?subaction=showfull&amp;id=1102520876&amp;archive=1120044309&amp;start_from=&amp;ucat=1&amp;">http://www.portalus.ru/modules/economics/print.php?subaction=showfull&amp;id=1102520876&amp;archive=1120044309&amp;start_from=&amp;ucat=1&amp;</a>
354.	Маргынова Муза Владимировна	8	<a href="http://www.iwp.ru/gruvav/mart.html">http://www.iwp.ru/gruvav/mart.html</a>
355.	Маршак Самуил Яковлевич	5	Маршак Самуил Яковлевич – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> )
356.	Мах Эрнст (Ernst Mach)	Зак	<a href="http://engine.aviaport.ru/issues/59/page50.html">http://engine.aviaport.ru/issues/59/page50.html</a>
357.	Медоуз Денис (Dennis L. Meadows)	3	[Steiguer, 1997, p. 129], <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Portal:Systems_science/Systems_scientist">http://en.wikipedia.org/wiki/Portal:Systems_science/Systems_scientist</a>
358.	Медоуз Донелла (Dunellen H. Meadows)	3	[Steiguer, 1997, p. 129], <a href="http://www.earthlight.org/library.html">http://www.earthlight.org/library.html</a>

1	2	3	4
359.	Межжерин Виталий Алексеевич	7	<a href="http://www.day.kiev.ua/79964">http://www.day.kiev.ua/79964</a> , <a href="http://www.zn.ua/img/st_img/2001/332/foto-full-30141-1600.jpg">http://www.zn.ua/img/st_img/2001/332/foto-full-30141-1600.jpg</a>
360.	Менделеев Дмитрий Иванович	9, 10	[Усольцев, 2010, с. 122], <a href="http://www.peoples.ru/science/chemistry/mendelev/photo0_1.html">http://www.peoples.ru/science/chemistry/mendelev/photo0_1.html</a>
361.	Ментен Мау (Maud Leonora Menten)	1, 5	<a href="http://www.chemheritage.org/discover/chemistry-in-history/themes/biomolecules/proteins-and-sugars/michaelis-and-menten.aspx">http://www.chemheritage.org/discover/chemistry-in-history/themes/biomolecules/proteins-and-sugars/michaelis-and-menten.aspx</a>
362.	Менхайник Эд (Edward Menhinick)	2	[Menhinick, 1991]
363.	Меншуткин Владимир Васильевич	3	Фото из архива В.В. Меншуткина, [Меншуткин, 2010]
364.	Месарович Михайло (Mihajlo D. Mersarovič)	3	<a href="http://web.archive.org/web/19960101-re_/http://www.eecs.case.edu/people/mdm5">http://web.archive.org/web/19960101-re_/http://www.eecs.case.edu/people/mdm5</a>
365.	Мизес Рихард (Richard Edler von Mises)	7	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2008&amp;ho=7">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2008&amp;ho=7</a>
366.	Мили Джордж (George H. Mealy)	4	<a href="http://www.mtholyoke.edu/courses/dstrahma/cs333/lectures/dscmu12.pdf">http://www.mtholyoke.edu/courses/dstrahma/cs333/lectures/dscmu12.pdf</a>
367.	Милликэн Роберт (Robert Andrews Millikan)	10	<a href="http://www.fmclass.ru/phys.php?id=48412973889d0">http://www.fmclass.ru/phys.php?id=48412973889d0</a>
368.	Минковский Герман (Hermann Minkowski)	11	<a href="http://homepage.univie.ac.at/franz.embacher/Rel/RaumZeitRaumzeit/">http://homepage.univie.ac.at/franz.embacher/Rel/RaumZeitRaumzeit/</a>
369.	Мирзоян Эдуард Николаевич	7	Армянская энциклопедия фонда «Хайазг» – Мирзоян ( <a href="http://ru.hayazg.info">http://ru.hayazg.info</a> )
370.	Миркин Борис Михайлович	1, 2, 7, 8, 9, Зак	Фото автора, [Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 113], <a href="http://ib.anrb.ru/geobot/staff.htm">http://ib.anrb.ru/geobot/staff.htm</a>
371.	Миронова Светлана Ивановна	2	Фото автора
372.	Митчерлих Эйльхард (Eilhard Alfred Mitscherlich)	2, 7	[Modellierung pflanzlicher..., 2006], <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=29148">http://www.persons-info.com/index.php?pid=29148</a>
373.	Михалков Сергей Владимирович	7	<a href="http://www.deti.spb.ru/writers_rus/?a_id=123">http://www.deti.spb.ru/writers_rus/?a_id=123</a>
374.	Михаэлис Леонор (Leonor Michaelis)	1, 5	<a href="http://www.chemheritage.org/discover/chemistry-in-history/themes/biomolecules/proteins-and-sugars/michaelis-and-menten.aspx">http://www.chemheritage.org/discover/chemistry-in-history/themes/biomolecules/proteins-and-sugars/michaelis-and-menten.aspx</a>
375.	Моисеев Никита Николаевич	3	[Усольцев, 2010, с. 45], <a href="http://www.ecolife.ru/moiseev/necrolog2.shtml">http://www.ecolife.ru/moiseev/necrolog2.shtml</a>

1	2	3	4
376.	Молчанов Альберт Макаръевич	7	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009; презентация «ФМШ [1965-1966]»), <a href="http://ia-pusch.mosoblonline.ru/news/432.html">http://ia-pusch.mosoblonline.ru/news/432.html</a>
377.	Моно Жак (Jacques Lucien Monod)	3, 5	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=27708">http://www.persons-info.com/index.php?pid=27708</a> , <a href="http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_colier/3966/%D0%D0%9E%D0%9D%D0%9E">http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_colier/3966/%D0%D0%9E%D0%9D%D0%9E</a>
378.	Моровиц Гарольд (Harold J. Morowitz)	7	<a href="http://www.ctns.org/ssq/biology_bios.html">http://www.ctns.org/ssq/biology_bios.html</a>
379.	Морозов Владимир Геннадьевич	4	Фото автора
380.	Мостеллер Чарльз (Charles Frederick Mosteller)	9	<a href="http://www.koob.ru/mosteller_f/">http://www.koob.ru/mosteller_f/</a>
381.	Мур Эдвард (Edward Forrest Moore)	4	<a href="http://www.mtholyoke.edu/courses/dstrahma/cs333/lectures/dscmul2.pdf">http://www.mtholyoke.edu/courses/dstrahma/cs333/lectures/dscmul2.pdf</a>
382.	Мэй Роберт (Robert McCredie, Lord May of Oxford)	3, 5, 10	[May, 1986], <a href="http://erc.europa.eu/index.cfm?fuseaction=page.display&amp;topicID=84">http://erc.europa.eu/index.cfm?fuseaction=page.display&amp;topicID=84</a> , <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Lord_May">http://en.wikipedia.org/wiki/Lord_May</a>
383.	Мэйнард Смит Джон (John Maynard Smith)	3	<a href="http://www.sussex.ac.uk/press_office/bulletin/22jun01/">http://www.sussex.ac.uk/press_office/bulletin/22jun01/</a> , <a href="http://www.humanism.org.uk/humanism/humanist-tradition/20century/john-maynard-smith">http://www.humanism.org.uk/humanism/humanist-tradition/20century/john-maynard-smith</a>
384.	Мэнгел Марк (Marc Mangel)	9	<a href="http://qse3.centers.ufl.edu/participants.php">http://qse3.centers.ufl.edu/participants.php</a>
385.	Мюррей Джеймс (James Murray)	5	<a href="http://www.amath.washington.edu/people/James.Murray/">http://www.amath.washington.edu/people/James.Murray/</a>
386.	Налимов Василий Васильевич	1, 2, 4, 6, 8, 9, 10, Зак	<a href="http://ariom.ru/forum/p104430.html">http://ariom.ru/forum/p104430.html</a> , [80 лет кафедре гидробиологии.,, 2004, с. 137]
387.	Наумов Николай Павлович	1	Фото из архива Д.П. Мозгового (СамГУ), <a href="http://tvsh2004.narod.ru/hystory4.html">http://tvsh2004.narod.ru/hystory4.html</a>
388.	Наумова Лениза Гумеровна	1, 7, 8	Фото автора
389.	Недорезов Лев Владимирович	5	Фото из архива Л.В. Недорезова
390.	Нейман фон Джон (John von Neumann)	3, 4	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
391.	Нётер Эмми (Amalie Emmy Noether)	10	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=31190">http://www.persons-info.com/index.php?pid=31190</a> , <a href="http://www.gzt.ru/topnews/science/-pravotu-fizikov-podtverdili-pronzivshie-zemlyu-/308473.html/images/24636/?from=dopfromsingle">http://www.gzt.ru/topnews/science/-pravotu-fizikov-podtverdili-pronzivshie-zemlyu-/308473.html/images/24636/?from=dopfromsingle</a>
392.	Николсон Александр (Alexander John Nicholson)	3	[Kingsland, 1995, p. 118], <a href="http://www.asap.unimelb.edu.au/bsparcs/aasmemoirs/nicholso.htm">http://www.asap.unimelb.edu.au/bsparcs/aasmemoirs/nicholso.htm</a>

1	2	3	4
393.	Никольский Георгий Васильевич	1	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 118], <a href="http://elementy.ru/events/429532">http://elementy.ru/events/429532</a> , <a href="http://www.wsbs-msu.ru/doc/view.php?ID=64">http://www.wsbs-msu.ru/doc/view.php?ID=64</a>
394.	Ниценко Андрей Александрович	9	[Развитие геоботаники., 2011, с. 16]
395.	Новалис (Georg Friedrich Philipp Freiherr von Hardenberg)	7	<a href="http://www.log-in.ru/books/author/1372/">http://www.log-in.ru/books/author/1372/</a>
396.	Ной-Меир Эммануил (Immanuel Noy-Meir)	1, 5	<a href="http://departments.agri.huji.ac.il/plantscience/staff-eng/noymeir.html">http://departments.agri.huji.ac.il/plantscience/staff-eng/noymeir.html</a>
397.	Норин Борис Николаевич	8, 9	[Катенин, 2001, с. 152]
398.	Норрис Кеннет (Kenneth S. Norris)	10	<a href="http://www1.ucsc.edu/oncampus/currents/98-99/08-24/norris.htm">http://www1.ucsc.edu/oncampus/currents/98-99/08-24/norris.htm</a>
399.	Носкова Ольга Леонидовна)	Вв	Фото С.В. Саксонова
400.	Ньютон Исаак (Isaac Newton)	1, 5, 7, 9, 10	<a href="http://www.hrono.ru/proekty/metafizik/ilin2tayna.html">http://www.hrono.ru/proekty/metafizik/ilin2tayna.html</a> , <a href="http://tesla2.ru/isaak-nuton.html">http://tesla2.ru/isaak-nuton.html</a> , <a href="http://www.evangelie.ru/forum/t20311.html">http://www.evangelie.ru/forum/t20311.html</a> , <a href="http://www.compuart.ru/Archive/CA/2007/9/10/">http://www.compuart.ru/Archive/CA/2007/9/10/</a>
401.	Одум Говард (Howard Thomas Odum)	1, 10	Фото автора, <a href="http://www.biospherics.org/history.html">http://www.biospherics.org/history.html</a>
402.	Одум Юджин (Eugene Pleasants Odum)	1, 2, 5, 7-10	Фото автора, <a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/ODUM1913.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/ODUM1913.htm</a> , <a href="http://www.ecology.uga.edu/generalInformation.php?Our_Vision-4/">http://www.ecology.uga.edu/generalInformation.php?Our_Vision-4/</a> , <a href="http://www.biospherics.org/history.html">http://www.biospherics.org/history.html</a> , <a href="http://www.georgiaencyclopedia.org/nge/Article.jsp?id=h-720">http://www.georgiaencyclopedia.org/nge/Article.jsp?id=h-720</a> , <a href="http://www.esa.org/history/obits/Odum_EP.pdf">http://www.esa.org/history/obits/Odum_EP.pdf</a>
403.	Озернюк Николай Дмитриевич	2	<a href="http://idbras.comcor.ru/MENAGE/Org-r.html">http://idbras.comcor.ru/MENAGE/Org-r.html</a>
404.	Оккам Уильям (William Ockham)	1, 8, 10	<a href="http://www.liveinternet.ru/users/epindorsal/post63504957/">http://www.liveinternet.ru/users/epindorsal/post63504957/</a> , <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/File:William_of_Ockham.png">http://en.wikipedia.org/wiki/File:William_of_Ockham.png</a>
405.	Окубо Акира (Akira Okubo)	5	<a href="http://www.somas.stonybrook.edu/make/tof.html">http://www.somas.stonybrook.edu/make/tof.html</a>
406.	Олли Уард (Warder Clyde Allee)	5, 10	Фото из архива П.П. Стрелкова (СПб. ун-т)

1	2	3	4
407.	Онсагер Ларс (Lars Onsager)	10	<a href="http://www.chem.msu.su/rus/elibrary/nobel/1968-Onsager.html">http://www.chem.msu.su/rus/elibrary/nobel/1968-Onsager.html</a>
408.	Орлов Александр Иванович	2, 9	Викиучебник: Авторы – Викиучебник ( <a href="http://ru.wikibooks.org/wiki/">http://ru.wikibooks.org/wiki/</a> )
409.	Орнштейн Леонард (Leonard Salomon Ornstein)	10	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Leonard_Ornstein">http://en.wikipedia.org/wiki/Leonard_Ornstein</a>
410.	Оруэлл Джордж (George Orwell, наст. имя – Эрик Блэр [Eric Blair])	Зак	<a href="http://www.kinopoisk.ru/level/4/people/80170/">http://www.kinopoisk.ru/level/4/people/80170/</a>
411.	Остапеня Александр Павлович	3	<a href="http://nasb.gov.by/rus/members/correspondents/ostapenya.php">http://nasb.gov.by/rus/members/correspondents/ostapenya.php</a>
412.	Остроумов Сергей Андреевич	9	Фото автора
413.	Ошо (Бхагаван Шри Раджниш; Bhagwan Shree Rajneesh, с 1989 г. – Osho)	10	<a href="http://dokumentalka.ru/2007/11/27/osho_bkhagavan_shri_radzhnisch_naslazhdajjtes_chtoby_ostavit.html">http://dokumentalka.ru/2007/11/27/osho_bkhagavan_shri_radzhnisch_naslazhdajjtes_chtoby_ostavit.html</a> , <a href="http://zorba-budda.ru/zen/osho/">http://zorba-budda.ru/zen/osho/</a>
414.	Павийяр Жак (Jacques Pavillard)	9	[Трасс, 1976]
415.	Павлов Дмитрий Сергеевич	2	Фото автора
416.	Павлов Иван Петрович	10	<a href="http://www.uran.ru/phc/phc_2004_t.htm">http://www.uran.ru/phc/phc_2004_t.htm</a> , <a href="http://www.proshkolu.ru/user/abc0804/file/362123/">http://www.proshkolu.ru/user/abc0804/file/362123/</a>
417.	Пайерлс Рудольф (Rudolf Ernst Peierls)	7	<a href="http://www.bing.com/reference/semhtml/Rudolf_Peierls">http://www.bing.com/reference/semhtml/Rudolf_Peierls</a>
418.	Палмгрен Алвар (Alvar Palmgren)	5	<a href="http://geobotany.krc.karelia.ru/section.php?plang=r&amp;id=650">http://geobotany.krc.karelia.ru/section.php?plang=r&amp;id=650</a> (11. Структура сообществ-3), <a href="http://www.esa.org/history/peopleid.php">http://www.esa.org/history/peopleid.php</a> <a href="http://www.123people.ca/s/richard+palmer">http://www.123people.ca/s/richard+palmer</a>
419.	Палмер Аллисон (Allison Richard Palmer)	2	<a href="http://www.123people.ca/s/richard+palmer">http://www.123people.ca/s/richard+palmer</a>
420.	Пантелеев Игорь Владимирович	Вв	Фото С.В. Саксонова
421.	Пареле Эгла А. (Elga Parele)	4, 6	<a href="http://www.lubi.edu.lv/index2.php?lang=2&amp;sid=19&amp;subact=showone&amp;aid=33&amp;pid=882">http://www.lubi.edu.lv/index2.php?lang=2&amp;sid=19&amp;subact=showone&amp;aid=33&amp;pid=882</a>
422.	Парзен Эмануэль (Emanuel Parzen)	2	<a href="http://www.stat.tamu.edu/~eparzen/">http://www.stat.tamu.edu/~eparzen/</a> , <a href="http://www.science.tamu.edu/articles/604">http://www.science.tamu.edu/articles/604</a>
423.	Парр Альберт (Albert Eide Parr)	10	<a href="http://www.peabody.yale.edu/archives/ypmbios/parr.html">http://www.peabody.yale.edu/archives/ypmbios/parr.html</a>
424.	Паск Гордон (Andrew Gordon Speedie Pask)	4	<a href="http://turnbull.mcs.st-and.ac.uk/~history/Biographies/Pask.html">http://turnbull.mcs.st-and.ac.uk/~history/Biographies/Pask.html</a>
425.	Пастернак Борис Леонидович	1	<a href="http://literator.ucoz.ru/photo/49-0-691-3">http://literator.ucoz.ru/photo/49-0-691-3</a>



1	2	3	4
426.	Паттон Дэвид (David R. Patton)	5	<a href="http://www.iforest.com/patton.htm">http://www.iforest.com/patton.htm</a>
427.	Пачепский Яков Аронович (Яков А. Pachepsky)	5	<a href="http://soil.msu.ru/index.php?option=com_content&amp;task=view&amp;id=400&amp;Itemid=192">http://soil.msu.ru/index.php?option=com_content&amp;task=view&amp;id=400&amp;Itemid=192,</a> <a href="http://www.123people.com/s/yakov+pachepsky">http://www.123people.com/s/yakov+pachepsky,</a> <a href="http://www.ars.usda.gov/is/AR/archive/apr98/frac0498.pdf">http://www.ars.usda.gov/is/AR/archive/apr98/frac0498.pdf</a>
428.	Паш Мориц (Moritz Pasch)	7	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=9&amp;nap=&amp;month=8&amp;year=2010&amp;namenev=">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=9&amp;nap=&amp;month=8&amp;year=2010&amp;namenev=</a>
429.	Пеано Джузеппе (Giuseppe Peano)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly,</a> <a href="http://www.univer.omsk.su/omsk/Edu/Math/uchitalii.htm">http://www.univer.omsk.su/omsk/Edu/Math/uchitalii.htm,</a> <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=31970">http://www.persons-info.com/index.php?pid=31970,</a> <a href="http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4">http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4</a>
430.	Пейкала Стив (Steve Pacala)	3	<a href="http://www.cs.princeton.edu/~dpd/DeanOfFaculty/Dates.html">http://www.cs.princeton.edu/~dpd/DeanOfFaculty/Dates.html</a>
431.	Пейперт [Паперт] Сеймур (Seymour Papert)	3	<a href="http://chernykh.net/content/view/227/240/">http://chernykh.net/content/view/227/240/,</a> <a href="http://blogs.guardian.co.uk/technology/category/education/">http://blogs.guardian.co.uk/technology/category/education/,</a> <a href="http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4">http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4</a>
432.	Пейс Майкл (Michael L. Pace)	3	<a href="http://www.ecostudies.org/people_sci_pace.html">http://www.ecostudies.org/people_sci_pace.html</a>
433.	Пери Эдит (Edith Perrier)	5	<a href="http://www.ird.fr/ur079/perso/perrier/">http://www.ird.fr/ur079/perso/perrier/</a>
434.	Пёрл Раймонд (Raymond Pearl)	5, Зак	[Kingsland, 1995, p. 57], <a href="http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/Pearl.html">http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/Pearl.html</a>
435.	Перрен Жан Батист (Jean Baptiste Perrin)	10	<a href="http://www.rodim.ru/conference/lofi/version/index.php/t70725-50.html">http://www.rodim.ru/conference/lofi/version/index.php/t70725-50.html</a>
436.	Перрон Оскар (Oskar Perron)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
437.	Песенко Юрий Андреевич	2	<a href="http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=188011&amp;pid=574582&amp;mode=threaded&amp;show=&amp;st=">http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=188011&amp;pid=574582&amp;mode=threaded&amp;show=&amp;st=</a>
438.	Пестель Эдуард (Eduard Pestel)	3	<a href="http://www.pestel-institut.de/">http://www.pestel-institut.de/</a>
439.	Петерс Роберт (Robert Henry Peters)	Вв	<a href="http://www.iii.to.cnr.it/publicaz/mem55/mem55_01.pdf">http://www.iii.to.cnr.it/publicaz/mem55/mem55_01.pdf</a>
440.	Пётр Великий (Пётр I, Пётр Алексеевич Романов)	10	<a href="http://russia-history.ucoz.ru/publ/17">http://russia-history.ucoz.ru/publ/17</a>
441.	Петров Кирилл Сергеевич	3	<a href="http://www.spbu.ru/faces/professors/geograf/petrov/">http://www.spbu.ru/faces/professors/geograf/petrov/,</a> <a href="http://geo.1september.ru/articlef.php?ID=200701307">http://geo.1september.ru/articlef.php?ID=200701307</a>

1	2	3	4
442.	Печуркин Николай Савельевич	5	<a href="http://www.newslab.ru/blog/283474">http://www.newslab.ru/blog/283474</a>
443.	Пикар Жан (Jean-Felix Picard)	9	<a href="http://meteo.by/calendar/2010-7-21/">http://meteo.by/calendar/2010-7-21/</a>
444.	Пилу [Пайлоу] Эвелин (Evelyn Chrystalla Pielou)	2, 5	<a href="http://angel.library.ubc.ca/cdm4/item_viewer.php?CISOROOT=/ubcnew&amp;CISOPTR=28521&amp;CISOBOX=1&amp;REC=14">http://angel.library.ubc.ca/cdm4/item_viewer.php?CISOROOT=/ubcnew&amp;CISOPTR=28521&amp;CISOBOX=1&amp;REC=14</a>
445.	Пирсон Карл (Karl Pearson)	2, 9	<a href="http://elproyectomatrix.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/">http://elproyectomatrix.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/</a> , <a href="http://photo.psychotype.ru/person/543/">http://photo.psychotype.ru/person/543/</a>
446.	Пифагор Регийский (Pythagoras of Rhegion)	10	Пифагор Регийский – RuData.ru – Windows Internet Explorer ( <a href="http://www.rudata.ru/wiki/">http://www.rudata.ru/wiki/</a> )
447.	Пифагор Самосский	2	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
448.	Планк Макс (Max Karl Ernst Ludwig Planck)	9, 10	<a href="http://ufoeysk.ucoz.ru/news/2009-05-14-81">http://ufoeysk.ucoz.ru/news/2009-05-14-81</a> , <a href="http://www.biografuru.ru/about/plank/?q=3915">http://www.biografuru.ru/about/plank/?q=3915</a>
449.	Платон	3, 7	Платон – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ), <a href="http://medem.kiev.ua/page.php?pid=1191">http://medem.kiev.ua/page.php?pid=1191</a>
450.	Плохинский Николай Александрович	2	<a href="http://www.academgorodok.ru/applications/who/who.php?set=science&amp;cat=53">http://www.academgorodok.ru/applications/who/who.php?set=science&amp;cat=53</a>
451.	Подолинский Сергей Андреевич	10	[Усольцев, 2010, с. 38], <a href="http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4">http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4</a>
452.	Полетаев Игорь Андреевич	3, 5	<a href="http://math.nsc.ru/Archive/disk/page23.html">http://math.nsc.ru/Archive/disk/page23.html</a> , <a href="http://math.nsc.ru/conference/inprim96/polet.htm">http://math.nsc.ru/conference/inprim96/polet.htm</a>
453.	Полищук Леонард Владимирович	10	<a href="http://www.sevin.ru/fundecology/authors/polishchuk.html">http://www.sevin.ru/fundecology/authors/polishchuk.html</a>
454.	Полищук Юрий Михайлович	3	Фото из архива Ю.М. Полищука, <a href="http://www.ugrasu.ru/news/?y=2008&amp;m=4">http://www.ugrasu.ru/news/?y=2008&amp;m=4</a> , <a href="http://www.ipc.tsc.ru/struct/niic.htm">http://www.ipc.tsc.ru/struct/niic.htm</a>
455.	Полуэктов Ратмир Александрович	3	Фото из архива Р.А. Полуэктова
456.	Поппер Карл (Karl Raimund Popper)	1, 7, 11	<a href="http://www.eleven.co.il/article/13283">http://www.eleven.co.il/article/13283</a> , <a href="http://kzsocium.kz/?m=201003">http://kzsocium.kz/?m=201003</a>
457.	Постон Тим (Timothy [Tim] Poston)	10	<a href="http://www.123people.com/s/tim+poston">http://www.123people.com/s/tim+poston</a> , <a href="http://www.linkedin.com/in/timposton">http://www.linkedin.com/in/timposton</a>
458.	Престон Фрэнк (Frank W. Preston)	10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 129], <a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/PRES1896.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/PRES1896.htm</a> , <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Frank_W._Preston">http://en.wikipedia.org/wiki/Frank_W._Preston</a>

1	2	3	4
459.	Пригожин Илья [Романович] (Илья R. Prigogine)	1, 5, 10	[Бубенщикова и др., 2010, с. 22], <a href="http://nonlin.ru/node/23">http://nonlin.ru/node/23</a> , <a href="http://www.flip.kz/catalog?prod=10210">http://www.flip.kz/catalog?prod=10210</a>
460.	Пуанкаре Анри (Jules-Henri Poincaré)	5, 7, Зак	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a> , <a href="http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42&amp;pid=4">http://www.i-u.ru/biblio/persons.aspx?gid=42 &amp;pid=4</a>
461.	Пуассон Симеон-Дени (Siméon-Denis Poisson)	2, 5, 9	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
462.	Пузаченко Юрий Георгиевич	5	Фото Э.В. Абросимовой (ИЭВБ РАН)
463.	Пых Юрий Александрович	Вв, 2, 5, 7, 10	Фото автора и из архива Ю.А. Пыха.
464.	Работнов Тихон Александрович	1, 5, 8	Фото из архива Т.А. Работнова
465.	Разумовский Олег Сергеевич	3	<a href="http://www.chronos.msu.ru/biographies/razumovsky.htm">http://www.chronos.msu.ru/biographies/ razumovsky.htm</a>
466.	Раменский Леонтий Григорьевич	2, 8-11	[Трассе, 1976; Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 132], <a href="http://www.botsad.ru/p_papers21.htm">http://www.botsad.ru/p_papers21.htm</a>
467.	Растринин Леонард Андреевич	8	<a href="http://geneticargonaut.blogspot.com/2007/12/leonard-rastrigin.html">http://geneticargonaut.blogspot.com/2007/12/ leonard-rastrigin.html</a>
468.	Ратнер Вадим Александрович	7	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009; презентация «ФМШ [1965-1966]»)
469.	Рашевски Николас (Nicolas Rashevsky)	5, 7, 9 10	<a href="http://www.absoluteastronomy.com/topics/Nicolas_Rashevsky">http://www.absoluteastronomy.com/topics/Nicolas_ Rashevsky</a> , <a href="http://eecs.oregonstate.edu/research/members/cull/PUBLISHED-BIO2651.pdf">http://eecs.oregonstate.edu/research/members/ cull/PUBLISHED-BIO2651.pdf</a>
470.	Реди Франческо (Francesco Redi)	10	<a href="http://elt-preview.host1.elementy.ru/trefil/21206">http://elt-preview.host1.elementy.ru/trefil/21206</a>
471.	Резник Митчелл (Mitchel Resnick)	3	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Mitchel_resnick">http://en.wikipedia.org/wiki/Mitchel_resnick</a> , <a href="http://www.edutopia.org/kindergarten-creativity-collaboration-lifelong-learning">http://www.edutopia.org/kindergarten-creativity- collaboration-lifelong-learning</a>
472.	Реймерс Николай Федорович	2, 7, 11	Фото из архива А.В. Каверина (МордовГУ), <a href="http://oopt.info/history/59.html">http://oopt.info/history/59.html</a>
473.	Ремер Оле (Ole Christensen Rømer)	9	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Ole_Romer">http://en.wikipedia.org/wiki/Ole_Romer</a>
474.	Рентген [Рёнтген] Вильгельм Конрад (Wilhelm Conrad Roentgen)	10	<a href="http://www.tonnel.ru/?l=gzl&amp;uid=380">http://www.tonnel.ru/?l=gzl&amp;uid=380</a>
475.	Реншоу Эрик (Eric Renshaw)	Зак	<a href="http://www.123people.co.uk/s/eric+renshaw">http://www.123people.co.uk/s/eric+renshaw</a>

1	2	3	4
476.	Реньи Альфред (Alfred Rényi)	2, 5, 3ак	<a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/Quotations/2/330.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/Quotations/2/330.html</a> , <a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=2">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=2</a> , <a href="http://www.sulinet.hu/termeszetvilaga/archiv/2001/0105/27.html">http://www.sulinet.hu/termeszetvilaga/archiv/2001/0105/27.html</a>
477.	Реомюр Рене (René Antoine de Réaumur)	9	<a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/REAU1683.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/REAU1683.htm</a> , <a href="http://sjogodni.org.ua/publ/6-2-3">http://sjogodni.org.ua/publ/6-2-3</a>
478.	Реттисева Анна Николаевна	5	<a href="http://mathem.krc.karelia.ru/structure.php?plang=r&amp;id=P7#trends">http://mathem.krc.karelia.ru/structure.php?plang=r&amp;id=P7#trends</a>
479.	Рид Ловелл (Lowell J. Reed)	5	<a href="http://www.time.com/time/magazine/article/0,9171,822910,00.html">http://www.time.com/time/magazine/article/0,9171,822910,00.html</a>
480.	Ризниченко Галина Юрьевна	1, 3, 7	<a href="http://nonlin.ru/node/103">http://nonlin.ru/node/103</a>
481.	Рикер Уильям (William E. Ricker)	5, 10	[Beamish et al, 2003, p. III], <a href="http://pubs.nrc-cnrc.gc.ca/rp/rppdf/f03-900.pdf">http://pubs.nrc-cnrc.gc.ca/rp/rppdf/f03-900.pdf</a>
482.	Риклефс Роберт (Robert E. Ricklefs)	1	<a href="http://www.nrm.se/en/menu/researchandcollections/research/symposiumdarwinsevolution/roberte_ricklefs.9201.html">http://www.nrm.se/en/menu/researchandcollections/research/symposiumdarwinsevolution/roberte_ricklefs.9201.html</a>
483.	Риман Бернхард (Bernhard Georg Friedrich Riemann)	7	<a href="http://mathblogger.free.fr/index.php?d=20&amp;m=07&amp;y=00">http://mathblogger.free.fr/index.php?d=20&amp;m=07&amp;y=00</a>
484.	Робок Алан (Alan Robock)	3	<a href="http://earthblips.dailyradar.com/environment/2009/8/11/">http://earthblips.dailyradar.com/environment/2009/8/11/</a> , <a href="http://www.project-syndicate.org/contributor/1785">http://www.project-syndicate.org/contributor/1785</a>
485.	Розенберг Александр (Alexander [Alex] Rosenberg)	9	<a href="http://www.duke.edu/~alexrose/">http://www.duke.edu/~alexrose/</a>
486.	Розенблатт Фрэнк (Frank Rosenblatt)	4	<a href="http://www.ieee.org/about/awards/bios/rosenblatt_recipients.html">http://www.ieee.org/about/awards/bios/rosenblatt_recipients.html</a> , <a href="http://neurones.ru/">http://neurones.ru/</a>
487.	Розенцвейг Майкл (Michael L. Rosenzweig)	5	<a href="http://sols.asu.edu/frontiers/2009/speakers.php">http://sols.asu.edu/frontiers/2009/speakers.php</a>
488.	Росс Юхан (Juhan Ross)	10	<a href="http://ross.en.glooper.com/">http://ross.en.glooper.com/</a>
489.	Рубин Андрей Борисович	1, 3	Фото автора, <a href="http://nonlin.ru/node/1452">http://nonlin.ru/node/1452</a>
490.	Рубнер Макс (Max Rubner)	10	<a href="http://www.biology.ru/course/content/scientist/rubner.html">http://www.biology.ru/course/content/scientist/rubner.html</a> , <a href="http://www.answers.com/topic/max-rubner">http://www.answers.com/topic/max-rubner</a>
491.	Рудерман Семён Юрьевич	5	<a href="http://vuzunet.ru/_bd/0/59198.jpg">http://vuzunet.ru/_bd/0/59198.jpg</a>

1	2	3	4
492.	Рулье Карл Францевич	1	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 137], <a href="http://www.arran.ru/index.php?page=exposition/exposition7_1_2&amp;ARFOND=43267538b74867af9b2413f9b6889811">http://www.arran.ru/index.php?page=exposition/exposition7_1_2&amp;ARFOND=43267538b74867af9b2413f9b6889811</a> , <a href="http://www.bg-znanie.ru/rubrics.php?r_id=2315">http://www.bg-znanie.ru/rubrics.php?r_id=2315</a>
493.	Рунге Карл (Carl David Tolmé Runge)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
494.	Рэдфилд Альфред (Alfred Clarence Redfield)	10	<a href="http://www.obs-vlfr.fr/Enseignement/enseignants/copin/Redfield.pdf">http://www.obs-vlfr.fr/Enseignement/enseignants/copin/Redfield.pdf</a>
495.	Рюбель Эдуард (Eduard August Rübel)	7	[Трасс, 1976; Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 138], <a href="http://biogeografers.dvo.ru/pages/0219.htm">http://biogeografers.dvo.ru/pages/0219.htm</a> , <a href="http://www.library.ethz.ch/aktuell/galerie/ruebel/index.html">http://www.library.ethz.ch/aktuell/galerie/ruebel/index.html</a>
496.	Рюэль Давид (David Pierre Ruelle)	5	<a href="http://www.ihes.fr/jsp/site/plugins/document/SendDocument.jsp?document_id=400">http://www.ihes.fr/jsp/site/plugins/document/SendDocument.jsp?document_id=400</a> , <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/David_Ruelle">http://en.wikipedia.org/wiki/David_Ruelle</a>
497.	Рябинина Зинаида Николаевна	1	Фото автора
498.	Саати Томас (Thomas L. Saaty)	7	<a href="http://www.softkey.info/reviews/review483.php">http://www.softkey.info/reviews/review483.php</a> , <a href="http://www.labrate.ru/discus/messages/595/2618.html">http://www.labrate.ru/discus/messages/595/2618.html</a>
499.	Савельев Анатолий Александрович	2, 8	Фото из архива А.А. Савельева
500.	Савченко Владимир Иванович	3	<a href="http://sf.convex.ru/star/photo/2002/sta/photo2.htm">http://sf.convex.ru/star/photo/2002/sta/photo2.htm</a> , <a href="http://fan.lib.ru/s/sawchenko_w_i/">http://fan.lib.ru/s/sawchenko_w_i/</a> , <a href="http://www.phantastike.ru/savchenko/">http://www.phantastike.ru/savchenko/</a>
501.	Сайенсман Дэвид (David M. Scienceman)	10	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/David_M._Scienceman">http://en.wikipedia.org/wiki/David_M._Scienceman</a> , <a href="http://uk.ask.com/wiki/David_M._Scienceman">http://uk.ask.com/wiki/David_M._Scienceman</a>
502.	Саймон Герберт (Herbert Alexander Simon)	4	Саймон Герберт – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ) <a href="http://www.nobeliat.ru/countryall.php?country=%D1%D8%C0">http://www.nobeliat.ru/countryall.php?country=%D1%D8%C0</a> , <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Portal:Systems_science/Systems_scientist">http://en.wikipedia.org/wiki/Portal:Systems_science/Systems_scientist</a>
503.	Саксонов Сергей Владимирович	Зак	Фото автора
504.	Саранча Дмитрий Александрович	3	<a href="http://nonlin.ru/node/1334">http://nonlin.ru/node/1334</a>
505.	Саркисян Сергей Арамович	3	<a href="http://www.eraz.ru/expo/pavilion1/mai505/">http://www.eraz.ru/expo/pavilion1/mai505/</a> , <a href="http://www.mai.ru/common/history/honor_gallery.php?PAGEN_1=3">http://www.mai.ru/common/history/honor_gallery.php?PAGEN_1=3</a>
506.	Свирижев Юрий Михайлович	3, 5, 7, 8, 10	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009; Свирижев\pictures)
507.	Северцов Алексей Сергеевич	7	Фото автора
508.	Северцов Сергей Алексеевич	5	[Северцов, 1951]

1	2	3	4
509.	Селютин Виктор Владимирович	3	Фото из архива В.В. Селютина, <a href="http://mmedia0.cc.rsu.ru/pls/rsu/rsu\$persons\$.startup?p_per_id=1448">http://mmedia0.cc.rsu.ru/pls/rsu/rsu\$persons\$.startup?p_per_id=1448</a>
510.	Сёмкин Борис Иванович	8	<a href="http://student.psue.ru/index.php">http://student.psue.ru/index.php</a>
511.	Сениченков Юрий Борисович	3	<a href="http://www.wl.unn.ru/lab/Portals/0/Model_Vision.pdf">http://www.wl.unn.ru/lab/Portals/0/Model_Vision.pdf</a> , <a href="http://www.ftk.spbstu.ru/structure/departments/rvks/">http://www.ftk.spbstu.ru/structure/departments/rvks/</a>
512.	Сердюцкая Людмила Федоровна	3	<a href="http://urss.ru/cgi-bin/db.pl?lang=Ru&amp;blang=ru&amp;page=Book&amp;id=79638">http://urss.ru/cgi-bin/db.pl?lang=Ru&amp;blang=ru&amp;page=Book&amp;id=79638</a>
513.	Серпинский Вацлав (Wacław Sierpiński)	5	<a href="http://db.chgk.info/files/ppp4.1-a.html">http://db.chgk.info/files/ppp4.1-a.html</a>
514.	Сеченов Иван Михайлович	1	<a href="http://www.magmag.ru/product.php?id=2748">http://www.magmag.ru/product.php?id=2748</a> , <a href="http://www.rulex.ru/rpg/portraits/26/26767.htm">http://www.rulex.ru/rpg/portraits/26/26767.htm</a>
515.	Сёрон Лоран (Laurent Seuront)	5	[Seuront, 2010, p. XV], <a href="http://www.misa.net.au/left_navs/ecosystem_services/staff/laurent_seuront">http://www.misa.net.au/left_navs/ecosystem_services/staff/laurent_seuront</a> , <a href="http://www.scieng.flinders.edu.au/current/biology/msl/mswebsite_pp1_current.htm">http://www.scieng.flinders.edu.au/current/biology/msl/mswebsite_pp1_current.htm</a>
516.	Сидорин Александр Петрович	10	Фото из архива Е.А. Криксунова
517.	Симберлоф Даниэль (Daniel Simberloff)	5	<a href="http://notes.utk.edu/bio/unistudy.nsf/9eab68a4f27cc7dd85256e3600733574/194db6c8760a68a085256fc4005e0af7?OpenDocument">http://notes.utk.edu/bio/unistudy.nsf/9eab68a4f27cc7dd85256e3600733574/194db6c8760a68a085256fc4005e0af7?OpenDocument</a> , <a href="http://www.pbs.org/wgbh/evolution/extinction/massext/statement_03.html">http://www.pbs.org/wgbh/evolution/extinction/massext/statement_03.html</a>
518.	Слущкий Евгений Евгеньевич	2	<a href="http://news.yandex.ru/people/slutskiy_evgenij.html">http://news.yandex.ru/people/slutskiy_evgenij.html</a>
519.	Смэтс Ян (Jan Christiaan Smuts)	1	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Smuts">http://en.wikipedia.org/wiki/Smuts</a>
520.	Снедекор Джордж (George Waddel Snedecor)	2	<a href="http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/683703">http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/683703</a>
521.	Соколов Владимир Евгеньевич	1	<a href="http://www.sevin.ru/news/16.html">http://www.sevin.ru/news/16.html</a>
522.	Сократ	7	Сократ – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> )
523.	Сорокин Павел Александрович	3	Фото из архива П.А. Сорокина
524.	Сочава Виктор Борисович	3, 9	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 148], <a href="http://www.soran1957.ru/?p=auto&amp;id=p0012627&amp;ch=vitem">http://www.soran1957.ru/?p=auto&amp;id=p0012627&amp;ch=vitem</a> , <a href="http://www.botsad.ru/p_papers21.htm">http://www.botsad.ru/p_papers21.htm</a>
525.	Спенсер Герберт (Herbert Spenser)	7	<a href="http://aforizm-book.ru/archives/category/nrav/page/3">http://aforizm-book.ru/archives/category/nrav/page/3</a> , <a href="http://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Herbert_Spencer">http://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Herbert_Spencer</a>

1	2	3	4
526.	Спирмен Чарльз (Charles Edward Spearmen)	9	<a href="http://psyberia.ru/data/1709">http://psyberia.ru/data/1709</a>
527.	Станчинский Владимир Владимирович	10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 148], <a href="http://biogeografers.dvo.ru/pages/0235.htm">http://biogeografers.dvo.ru/pages/0235.htm</a> , <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=11585">http://www.persons-info.com/index.php?pid=11585</a>
528.	Старостин Борис Александрович	7	Фото автора, <a href="http://russidea.rchgi.spb.ru/authors/index.php?ELEMENT_ID=3620">http://russidea.rchgi.spb.ru/authors/index.php? ELEMENT_ID=3620</a>
529.	Старфилд Энтони (Anthony M. Starfield)	3	<a href="http://www.cbs.umn.edu/eeb/faculty/StarfieldAnthony/">http://www.cbs.umn.edu/eeb/faculty/Starfield Anthony/</a>
530.	Стейнхардт Пол (Paul Steinhardt)	10	<a href="http://dcmp.bc.edu/page.php?name=Steinhardt">http://dcmp.bc.edu/page.php?name=Steinhardt</a> , <a href="http://media.radiosai.org/Journals/Vol_06/01APR08/04-musings.htm">http://media.radiosai.org/Journals/Vol_06/01APR08/ 04-musings.htm</a>
531.	Стенчиков Георгий Львович	3	<a href="http://envsci.rutgers.edu/~gera/">http://envsci.rutgers.edu/~gera/</a>
532.	Стивенс Стэнли (Stanley Smith Stevens)	9	<a href="http://books.nap.edu/openbook.php?record_id=570&amp;page=424">http://books.nap.edu/openbook.php?record_id=570 &amp;page=424</a> , <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=11736">http://www.persons-info.com/index.php?pid=11736</a> , <a href="https://www.hse.ru/data/2010/02/03/1229660753/22_Sensornye_sistemy.pps">https://www.hse.ru/data/2010/02/03/1229660753/ 22_Sensornye_sistemy.pps</a>
533.	Стильтес Томас (Thomas Johannes Stieltjes)	5	<a href="http://www.univer.omsk.su/omsk/Edu/Math/matan.htm">http://www.univer.omsk.su/omsk/Edu/Math/ matan.htm</a>
534.	Стокмайер Вальтер (Walter Hugo Stockmayer)	5	[Бубенщикова и др., 2010, с. 44]
535.	Страшкраба Милан (Milan Straškraba)	3	<a href="http://protisk.prf.jcu.cz/">http://protisk.prf.jcu.cz/</a>
536.	Стриганова Белла Рафаиловна	1	Фото автора
537.	Стробек Куртис (Curtis Strobeck)	2	<a href="http://www.biology.ualberta.ca/faculty/curtis_strobeck/">http://www.biology.ualberta.ca/faculty/curtis_ strobeck/</a>
538.	Стюарт Иэн (Ian Nicholas Stewart)	10	<a href="http://www.desdeexilio.com/2009/12/01/del-ordenal-caos-entrevista-a-ian-stewart/">http://www.desdeexilio.com/2009/12/01/del-orden- al-caos-entrevista-a-ian-stewart/</a>
539.	Сукачѳв Владимир Николаевич	1, 7, 9	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 148], <a href="http://www.ras.ru/win/db/show_per.asp?P=.id-52299.ln-ru">http://www.ras.ru/win/db/show_per.asp?P=.id- 52299.ln-ru</a> , <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/Sukaczew">http://ru.wikipedia.org/wiki/Sukaczew</a> , <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=11827">http://www.persons-info.com/index.php?pid=11827</a>
540.	Сурков Федор Алексеевич	3	Фото из архива Ф.А. Суркова, <a href="http://www.srcu.ru/about/persons/rsu/surkov.htm">http://www.srcu.ru/about/persons/rsu/surkov.htm</a>
541.	Сущеня Леонид Михайлович	3	Фото автора, <a href="http://www.agnc.ru/index.php?id=1958&amp;t=2">http://www.agnc.ru/index.php?id=1958&amp;t=2</a>
542.	Съеренсен Торвальд (Thorvald Julius Sørensen)	2	[Трасс, 1976]

1	2	3	4
543.	Такенс [Тейкенс] Флор (Floris Takens)	5	<a href="http://www.madrimasd.org/blogs/matematicas/2010/07/04/131944">http://www.madrimasd.org/blogs/matematicas/2010/07/04/131944</a>
544.	Тарко Александр Михайлович	3	[Усольцев, 2010, с. 45], <a href="http://www.cs.ru/tarko/index_r.htm">http://www.cs.ru/tarko/index_r.htm</a>
545.	Тарский Альфред	7	<a href="http://www.teor-meh.ru/bio/st/tarskij_alfred.html">http://www.teor-meh.ru/bio/st/tarskij_alfred.html</a>
546.	Татаринов Леонид Петрович	7	[Татаринов, 1987], <a href="http://d-pankratov.ru/category/12-noyabrya-ns/">http://d-pankratov.ru/category/12-noyabrya-ns/</a>
547.	Тейл Генри (Henri Theil)	4, 6	<a href="http://www.hope.edu/resources/arc/collections/registers/hope/theil.html">http://www.hope.edu/resources/arc/collections/registers/hope/theil.html</a>
548.	Тейлор Брук (Brook Taylor)	10	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
549.	Терентьев Павел Викторович	2	[Гаранин, 1997, с. 4]
550.	Тёркингтон Рой (Roy Turkington)	5	<a href="http://www.botany.ubc.ca/turkington/photos.html">http://www.botany.ubc.ca/turkington/photos.html</a>
551.	Терна Пьетро (Pietro Terna)	3	<a href="http://picasaweb.google.com/pietro.terna/Chicago111452008SwarmFest#5200077277012004066">http://picasaweb.google.com/pietro.terna/Chicago111452008SwarmFest#5200077277012004066</a> , <a href="http://picasaweb.google.com/pietro.terna/ABMBaF0981122009#">http://picasaweb.google.com/pietro.terna/ABMBaF0981122009#</a>
552.	Тильман Дэвид (G. David Tilman)	1	<a href="http://www.cbs.umn.edu/eeb/faculty/TilmanDavid/">http://www.cbs.umn.edu/eeb/faculty/TilmanDavid/</a> , <a href="http://oregonstate.edu/dept/ncs/photos/tilman.jpg">http://oregonstate.edu/dept/ncs/photos/tilman.jpg</a>
553.	Тимиразев Климент Аркадьевич	10	<a href="http://segodnya.deltabeta.am/?date=3-6">http://segodnya.deltabeta.am/?date=3-6</a>
554.	Тихонов Андрей Николаевич	4	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
555.	Толстова Юлиана Николаевна	9	<a href="http://www.hse.ru/org/persons/63743">http://www.hse.ru/org/persons/63743</a>
556.	Том Рене Фредерик (René Frédéric Thom)	10	Том Рене – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ), <a href="http://www.math.ru/history/people/thom">http://www.math.ru/history/people/thom</a>
557.	Томпсон Пол (Ronald Paul Thompson)	7	<a href="http://philosophy.utoronto.ca/people/faculty/members-of-other-departments-appointed-to-the-graduate-faculty/paul-thompson">http://philosophy.utoronto.ca/people/faculty/members-of-other-departments-appointed-to-the-graduate-faculty/paul-thompson</a> , <a href="http://www.scienceadvice.ca/en/assessments/completed/biodiversity/expert-panel/thompson.aspx">http://www.scienceadvice.ca/en/assessments/completed/biodiversity/expert-panel/thompson.aspx</a>
558.	Томсон Уильям, лорд Кельвин (William Thomson, 1 <sup>st</sup> Baron Kelvin)	9	<a href="http://forum.shadrinsk.net/viewtopic.php?p=677973">http://forum.shadrinsk.net/viewtopic.php?p=677973</a>
559.	Тооминг Хейно Густавович	10	<a href="http://www.aai.ee/~pelt/Museum/Motle/HTML/index.html?vaimsusloodusjaskond.htm">http://www.aai.ee/~pelt/Museum/Motle/HTML/index.html?vaimsusloodusjaskond.htm</a> , <a href="http://www.aai.ee/atm/h_tooming.html">http://www.aai.ee/atm/h_tooming.html</a>
560.	Трапезников Валентин Кузьмич	7	Фото автора



1	2	3	4
561.	Турчин Петр Валентинович (Peter V. Turchin)	1, 5, 7	<a href="http://cliodynamics.ru/index.php?option=com_content&amp;task=view&amp;id=168&amp;Itemid=43">http://cliodynamics.ru/index.php?option=com_content&amp;task=view&amp;id=168&amp;Itemid=43</a>
562.	Тутубалин Валерий Николаевич	5, Зак	<a href="http://grebennikon.ru/article-1cdu.html">http://grebennikon.ru/article-1cdu.html</a>
563.	Тьюки Джон (John W. Tukey)	9	<a href="http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/1298842">http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/1298842</a>
564.	Тэннер Джеймс (James T. Tanner)	5	<a href="http://www.fws.gov/ivorybill/photoalbum/pages/047_jpg.htm">http://www.fws.gov/ivorybill/photoalbum/pages/047_jpg.htm</a>
565.	Тэнсли Артур (Arthur George Tansley)	1, 7, 10	[Трасс, 1976; Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 157], <a href="http://www.botsad.ru/p_papers21.htm">http://www.botsad.ru/p_papers21.htm</a>
566.	Тютюнов Юрий Викторович	5	<a href="http://mmedia0.cc.rsu.ru/pls/rsu/rsu\$persons\$.star_tup?p_per_id=549">http://mmedia0.cc.rsu.ru/pls/rsu/rsu\$persons\$.star_tup?p_per_id=549</a> , <a href="http://www.math.sfedu.ru/niimp/ommee/tyutyun/CV_Tyutyunov_ru.html">http://www.math.sfedu.ru/niimp/ommee/tyutyun/CV_Tyutyunov_ru.html</a>
567.	Уатт Кеннет (Kenneth E.F. Watt)	5	<a href="http://www.zoominfo.com/search#search/profile/person?personId=72754046&amp;targetid=profile">http://www.zoominfo.com/search#search/profile/person?personId=72754046&amp;targetid=profile</a>
568.	Уёмов Авенир Иванович	8	<a href="http://www.mecenat-and-world.ru/avtors/uemov.htm">http://www.mecenat-and-world.ru/avtors/uemov.htm</a> , <a href="http://www.bg-znanie.ru/rubrics.php?r_id=1841">http://www.bg-znanie.ru/rubrics.php?r_id=1841</a> , <a href="http://scienceleaders.net.ua/article/a-112.html">http://scienceleaders.net.ua/article/a-112.html</a>
569.	Уивер Джон (John Ernst Weaver)	5	<a href="http://www.botany.org/awards_grants/detail/bsamerit.php">http://www.botany.org/awards_grants/detail/bsamerit.php</a>
570.	Уивер Уарен (Warren Weaver)	2	<a href="http://www.umass.edu/wsp/sinology/persons/reifler.html">http://www.umass.edu/wsp/sinology/persons/reifler.html</a> , <a href="http://paulingblog.wordpress.com/2008/12/09/pauling-and-the-rockefeller-foundation/">http://paulingblog.wordpress.com/2008/12/09/pauling-and-the-rockefeller-foundation/</a> , <a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Weaver.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Weaver.html</a>
571.	Уилсон Эдвард (Edward Osborne Wilson)	7, 8	<a href="http://faae.org.co/colombiabiodiversa/catedra.html">http://faae.org.co/colombiabiodiversa/catedra.html</a> , <a href="http://www.kff.com/AR01/KFIP/1420H2000G/KFIPWinners5SCI1420H2000G.html">http://www.kff.com/AR01/KFIP/1420H2000G/KFIPWinners5SCI1420H2000G.html</a>
572.	Уиттекер Роберт (Robert Harding Whittaker)	1, 2, 4, 5, 7-10	[Трасс, 1976; Westman, Peet, 1982, p. 97], <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Robert_Whittaker">http://en.wikipedia.org/wiki/Robert_Whittaker</a>
573.	Улам Станислав (Stanislaw Ulam)	3	<a href="http://www.koob.ru/ulam_stanislaw/">http://www.koob.ru/ulam_stanislaw/</a>
574.	Уланович Роберт (Robert Edward Ulanowicz)	1	<a href="http://www.cbl.umces.edu/~ulan/">http://www.cbl.umces.edu/~ulan/</a>
575.	Уленбек Джордж (George Eugene Uhlenbeck)	10	<a href="http://www.todayinsci.com/10/10_31.htm">http://www.todayinsci.com/10/10_31.htm</a>
576.	Умнов Альберт Александрович	8	[Гиляров, 2005, с. 59], <a href="http://www.zin.ru/labs/freshwater/umnov.htm">http://www.zin.ru/labs/freshwater/umnov.htm</a>

1	2	3	4
577.	Умов Николай Алексеевич	10	[Усольцев, 2010, с. 30], <a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=12952">http://www.persons-info.com/index.php?pid=12952</a>
578.	Уоддингтон Конрад (Conrad Hal Waddington)	7	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?id=167&amp;lang=ru&amp;p=20&amp;abc=%D0%A3&amp;ntype=340">http://www.persons-info.com/index.php?id=167 &amp;lang=ru&amp;p=20&amp;abc=%D0%A3&amp;ntype=340</a>
579.	Уолкер Брайан (Brian H. Walker)	3	<a href="http://www.peopleandplace.net/featured_voices/2008/11/24/resilience_thinking">http://www.peopleandplace.net/featured_voices/ 2008/11/24/resilience_thinking</a> , <a href="http://www.beijer.kva.se/PDF/8274112_Beijerinst_AR_09-10_webb.pdf">http://www.beijer.kva.se/PDF/8274112_Beijerinst_ AR_09-10_webb.pdf</a>
580.	Уоллес Альфред (Alfred Russel Wallece)	5	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 160], <a href="http://bio.1september.ru/articles/2008/22/04">http://bio.1september.ru/articles/2008/22/04</a> , <a href="http://slavs.org.ua/wallace-vactination">http://slavs.org.ua/wallace-vactination</a>
581.	Уорд Джо (Joe H. Ward Jr.)	2	<a href="http://www.codap.com/JoeWard/wardresume.html">http://www.codap.com/JoeWard/wardresume.html</a>
582.	Уотсон [Ватсон] Джофрей (Geoffrey Stuart Watson)	2	<a href="http://www.123people.com/s/geoffrey+watson">http://www.123people.com/s/geoffrey+watson</a>
583.	Уотсон [Ватсон] Хьюит (Hewett Cottrell Watson)	2, 5	<a href="http://www.pronto.com/product/hewett-cottrell-watson-victorian-plant-p_1690581059">http://www.pronto.com/product/hewett-cottrell-wat son-victorian-plant-p_1690581059</a> , <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Hewett_Watson">http://en.wikipedia.org/wiki/Hewett_Watson</a>
584.	Уранов Алексей Александрович	5	Фото из архива А.К. Сытина (БИН РАН)
585.	Урманцев Юнир Абдуллоевич	1, 10, 11	<a href="http://raen-noos.narod.ru/pers_urmancev.htm">http://raen-noos.narod.ru/pers_urmancev.htm</a> , <a href="http://nonlin.ru/node/1162">http://nonlin.ru/node/1162</a>
586.	Усманов Искандер Юсуфович	2, 5	Фото автора
587.	Ухманьский Януш (Janusz Uchmanski)	3	Фото автора
588.	Фарадей Майкл (Michael Faraday)	8, 10	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2006&amp;ho=9">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/ honap.php?ev=2006&amp;ho=9</a>
589.	Фаренгейт Габриель (Gabriel Daniel Fahrenheit)	9	<a href="http://sjogodni.org.ua/publ/10-2-3">http://sjogodni.org.ua/publ/10-2-3</a> , <a href="http://forum.shadrinsk.net/viewtopic.php?t=28318&amp;start=210&amp;postdays=0&amp;postorder=asc&amp;highlight=&amp;sid=e880f90a40686131e6cec4615fb98f98">http://forum.shadrinsk.net/viewtopic.php?t=28318&amp; start=210&amp;postdays=0&amp;postorder=asc&amp;highlight =&amp;sid=e880f90a40686131e6cec4615fb98f98</a>
590.	Фассó Алессандро (Alessandro Fassò)	3	<a href="http://www.unibg.it/struttura/en_struttura.asp?rubrica=1&amp;persona=1181&amp;nome=Alessandro&amp;cognome=Fasso">http://www.unibg.it/struttura/en_struttura.asp? rubrica=1&amp;persona=1181&amp;nome=Alessandro&amp; cognome=Fasso</a>
591.	Фат Брайан (Brian D. Fath)	1	<a href="http://pages.towson.edu/bfath/">http://pages.towson.edu/bfath/</a>
592.	Фату Пьер (Pierre Joseph Louis Fatou)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematici ans_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
593.	Федер Енс (Jens Feder)	5	<a href="http://folk.uio.no/feder/">http://folk.uio.no/feder/</a> , <a href="http://fysikk.hfk.vgs.no/images/3fyeks/017_14A.JPG">http://fysikk.hfk.vgs.no/images/3fyeks/017_14A.JPG</a>
594.	Фёдоров Вадим Дмитриевич	1, 10	Фото автора и И.М. Долотовского

1	2	3	4
595.	Фейгенбаум Митчелл (Mitchell Jay Feigenbaum)	5, 10	<a href="http://ega-math.narod.ru/Reid/Pais.htm">http://ega-math.narod.ru/Reid/Pais.htm</a> , <a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Feigenbaum.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Feigenbaum.html</a> , [Бубенщикова и др., 2010, с. 30]
596.	Фейнман Ричард (Richard Phillips Feynman)	7	<a href="http://nobelprize.org/nobel_prizes/physics/laureates/1965/">http://nobelprize.org/nobel_prizes/physics/laureates/1965/</a>
597.	Феллер Вильям [Уильям] (William Feller)	10	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=37915">http://www.persons-info.com/index.php?pid=37915</a> , <a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/egyen.php?namenev=feller&amp;nev5=Feller,+William">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/egyen.php?namenev=feller&amp;nev5=Feller,+William</a>
598.	Ферхюльст Пьер (Pierre-Francois Verhulst)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a> , [Бубенщикова и др., 2010, с. 9]
599.	Фехнер Густав Теодор (Gustav Theodor Fechner)	10	<a href="https://www.hse.ru/data/2010/02/03/1229660753/22_Sensornye_sistemy.pps">https://www.hse.ru/data/2010/02/03/1229660753/22_Sensornye_sistemy.pps</a>
600.	Фишер Рональд (Ronald Aylmer Fisher)	2, 4	[Марков, 2010, с. 22], <a href="http://www.ines-ur.ru/node/563">http://www.ines-ur.ru/node/563</a> , <a href="http://gabrielhancean.wordpress.com/2009/07/04/a-few-words-about-ronald-aylmer-fisher/fisher/">http://gabrielhancean.wordpress.com/2009/07/04/a-few-words-about-ronald-aylmer-fisher/fisher/</a> , <a href="http://elproyectomatriz.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/">http://elproyectomatriz.wordpress.com/2010/03/22/lamarck-y-la-venganza-del-imperio-iii-la-fe-en-la-seleccion-natural/</a>
601.	Флейшман Бенцион Семёнович (Ben Fleishman)	1, 5, 7-10	Фото автора, <a href="http://vybor-za-vami.narod.ru/">http://vybor-za-vami.narod.ru/</a>
602.	Флори Поль (Paul John Flory)	5	[Бубенщикова и др., 2010, с. 44], <a href="http://nobelprize.org/nobel_prizes/chemistry/laureates/1974/flory-lecture.html">http://nobelprize.org/nobel_prizes/chemistry/laureates/1974/flory-lecture.html</a>
603.	Фогель Лоренсе (Lawrence Jerome Fogel)	4	[Burgin, 2007], <a href="http://www.ieee.org/about/awards/bios/rosenblatt_recipients.html">http://www.ieee.org/about/awards/bios/rosenblatt_recipients.html</a> , <a href="http://www.asc-cybernetics.org/foundations/Fogel.htm">http://www.asc-cybernetics.org/foundations/Fogel.htm</a>
604.	Фок Владимир Александрович	9	<a href="http://web.ict.nsc.ru/~bar/math_hist/index.php?menu=1&amp;id=644">http://web.ict.nsc.ru/~bar/math_hist/index.php?menu=1&amp;id=644</a> , <a href="http://www.ioffe.ru/trade_union/Photos/physfac67/professors/professors.html">http://www.ioffe.ru/trade_union/Photos/physfac67/professors/professors.html</a>
605.	Фоменко Анатолий Тимофеевич	9	<a href="http://podarok.wiw-rf.ru/members/member_3353.html">http://podarok.wiw-rf.ru/members/member_3353.html</a> , <a href="http://intsys.msu.ru/news/announces/archive.htm">http://intsys.msu.ru/news/announces/archive.htm</a>
606.	Форрестер Джей (Jay Wright Forrester)	1, 3, 10	[Steiguer, 1997, p. 129], <a href="http://www.thocp.net/biographies/forrester_jay.html">http://www.thocp.net/biographies/forrester_jay.html</a> , <a href="http://www.lib.uwo.ca/programs/generalbusiness/laureates.html">http://www.lib.uwo.ca/programs/generalbusiness/laureates.html</a>
607.	Френель Огюстен Жан (Augustin-Jean Fresnel)	9	<a href="http://www.citycat.ru/historycentre/index.cgi?iday=14&amp;imon=07&amp;last.lang=ru">http://www.citycat.ru/historycentre/index.cgi?iday=14&amp;imon=07&amp;last.lang=ru</a>

1	2	3	4
608.	Фрисман Ефим Яковлевич	5	Фото автора
609.	Фробениус Фердинанд (Ferdinand Georg Frobenius)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
610.	Фуллер Ричард Бакминстер (Richard Buckminster Fuller)	5	Фуллер Ричард Бакминстер – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ),
611.	Фурсова Полина Викторовна	1	<a href="http://www.biophys.msu.ru/science/complex_systems/person933/">http://www.biophys.msu.ru/science/complex_systems/person933/</a>
612.	Фурье Жозеф (Jean-Baptiste- Joseph Fourier)	2, 7	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
613.	Хаббел Стивен (Steven Hubbell)	1, 7	<a href="http://www.esa.org/history/Awards/bulletin/eminent2009.pdf">http://www.esa.org/history/Awards/bulletin/eminent2009.pdf</a>
614.	Хакансон Ларс (Lars Håkanson)	3	<a href="http://www.geo.uu.se/luva/personal.aspx?Namn=lars.hakanson&amp;lan=1">http://www.geo.uu.se/luva/personal.aspx?Namn=lars.hakanson&amp;lan=1</a> , <a href="http://www.bth.se/ing/ing-web09_eng.nsf/pages/research">http://www.bth.se/ing/ing-web09_eng.nsf/pages/research</a>
615.	Хакен Герман (Hermann Haken)	5	<a href="http://itp1.uni-stuttgart.de/en/arbeitsgruppen/?W=5">http://itp1.uni-stuttgart.de/en/arbeitsgruppen/?W=5</a> , <a href="http://www.center-for-synergetics.de/">http://www.center-for-synergetics.de/</a>
616.	Хаммерсли Джон (John Michael Hammersley)	5	[Бубенщикова и др., 2010, с. 44], <a href="http://www.statslab.cam.ac.uk/~grg/papers/jmh_biom.pdf">http://www.statslab.cam.ac.uk/~grg/papers/jmh_biom.pdf</a>
617.	Харви Брайан (Brian Harvey)	3	<a href="http://www.cs.berkeley.edu/~bh/">http://www.cs.berkeley.edu/~bh/</a>
618.	Хармс Даниил (Ювачёв Даниил Иванович)	10, Зак	<a href="http://www.vprazdnik.ru/names/0/0/56/">http://www.vprazdnik.ru/names/0/0/56/</a> , <a href="http://dkharms.narod.ru/articles/gallery/gallery.htm">http://dkharms.narod.ru/articles/gallery/gallery.htm</a>
619.	Харпер Джон (John L. Harper)	5	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/John_L._Harper">http://en.wikipedia.org/wiki/John_L._Harper</a>
620.	Хатчинсон Джордж (George Evelyn Hutchinson)	5, 8, 10	[Kingsland, 1995, p. 177], <a href="http://elementy.ru/news/430675">http://elementy.ru/news/430675</a>
621.	Хаусдорф Феликс (Felix Hausdorf)	5	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a>
622.	Хеджпет Джоел (Joel Walker Hedgpeh)	3	<a href="http://sciencedude.ocregister.com/2006/08/16/between-tides/1004/">http://sciencedude.ocregister.com/2006/08/16/between-tides/1004/</a>
623.	Хелберт Стюарт (Stuart H. Hurlbert)	2, Зак	<a href="http://www.capsweb.org/content.php?id=5&amp;menu_id=3&amp;menu_item_id=14">http://www.capsweb.org/content.php?id=5&amp;menu_id=3&amp;menu_item_id=14</a>
624.	Хёрст Гарольд (Harold Edwin Hurst)	5, Зак	<a href="http://www.mi.imati.cnr.it/conferences/brani04/Lec3.pdf">http://www.mi.imati.cnr.it/conferences/brani04/Lec3.pdf</a>

1	2	3	4
625.	Хилборн Рей (Ray William Hilborn)	9	Ray Hilborn – Wikipedia [ <a href="http://en.wikipedia.org/wiki/Ray_Hilborn">http://en.wikipedia.org/wiki/Ray_Hilborn</a> ], <a href="http://www.abdn.ac.uk/mediareleases/release.php?id=1745">http://www.abdn.ac.uk/mediareleases/release.php?id=1745</a> , <a href="http://www.fish.washington.edu/research/alaska/people.html">http://www.fish.washington.edu/research/alaska/people.html</a> , <a href="http://depts.washington.edu/poeweb/news/foodseries.html">http://depts.washington.edu/poeweb/news/foodseries.html</a>
626.	Хлебников Велимир [Виктор Владимирович]	10	<a href="http://www.tvkultura.ru/program.html?date=09.11.2004&amp;zzone=1002">http://www.tvkultura.ru/program.html?date=09.11.2004&amp;zzone=1002</a>
627.	Хлебопрос Рем Григорьевич	7	<a href="http://www.gazetastroi.ru/index.php?option=com_content&amp;view=article&amp;id=502&amp;Itemid=13">http://www.gazetastroi.ru/index.php?option=com_content&amp;view=article&amp;id=502&amp;Itemid=13</a> , <a href="http://gazeta.sfu-kras.ru/node/1919">http://gazeta.sfu-kras.ru/node/1919</a>
628.	Холланд Джон Генри (John Henry Holland)	4	<a href="http://it.siteua.org/%D0%98%D0%A2-%D0%9D%D0%BE%D0%B2%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%9743/2_%D1%84%D0%B5%D0%B2%D1%B8/%80%D0%B0%D0%BB%D1%8F_%D0%B2_%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%BE%D1%80%D0%B8%D0%B8_%D0%BD%D0%B0%D1%83%D0%BA%D0%B8_%D0%B8_%D1%82%D0%B5%D1%85%D0%BD%D0%B8%D0%BA%D0%B8">http://it.siteua.org/%D0%98%D0%A2-%D0%9D%D0%BE%D0%B2%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%9743/2_%D1%84%D0%B5%D0%B2%D1%B8/%80%D0%B0%D0%BB%D1%8F_%D0%B2_%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%BE%D1%80%D0%B8%D0%B8_%D0%BD%D0%B0%D1%83%D0%BA%D0%B8_%D0%B8_%D1%82%D0%B5%D1%85%D0%BD%D0%B8%D0%BA%D0%B8</a>
629.	Холлинг Крауфорд (Crawford Stanley [Buzz] Holling)	5	<a href="http://en.wikipedia.org/wiki/C.S._Holling">http://en.wikipedia.org/wiki/C.S._Holling</a>
630.	Холодковский Николай Александрович	1	<a href="http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/698258">http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/698258</a>
631.	Холодный Николай Григорьевич	10	[Усольцев, 2010, с. 147], <a href="http://vpn.int.ru/index.php?name=Biography&amp;op=page&amp;pid=651">http://vpn.int.ru/index.php?name=Biography&amp;op=page&amp;pid=651</a>
632.	Холт Сидней (Sidney J. Holt)	5	[Beverton, 2002, p. 132]
633.	Хопфилд Джон (John Joseph Hopfield)	4	<a href="http://www.scholarpedia.org/article/User:Hopfield">http://www.scholarpedia.org/article/User:Hopfield</a> , <a href="http://genomics.princeton.edu/hopfield/">http://genomics.princeton.edu/hopfield/</a>
634.	Хэмминг Ричард (Richard Wesley Hamming)	2, 4	<a href="http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=2">http://www.kfki.hu/physics/historia/localhost/honap.php?ev=2010&amp;ho=2</a>
635.	Хэссел Михаэль (Michael Hassell)	5	<a href="http://www.bio.ic.ac.uk/research/mpsil/">http://www.bio.ic.ac.uk/research/mpsil/</a>
636.	Цельсий Андерс (Anders Celsius)	9	<a href="http://www.runivers.ru/Runivers/calendar2.php?ID=494892&amp;month=&amp;year=">http://www.runivers.ru/Runivers/calendar2.php?ID=494892&amp;month=&amp;year=</a>
637.	Цетлин Михаил Львович	10	<a href="http://inf.1september.ru/2006/12/41.htm">http://inf.1september.ru/2006/12/41.htm</a>
638.	Циолковский Константин Эдуардович	11	[Усольцев, 2010, с. 108], <a href="http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/1015641">http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/1015641</a>

1	2	3	4
639.	Ципф [Зипф] Джордж (George Kingsley Zipf)	2	<a href="http://www.webground.su/services.php?param=book&amp;part=chapter%206_1_2.htm">http://www.webground.su/services.php?param=book &amp;part=chapter%206_1_2.htm</a> , <a href="http://www.money-vsem.com/page/22/">http://www.money-vsem.com/page/22/</a>
640.	Цобель Кристиан (Kristjan R. Zobel)	8	<a href="http://www.botany.ut.ee/kristjan.zobel/">http://www.botany.ut.ee/kristjan.zobel/</a>
641.	Цобель Мартин (Martin Zobel)	8	<a href="http://www.botany.ut.ee/martin.zobel/index.html">http://www.botany.ut.ee/martin.zobel/index.html</a> , <a href="http://arhiiv2.postimees.ee:8080/leht/00/02/25/uudised.shtm">http://arhiiv2.postimees.ee:8080/leht/00/02/25/uudi sed.shtm</a>
642.	Цыпкин Яков Залманович	4	<a href="http://www.ipu.ru/s_001/s_001_003_058_0000000000.htm">http://www.ipu.ru/s_001/s_001_003_058_00000000 000.htm</a> , <a href="http://www.ipu.ru/grand/tz.htm">http://www.ipu.ru/grand/tz.htm</a>
643.	Чайковский Юрий Викторович	7	[Чайковский, 2010, с. 716; Усольцев, 2010, с. 209], Чайковский Юрий Викторович – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> ), <a href="http://www.goldentime.ru/hrs_text_017.htm">http://www.goldentime.ru/hrs_text_017.htm</a>
644.	Чебураева Анна Николаевна	5	Фото из архива А.Н. Чебураевой
645.	Чепмен Дуглас (Douglas George Chapman)	5	<a href="http://www.todayinsci.com/3/3_20.htm">http://www.todayinsci.com/3/3_20.htm</a>
646.	Чепмен Роял (Royal Norton Chapman)	5	[Carter, 1940, p. 255; Graham, 1941, p. 521], <a href="http://www.ingentaconnect.com/content/esa/aesa/1941/00000034/00000003/art00001">http://www.ingentaconnect.com/content/esa/aesa/ 1941/00000034/00000003/art00001</a>
647.	Червоненкис Алексей Яковлевич	4	<a href="http://www.ipu.ru/s_001/s_001_003_009_000000000000.htm">http://www.ipu.ru/s_001/s_001_003_009_00000000 000.htm</a>
648.	Черкашин Александр Константинович	7	<a href="http://www.ar-video.xost.ru/Olhon3.htm">http://www.ar-video.xost.ru/Olhon3.htm</a> , <a href="http://www.irigs.irk.ru/index-2.html">http://www.irigs.irk.ru/index-2.html</a>
649.	Чертов Олег Георгиевич	3	Фото из архива А.С. Комарова
650.	Чертопруд Михаил Витальевич	5	<a href="http://hydro.bio.msu.ru/Personal/Chertm.htm">http://hydro.bio.msu.ru/Personal/Chertm.htm</a>
651.	Чесноков Сергей Валерианович	2	Чесноков Сергей Валерианович – Википедия ( <a href="http://ru.wikipedia.org/wiki/">http://ru.wikipedia.org/wiki/</a> )
652.	Четаев Николай Гурьевич	1	<a href="http://chetaev.msu.ru/">http://chetaev.msu.ru/</a>
653.	Четвериков Сергей Сергеевич	5	<a href="http://psychlib.ru/otherdocs/psychogenetic/biograf83.html">http://psychlib.ru/otherdocs/psychogenetic/biograf 83.html</a>
654.	Читти Денис (Dennis Hubert Chitty)	5	<a href="http://www.rsc.ca/documents/ChittyDennisHubertElectedin196919122010.pdf">http://www.rsc.ca/documents/ChittyDennisHubert Electedin196919122010.pdf</a> , <a href="http://www.science.ca/scientists/scientistprofile.php?pid=137">http://www.science.ca/scientists/scientistprofile.php? pid=137</a>
655.	Шапиرو Александр Павлович	5, 10	Материалы вечера воспоминаний (Пушино, 2009; презентация «ФМШ [1965-1966]»)
656.	Шафаревич Игорь Ростиславович	Зак	<a href="http://shafarevich.voskres.ru/new5.htm">http://shafarevich.voskres.ru/new5.htm</a>

1	2	3	4
657.	Шашкин Александр Владимирович	3	<a href="http://www.prometeus.nsc.ru/science/sibvar/060701/">http://www.prometeus.nsc.ru/science/sibvar/060701/</a>
658.	Шварц Станислав Семенович	5	<a href="http://www.persons-info.com/index.php?pid=16664">http://www.persons-info.com/index.php?pid=16664</a>
659.	Шелфорд Виктор (Victor Ernest Shelford)	2, 7, 10	[Кафанов, Кудряшов, 2007, с. 174], <a href="http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/Shelford.html">http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/Shelford.html</a> ,
660.	Шёнберг Исаак (Isaac Jacob Schoenberg)	2	<a href="http://www.todayinsci.com/9/9_22.htm">http://www.todayinsci.com/9/9_22.htm</a> <a href="http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/944286">http://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/944286</a> , <a href="http://www.math.auckland.ac.nz/hat/isopic.jpg">http://www.math.auckland.ac.nz/hat/isopic.jpg</a>
661.	Шенников Александр Петрович	9	[Трасс, 1976; Василевич, Юрковская, 2007], <a href="http://vologda-oblast.ru/persones.asp?LNG=RUS&amp;CODE=813&amp;CPage=44&amp;V=0&amp;PS=0&amp;T=&amp;W=&amp;F=">http://vologda-oblast.ru/persones.asp?LNG=RUS&amp;CODE=813&amp;CPage=44&amp;V=0&amp;PS=0&amp;T=&amp;W=&amp;F=</a>
662.	Шеннон Клод (Claude Elwood Shannon)	1, 2, 4-6, 8-10	<a href="http://cbskiiev.library.ru/expositions/theory.php">http://cbskiiev.library.ru/expositions/theory.php</a> , <a href="http://schools.keldysh.ru/sch444/museum/1_17_117.htm">http://schools.keldysh.ru/sch444/museum/1_17_117.htm</a> , <a href="http://www.intuit.ru/department/history/ithistory/7/3.html">http://www.intuit.ru/department/history/ithistory/7/3.html</a> ,
663.	Шеннон Роберт (Robert E. Shannon)	3, 6	<a href="http://www.adeptis.ru/vinci/m_part5.html">http://www.adeptis.ru/vinci/m_part5.html</a> <a href="http://ise.tamu.edu/people/faculty/Shannon/default.htm">http://ise.tamu.edu/people/faculty/Shannon/default.htm</a>
664.	Шимборска (Шимборская) Вислава (Wisława Szymborska)	10	<a href="http://www.nobeliat.ru/laureat.php?id=93&amp;p=gallery">http://www.nobeliat.ru/laureat.php?id=93&amp;p=gallery</a>
665.	Шитиков Владимир Кириллович	2, 4, 6	Фото автора
666.	Шиятов Степан Григорьевич	2	Фото из архива С.Г. Шиятова предоставлено А.Ю. Кулагиным, <a href="http://www.gis.usfeu.ru/shiyatov_r.htm">http://www.gis.usfeu.ru/shiyatov_r.htm</a>
667.	Шнайдер Стефан (Stephen H. Schneider)	3	<a href="http://www.exploratorium.edu/media/index.php?project=5&amp;program=00000493">http://www.exploratorium.edu/media/index.php?project=5&amp;program=00000493</a> , <a href="http://www.sfgate.com/cgi-bin/article.cgi?f=/c/a/2010/07/19/BAE71EGMD2.DTL">http://www.sfgate.com/cgi-bin/article.cgi?f=/c/a/2010/07/19/BAE71EGMD2.DTL</a>
668.	Шнейдер Дэвид (David Clayton Schneider)	9	<a href="http://www.iemr.org/about_com_as.html">http://www.iemr.org/about_com_as.html</a> , <a href="http://www.mun.ca/osc/dschneider/bio.php">http://www.mun.ca/osc/dschneider/bio.php</a>
669.	Шнитке Альфред Гарриевич	10	<a href="http://forum.butsa.ru/index.php?s=1f2532eb767a958c546d9fc59dc4e2b7&amp;showtopic=154950&amp;st=15&amp;p=4842929&amp;">http://forum.butsa.ru/index.php?s=1f2532eb767a958c546d9fc59dc4e2b7&amp;showtopic=154950&amp;st=15&amp;p=4842929&amp;</a>
670.	Шредер Манфред (Manfred Robert Schröder)	5	<a href="http://www.acoustic.ua/articles/588">http://www.acoustic.ua/articles/588</a> , <a href="http://www.physik3.gwdg.de/~mrs/">http://www.physik3.gwdg.de/~mrs/</a>

1	2	3	4
671.	Шрейдер Юлий Анатольевич	2, 7	<a href="http://www.proatom.ru/modules.php?name=News&amp;file=article&amp;sid=587">http://www.proatom.ru/modules.php?name=News&amp;file=article&amp;sid=587</a> ,
672.	Шрёдингер Эрвин (Erwin Rudolf Josef Schrödinger)	5, 7	<a href="http://www.rasl.ru/science/Schreider_JuA.php">http://www.rasl.ru/science/Schreider_JuA.php</a> <a href="http://www.chm.bris.ac.uk/pt/harvey/elstruct/biogs.html">http://www.chm.bris.ac.uk/pt/harvey/elstruct/biogs.html</a> ,
673.	Шри Ауробиндо Гхош (англ. Sri Aurobindo Ghose)	10	<a href="http://www.stormfront.org/forum/t483661-2/">http://www.stormfront.org/forum/t483661-2/</a> <a href="http://neopalimaya.narod.ru/bibliot/biograf/aurobin.htm">http://neopalimaya.narod.ru/bibliot/biograf/aurobin.htm</a> ,
674.	Шурганова Галина Васильевна	5	<a href="http://mag-rostov.ru/Shri_Aurobindo.html">http://mag-rostov.ru/Shri_Aurobindo.html</a> Фото автора
675.	Эвбулид из Милета (Eubulides)	1, 7	<a href="http://www.ibdadilgi.com/genel.html">http://www.ibdadilgi.com/genel.html</a>
676.	Эйлер Леонард (Leonhard Euler)	1, 2	<a href="http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly">http://www.math.uconn.edu/MathLinks/mathematicians_gallery.php?Rendition=printerfriendly</a> ,
677.	Эйнштейн Альберт (Albert Einstein)	1, 3, 7, 9	<a href="http://freebooksfrom.net/wp-content/themes/default/books/science/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography_0684313200/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography%20Vol%202.pdf">http://freebooksfrom.net/wp-content/themes/default/books/science/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography_0684313200/New%20Dictionary%20of%20Scientific%20Biography%20Vol%202.pdf</a>
678.	Элдридж Нильс (Niles Eldredge)	Зак	<a href="http://www.sparkleddesign.com/portfolio/flash/f019_i2l/index.html">http://www.sparkleddesign.com/portfolio/flash/f019_i2l/index.html</a> ,
679.	Элленберг Гейнц (Heinz Ellenberg)	9	<a href="http://www.nobeliat.ru/year.php?year=1921">http://www.nobeliat.ru/year.php?year=1921</a> ,
680.	Элтон Чарльз (Charles Sutherland Elton)	3, 5, 10	<a href="http://www.fama.ru/?p=307">http://fama.ru/?p=307</a> <a href="http://www.nileseldredge.com/">http://www.nileseldredge.com/</a> ,
681.	Энгельгардт Владимир Александрович	10	<a href="http://www.vqronline.org/articles/2006/spring/eldredge-confessions-darwinist/#fn11">http://www.vqronline.org/articles/2006/spring/eldredge-confessions-darwinist/#fn11</a>
682.	Энгельс Фридрих (Friedrich Engels)	1, 7, 10	<a href="http://www.iwf.de/iwf/do/mkat/listing.aspx?Action=Quicklink&amp;Search=Biologie;%20Geschichte;%20Kulturgeschichte;%20Botanik;%20%C3%96kologie;%20Deutschland;%20Europa;&amp;SearchIn=Klassifikation">http://www.iwf.de/iwf/do/mkat/listing.aspx?Action=Quicklink&amp;Search=Biologie;%20Geschichte;%20Kulturgeschichte;%20Botanik;%20%C3%96kologie;%20Deutschland;%20Europa;&amp;SearchIn=Klassifikation</a>
683.	Энквист Брайан (Brian Joseph Enquist)	10	<a href="http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/ELTO1900.htm">http://people.wku.edu/charles.smith/chronob/ELTO1900.htm</a> ,
684.			<a href="http://bio.1september.ru/articlef.php?ID=200100703/">http://bio.1september.ru/articlef.php?ID=200100703/</a> <a href="http://vivovoco.rsl.ru/VV/PAPERS/BIO/ENGEL/MAIN.HTM">http://vivovoco.rsl.ru/VV/PAPERS/BIO/ENGEL/MAIN.HTM</a>
			<a href="http://vpn.int.ru/index.php?name=Biography&amp;op=page&amp;pid=750">http://vpn.int.ru/index.php?name=Biography&amp;op=page&amp;pid=750</a> ,
			<a href="http://www.marksizm.info/content/view/5914/2/">http://www.marksizm.info/content/view/5914/2/</a> <a href="http://www.nceas.ucsb.edu/projects/12290">http://www.nceas.ucsb.edu/projects/12290</a> ,
			<a href="http://www.popsci.com/scitech/article/2004-10/brian-enquist">http://www.popsci.com/scitech/article/2004-10/brian-enquist</a>



1	2	3	4
684.	Эпименид	7	<a href="http://www.biografguru.ru/about/epimenid/?q=4468">http://www.biografguru.ru/about/epimenid/?q=4468</a>
685.	Эрдёш Пол (Paul Erdős)	Зак	<a href="http://onionesquereality.files.wordpress.com/2010/04/paul-erdos.gif">http://onionesquereality.files.wordpress.com/2010/04/paul-erdos.gif</a>
686.	Эрмит Шарль (Charles Hermite)	5	<a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Hermite.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/PictDisplay/Hermite.html</a>
687.	Эрстед Ханс [Ганс] Христиан (Hans Christian Oersted [Ørsted])	10	<a href="http://catchier.blogspot.com/2009/08/google_14.html">http://catchier.blogspot.com/2009/08/google_14.html</a>
688.	Эфроимсон Майк (Mike A. Efromson)	6	<a href="http://www.peakyou.com/_efroymson">http://www.peakyou.com/_efroymson</a>
689.	Эфрон Брэдли (Bradley Efron)	2	<a href="http://www-stat.stanford.edu/people/faculty/efron/index.html">http://www-stat.stanford.edu/people/faculty/efron/index.html</a> , <a href="http://www.sbm.temple.edu/biostat/about-spaig.html">http://www.sbm.temple.edu/biostat/about-spaig.html</a>
690.	Эшби Уильям (William Ross Ashby)	1, 4, 8	<a href="http://www.chacocanyon.com/pointlookout/071010.shtml">http://www.chacocanyon.com/pointlookout/071010.shtml</a>
691.	Югай Герасим Андреевич	7	<a href="http://chudinov.ru/zasedanie-raen-posvyaachennoe-sozdaniyu-iddts">http://chudinov.ru/zasedanie-raen-posvyaachennoe-sozdaniyu-iddts</a>
692.	Юл Джордж (Udny George Yule)	2	<a href="http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/Posters2/Yule.html">http://www-history.mcs.st-andrews.ac.uk/Posters2/Yule.html</a>
693.	Юнатов Александр Афанасьевич	5	Ботанический журнал [1968, т. 53, № 10], Музей Ботанического института им. В.Л. Коморова РАН (Санкт-Петербург)
694.	Юхач-Наги Пал (Pal Juhasz-Nagy)	7, 8	<a href="http://members.iif.hu/visontay/ponticulus/rovatok/hidverok/suranyi_01.html">http://members.iif.hu/visontay/ponticulus/rovatok/hidverok/suranyi_01.html</a>
695.	Якимов Василий Николаевич	5	Фото из архива В.Н. Якимова
696.	Янтурин Сафаргали Искандерович	5	Фото автора

## Литература

*Не стоит пристально рассматривать год выхода в свет того или иного источника - поскольку речь идет о математических методах, то уместно напомнить, что теорема Пифагора не устарела и по сей день...*

**П. Горский**

[http://www.finexpertiza.ru/articles/typical\\_rating\\_mistakes/index.html](http://www.finexpertiza.ru/articles/typical_rating_mistakes/index.html)

- Абакумов А.И.** Дискретная модель популяции с учетом конкуренции за ресурс // Изв. АН СССР, сер. биол. – 1981. – № 6. – С. 933-937.
- Абрамишвили Г.Г.** Устойчивые газоны для спорта и отдыха. – М.: Стройиздат, 1970. – 101 с.
- Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.** Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. – Новосибирск: Наука, 1988. – 333 с.
- Абросов Н.С., Ковров Б.Г.** Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 190 с.
- Агол В.И.** О системе вирусов // Успехи соврем. биол. – 1974. – Т. 77, вып. 2. – С. 28-39.
- Аграновский А., Хади Р., Зайцев В., Телеснин Б.** Верификация программ с помощью моделей. – 2003. – <http://www.osp.ru/os/2003/12/183691>.
- Адлер Ю.П., Маркова Е.В., Грановский Ю.В.** Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. – М.: Наука, 1976. – 279 с.
- Азовский А.И.** Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. – 2001. – Т. 62, № 6. – С. 451-459.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В.** Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. Академии наук (ДАН). – 1997. – Т. 356, № 5. – С. 713-715.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В.** Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биол. – 1998. – Т. 59, № 2. – С. 117-136.
- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д.** Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных. – М.: Финансы и статистика, 1983. – 471 с.
- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д.** Прикладная статистика: Исследование зависимостей. – М.: Финансы и статистика, 1985. – 487 с.
- Айвазян С.А., Степанов В.С.** Инструменты статистического анализа данных // Мир ПК. – 1997. – № 8. – <http://www.tvp.ru/prog/progrfr.htm>.
- Айвазян С.А., Степанов В.С.** Программное обеспечение по статистическому анализу данных: методология сравнительного анализа и выборочный обзор рынка // ТВП (Теория вероятностей и её применения). – URL. – <http://www.cemi.rssi.ru/rus/publicat/e-pubs/ep97001t.htm>.

- Айзатуллин Т.А., Леонов А.В.** Кинетика и механизм трансформации соединений фосфора и потребления кислорода в водной экологической системе (математическое моделирование) // Водные ресурсы. – 1977. – № 2. – С. 41-55.
- Айзатуллин Т.А., Шамардина И.П.** Математическое моделирование экосистем континентальных водотоков и водоемов // Итоги науки и техники. Общая экология, биоценология, гидробиология. – М.: ВИНТИ, 1980. – Т. 5. – С. 154-228.
- Айламазян А.К., Стась Е.В.** Информатика и теория развития. – М.: Наука, 1989. – 174 с.
- Акофф Р., Саснени М.** Основы исследования операций. – М.: Мир, 1971. – 534 с.
- Аксёнов Г.П.** В.И. Вернадский о природе времени и пространства. Историко-научное исследование. – М.: ИИЕТ РАН, 2006. – 392 с.
- Акчурин И.А.** Место математики в системе наук // Вопр. философии. – 1967. – № 1. – С. 79-90.
- Алберг Д., Нильсон Э., Уолш Д.** Теория сплайнов и ее приложения. – М.: Мир, 1977. – 349 с.
- Александров А.Ю., Платонов А.В., Старков В.Н., Степенко Н.А.** Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ. – СПб.: "СОЛО", 2006. – 268 с.
- Александров В.В., Моисеев Н.Н.** Ядерный конфликт глазами климатологов и математиков // Вестн. АН СССР. – 1984. – № 11. – С. 65-76.
- Александров В.В., Стенчиков Г.Л.** О глобальных последствиях ядерной войны // Вычислит. математ. и мат. физика. – 1984. – № 1. – С. 140-143.
- Александрова В.Д.** Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1961. – Т. 66, вып. 3. – С. 101-113.
- Александрова В.Д.** О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове // Философские проблемы современной биологии. – М.; Л.: Наука, 1966. – С. 191-204.
- Александрова В.Д.** Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
- Александрова В.Д.** О методе моделирования в фитоценологии // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 3. – С. 369-375.
- Алексеев В.В.** Исследование модели двухкомпонентных фитоценозов // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36, № 6. – С. 914-919.
- Алексеев В.В.** Физика и экология. – М.: Знание, 1978. – 48 с.
- Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.** Физическое и математическое моделирование экосистем. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. – 368 с.
- Алёкин О.А.** Основы гидрохимии. – Л.: Гидрометеоиздат, 1970. – 443 с.
- Алёхин В.В.** Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. бот. – 1935. – № 5. – С. 21-34.
- Алёхин В.В.** Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – 211 с.
- Алимов А.Ф.** Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Изв. РАН, Сер. биол. – 1998. – № 4. – С. 434-439.
- Алимов А.Ф.** Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб: Наука, 2000. – 147 с.
- Алимов А.Ф.** Об экологии всерьёз // Вестн. РАН. – 2003. – Т. 72, № 12. – С. 1075-1080.
- Алимов А.Ф., Старобогатов Я.И., Кержнер И.М. и др.** Проблемы исследований разнообразия животного мира России // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 2. – С. 5-13.

- Алимов А.Ф., Умнов А.А.** Использование моделирования при изучении продуктивности популяций моллюсков // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 6. – С. 886-894.
- Алимов Ю.И.** О проблемах приложения теории вероятностей, рассмотренных в работах В.Н. Тутубалина // Автоматика. – 1978. – № 4. – С. 71-82.
- Алимов Ю.И.** Альтернатива методу математической статистики. – М.: Знание, 1980. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. математ., киберн.; вып. 3).
- Аллахвердов В.М.** Методологическое путешествие по океану бессознательного к таинственному острову сознания. – М.: Речь, 2003. – 368 с.
- Алпатов В.В.** [Рецензия] // Экология. – 1970. – № 3. – С. 108-109. – Рец. на кн.: А.Л. Чижевский, Ю.Г. Шишина. В ритме Солнца. – М.: Наука, 1969.
- Альтшуллер Г.С.** Как делаются открытия (мысли о методике научной работы). – 1960. – <http://www.altshuller.ru/triz/investigations1.asp>.
- Альтшуллер Г.С.** Творчество как точная наука. – М.: Сов. радио, 1979. – 178 с.
- Альтшуллер Г.С.** Найти идею / 2-е изд. – Новосибирск: Наука, 1991. – 225 с.
- Альтшуллер Г.С., Злотин Б.Л., Зусман А.В.** Поиск новых идей: от озарения к технологии (теория и практика решения изобретательских задач). – Кишинев: Картя Молдовеныяскэ, 1989. – 380 с.
- Аматуни Т.В.** О возможности регулирования хищником численности жертвы в пространственно распределенной экосистеме // Математическое моделирование в биогеоэкологии. Тез. докл. Всесоюз. шк. – Петрозаводск: АН СССР, 1985. – С. 174-175.
- Андреев В.** Глава 1. Коллективизм рыб и модели поведения хищников. – URL. – <http://www.vlasenko.ru/1557-txt/1557-023.htm>.
- Андреев Ю.Б., Краснитский А.М., Светлосанов В.А., Утехин В.Д.** Прогноз продвижения древесно-кустарниковых растений в степные сообщества на основе математической модели // Биота основных геосистем центральной лесостепи. – М.: Ин-т географии АН СССР, 1976. – С. 74-82.
- Андрианов И.В., Баранцев Р.Г., Маневич Л.И.** Асимптотическая математика и синергетика: путь к целостной простоте. – М.: Едиториал УРСС, 2004. – 304 с. (Сер.: Синергетика: от прошлого к будущему.)
- Антоновский М.Я., Семенов С.М.** Математические методы экологического прогнозирования. – М.: Знание, 1978. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. математ., киберн.; вып. 8).
- Антонцев С.А., Мейрманов А.М.** Математические модели совместного движения поверхностных и подземных вод. – Новосибирск: НГУ, 1979. – 78 с.
- Ануфриев А.С., Глушук А.А., Устименко А.А. и др.** Синергетический подход в описании биологических динамических систем // Экол. вестн. Югории – 2007 – Т. 3, № 3-4 – С. 18-23.
- Артамонов Н.** Всегда во всем должна быть мера! // Газ. "Пермский университет". – 1998. – № 9 (1676). – С. 3. – [www.psu.ru/pu/1676/10.html](http://www.psu.ru/pu/1676/10.html).
- Артюхов В.В.** Общая теория систем: Самоорганизация, устойчивость, разнообразие, кризисы. – М.: URSS, 2009. – 224 с.
- Аруцев А.А., Ермолаев Б.В., Кутателадзе И.О., Слуцкий М.С.** Концепции современного естествознания. Учебное пособие. – М.: МГОУ, 1999. – <http://nrc.edu.ru/est/pos>.
- Астауров Б.Л.** Предисловие редактора русского перевода // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. – М.: Мир, 1970. – С. 5-7.
- Астауров Б.Л.** Теоретическая биология и некоторые очередные задачи // Вопр. философии. – 1972. – № 2. – С. 61-74.

- Ашмарин И.П., Воробьев А.А.** Статистические методы в микробиологических исследованиях. – М.: Медгиз, 1962. – 180 с.
- Ащепкова Л.Я., Гурман В.И., Кожова О.М.** Энергетическая модель пелагического сообщества оз. Байкал // Модели природных систем. – Новосибирск: Наука, 1978а. – С. 51-57. **Ащепкова Л.Я., Кожова О.М., Меншуткин В.В.** Модель сезонной динамики экосистемы озера Байкал // Модели природных систем. – Новосибирск: Наука, 1978б. – С. 57-65.
- Ащепкова Л.Я., Кузванова Е.Н.** О некоторых закономерностях многолетних колебаний биомассы фито- и зоопланктона оз. Байкал // Изменчивость природных явлений во времени. – Новосибирск: Наука, 1983. – С. 163-168.
- Аэрокосмический мониторинг лесов / Под ред. А.С. Исаева, В.И. Сухих. – М.: Наука, 1991. – 241 с.
- Бабаев А.Г., Герасимов И.П., Нечаева Н.Т. и др.** Изучение и освоение пустынь и полупустынь в СССР // Проблемы освоения пустынь. – 1978. – № 3. – С. 17-24.
- Багоцкий С.В.** Периодическая система в биологии // Химия и жизнь. – 2006. – № 11. – С. 54-56.
- Багров Н.А.** О комплексном методе прогнозов // Метеорология и гидрология. – 1962. – № 4. – С. 14-21.
- Багров Н.А., Кондратович К.В., Педь Д.А., Угрюмов А.И.** Долгосрочные метеорологические прогнозы. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – 248 с.
- Бажанов А.** Об искусственно возделываемых лугах // Что можно заимствовать у иностранцев по части земледелия. – Спб.: Тип. Ф. Стелловского, 1863. – С. 175-222.
- Баженов Л.А., Бирюков Б.В.** Некоторые философские вопросы моделирования биологических объектов // Математическое моделирование жизненных процессов. – М.: Мысль, 1968. – С. 45-64.
- Базыкин А.Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. – 181 с.
- Базыкин А.Д.** Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. – М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., 2003. – 368 с.
- Базыкин А.Д., Березовская Ф.С.** Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник–жертва // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – Т. 2. – С. 161-175.
- Базыкин А.Д., Кузнецов Ю.А., Хибник А.И.** Портреты бифуркаций: (Бифуркационные диаграммы динамических систем на плоскости). – М.: Знание, 1989. – 48 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Математика, кибернетика»; № 3).
- Баканов А.И.** О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биол. внутр. вод. – 2000. – № 2. – С. 5-19.
- Балушкина Е.В.** Функциональное значение личинок хирономид / Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Л.: Наука, 1987. – Т. 142. – 179 с.
- Балушкина Е.В.** Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Реакция озерных экосистем на изменение внешних условий / Тр. Зоол. ин-та РАН. – Л.: Наука, 1997. – Т. 272. – С. 266-292.
- Балушкина Е.В.** Структура сообществ донных животных и оценка экологического состояния р. Ижоры: оценка качества вод р. Ижоры по структурным характеристикам донных животных в разные годы // Биол. внутр. вод. – 2002. – № 4. – С. 61-68.
- Балушкина Е.В.** Структура сообществ донных животных и оценка экологического состояния р. Ижоры: влияние гидрофизических и гидрохимических параметров воды

- на структурные характеристики сообществ донных животных // Биол. внутр. вод. – 2003. – № 1. – С. 74-80.
- Балушкина Е.В.** Оценка состояния эстуария р. Невы в 1994-2005 гг. по структурным характеристикам сообществ донных животных // Биол. внутр. вод. – 2009. – № 4. – С. 64-72.
- Банди Б.** Методы оптимизации. – М.: Радио и связь, 1988. – 187 с.
- Барабашева Ю.М., Девяткова Г.Н., Тутубалин В.Н., Угер Е.Г.** Некоторые модели динамики численностей взаимодействующих видов с точки зрения математической статистики // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 2. – С. 123-139.
- Баранов Ф.И.** К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. Отдела рыбоводства и рыболовства науч.-промысловых исслед., 1918. – Т. 1, № 1. – С. 84-128.
- Баранов Ф.И.** К вопросу о динамике рыбного промысла // Бюлл. рыб. хоз-ва. – 1925. – № 8. – С. 26-38.
- Баранов Ф.И.** Избранные труды: в 4-х т. – М.: Пищ. Пром-сть, 1971. – Т. 3. Теория рыболовства. – 304 с.
- Баранцев Р.Г.** Нелинейность-когерентность-открытость как системная триада синергетики // Мост. – 1999. – № 29. – С. 54-55.
- Барсков И.С., Жерихин В.В., Раутиан А.С.** Проблемы эволюции биологического разнообразия // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 2. – С. 14-39.
- Бартини Р.О. ди, Кузнецов П.Г.** Множественность геометрий и множественность физик // Моделирование динамических систем. Вып. 2. Теоретические вопросы моделирования. Труды семинара "Кибернетика электроэнергетических систем". – Брянск: АН СССР, 1974. – С. 18-29. – [http://situation.ru/app/rs/lib/pobisk/ur\\_model\\_sys/ur\\_model\\_sys.htm](http://situation.ru/app/rs/lib/pobisk/ur_model_sys/ur_model_sys.htm).
- Бартлетт М.С.** Введение в теорию случайных процессов. – М.: Изд-во иностр. лит., 1958. – 384 с.
- Барцев С.И., Дегерменджи А.Г., Ерохин Д.В.** Глобальная минимальная модель многолетней динамики углерода в биосфере // Докл. Академии наук (ДАН). – 2005. – Т. 401, № 2. – С. 233-237.
- Барцев С.И., Дегерменджи А.Г., Иванова Ю.Д., Щемель А.Л.** Влияние неопределенности оценки параметров минимальной биосферной модели на прогноз биосферной динамики // Изв. СамНЦ РАН. – 2009. – Т. 11, № 1 (7). – С. 1413-1418.
- Барцева О.Д.** Исследование отношений между структурой и функцией эволюционно возникших систем с помощью нейросетевой модели: Дис. ... канд. физ.-мат. наук. – Красноярск, 2002. – 124 с.
- Баталин Г.А.** Эмпирико-статистическое моделирование психологических типов в задачах управления персоналом: Дис. ... канд. техн. наук. – СПб., 2001. – 136 с.
- Бауэр Э.С.** Теоретическая биология. – М.; Л.: ВНИИ эксперим. медицины, 1935. – 206 с.
- Башалханов И.А.** Моделирование продукционного процесса степного фитоценоза // Модели природных систем. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 100-106.
- Башаринов А.Е., Флейшман Б.С.** Методы статистического последовательного анализа и их приложения. – М.: Сов. радио, 1962. – 348 с.
- Бейли Н.** Статистические методы в биологии. – М.: Мир, 1963. – 271 с.
- Бейли Н.** Математика в биологии и медицине. – М.: Мир, 1970. – 327 с.
- Беклемишев В.Н.** О классификации биоэкологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 56, вып. 5. – С. 3-30.
- Беклемишев В.Н.** Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1964. – Т. 69, вып. 2. – С. 22-38.

- Беллман Р. Динамическое программирование. – М.: Изд-во ин. лит-ры, 1960. – 400 с.
- Белолипецкий В.М., Дулов В.Г. Дополнительные главы естествознания. Применение законов сохранения в математическом моделировании. – Красноярск: Краснояр. ун-т, 1987. – 69 с.
- Белолипецкий В.М., Шокин Ю.И. Математическое моделирование в задачах охраны окружающей среды. – Новосибирск: ИНФОЛИО-пресс, 1997. – 239 с.
- Белогелов Н.В. Проблема адекватности математических моделей экологических систем // Международная конференция по прикладной математике и информатике, посвященная 100-летию со дня рождения академика А.А. Дородницына (ВЦ РАН, Москва, 7-11 декабря 2010 г.). Тезисы докладов. – М.: ВЦ РАН, 2010. – С. – 174-175. – <http://www.ccas.ru/dorodnicyn-100/paper/dorodnicyn100.pdf>.
- Белогелов Н.В., Саранча Д.А. Исследование особенностей пространственного поведения в некоторых моделях экосистем // Математическое моделирование в биогеоэкологии. Тез. докл. Всесоюз. шк. – Петрозаводск: АН СССР, 1985. – С. 194-195.
- Белоус В.Н., Лактионов А.П. Новый вид *Astragalus (Fabaceae)* из Северо-Западного Прикаспия // Ботан. журн. – 2009. – Т. 94, № 5. – С. 133-137.
- Беляев В.И. Теория сложных геосистем. – Киев: Наук. думка, 1978. – 157 с.
- Беляев В.И. Математическое моделирование экосистем морей и океанов // Итоги науки и техники. Общая экология, биоэкология, гидробиология. – М.: ВИНТИ, 1980. – Т. 5. – С. 7-83.
- Беляев В.И. Моделирование морских систем. – Киев: Наук. думка, 1987. – 201 с.
- Беляев В.И., Ивахненко А.Г., Флейшман Б.С. Имитация, самоорганизация и потенциальная эффективность // Автоматика. – 1979а. – № 6. – С. 9-17.
- Беляев В.И., Ивахненко А.Г., Флейшман Б.С. Кибернетика, экология и оптимальное природопользование // XXXIV Всесоюзная научная сессия, посвященная Дню радио. – М.: Сов. радио, 1979б. – С. 13-16.
- Беляев В.И., Кондуфорова Н.В. Математическое моделирование экологических систем шельфа. – Киев: Наук. думка, 1990. – 239 с.
- Беляев В.И., Худошина М.Ю. Основы логико-информационного моделирования сложных геосистем. – Киев: Наук. думка, 1989. – 157 с.
- Берзина Н.А. Гидробиология. 3-е изд. – М.: Пищ. пром-сть, 1973. – 496 с.
- Березовская Ф.С., Исаев А.С., Карев Г.П., Хлебопрос Р.Г. Роль таксиса в динамике численности лесных насекомых // Докл. РАН. – 1999. – Т. 365, № 3. – С. 416-419.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Бегущие волны в полиномиальных популяционных моделях // Докл. РАН. – 1999. – Т. 368, № 3. – С. 318-322.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Полиномиальные модели популяций с автотаксисом: решения «бегущие волны» // Матем. моделир. – 2000. – Т. 12, № 1. – С. 78-93.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П., Хлебопрос Р.Г. Модели популяций насекомых-фитофагов с таксисом. Бегущие волны и устойчивость // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – СПб.: Гидрометеоздат, 2000. – Т. 17.
- Бернал Дж. Наука в истории общества. – М.: Изд-во иност. лит-ры, 1956. – 735 с.
- Бернштейн Н.А. Новые линии развития в физиологии и их отношения с кибернетикой // Вопр. философии. – 1962. – № 3. – С. 35-42.
- Библер В.С. Мышление как творчество. Введение в логику мысленного диалога. – М.: Политиздат, 1975. – 399 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции, сообщества: В 2-х т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.

- Биоиндикация: теория, методы, приложения / Под ред. Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – 266 с.
- Бир С. Кибернетика и управление производством. – Москва: Наука, 1965. – 391 с.
- Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – 223 с.
- Благовещенский Ю.Н., Дмитриев Е.А., Самсонова В.П. Применение непараметрических методов в почвоведении. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. – 95 с.
- Благовещенский Ю.Н., Самсонова В.П., Дмитриев Е.А. Непараметрические методы в почвенных исследованиях. – М.: Наука, 1987. – 96 с.
- Блажек Б., Гадач Э., Голубичкова Б. Гносеологические предпосылки сбора данных в фитоценологии // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38, № 5. – С. 724-734.
- Бобылев С.Н. Подмосковные пожары и Йоханнесбург (Экология крепнет экономическими законами) // 2002. – <http://www.inauka.ru/catalogue/article32421/print>.
- Бобылев С.Н., Гирусов Э.В., Перелет Р.А. Экономика устойчивого развития. Учебное пособие. – М.: Ступени, 2004. – 303 с.
- Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. – М.: Наука, 1996. – 131 с.
- Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Бурменский В.А. Простая модель пространственной динамики системы «потребитель – ресурс» // Докл. Академии наук (ДАН). – 2000. – Т. 373, № 6. – С. 841-843.
- Боголюбов А.Г. О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видового разнообразия сообществ // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 5-18.
- Боголюбов А.Г. Столетие биометрии в России // Изв. СамНЦ РАН. – 2002. – Т. 4, № 2 (8). – С. 189-198.
- Боголюбов А.Г. К столетию начала биометрических работ в России // Ботан. журн. – 2003. – Т. 88, № 7. – С. 133-140.
- Бокс Д., Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление / В 2-х т. – М.: Мир, 1974. – Т. 1. – 288 с.; Т. 2. – 316 с.
- Болтенков Е.М. О предпосылках формирования теоретической биологии. – Воронеж: Истоки, 1997. – 140 с.
- Больцман Л. Статьи и речи. – М.: Наука, 1970. – 406 с.
- Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. – М.: Наука, 1972. – 200 с.
- Большаков В.Н. Экологическое прогнозирование. – М.: Знание, 1983. – 62 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол.; вып. 5).
- Большаков В.Н., Криницин С.В., Кряжковский Ф.В., Мартинес Рика Х.П. Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки // Экология. – 1996. – № 3. – С. 165-170.
- Большаков В.Н., Кубанцев В.С. Половая структура млекопитающих и её динамика. – М.: Наука, 1984. – 232 с.
- Большаков В.Н., Шварц С.С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*) // Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. – 1962. – Вып. 29. – С. 29-44.
- Бондаренко Н.Ф., Жуковский Е.Е., Мушкин И.Г. и др. Моделирование продуктивности агроэкосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 262 с.



- Борзенков В.Г.** Биология и физика (Логико-методологический анализ развития биологического знания). – М.: Знание, **1982**. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол.; вып. 10).
- Борзенков В.Г., Северцов А.С.** Теоретическая биология: размышления о предмете. – М.: Знание, **1980**. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол.; вып. 9).
- Борн М.** Физика в жизни моего поколения. – М.: Изд-во ин. лит-ры, **1963**. – 536 с.
- Боровиков В.П.** Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов / 2-е изд. – СПб.: Питер, **2003**. – 688 с.
- Борщёв А.В.** Практическое агентное моделирование и его место в арсенале аналитика // Exponenta PRO. – **2004а**. – № 3-4 (7-8). – С. 38-47.
- Борщёв А.В.** От системной динамики и традиционного ИМ – к практическим агентным моделям: причины, технология, инструменты. – **2004б**. – <http://www.gpss.ru/paper/borshevarc.pdf>.
- Борщёв А.В.** Применение имитационного моделирования в России – состояние на 2007 г. // 3-я Всероссийская научно-практическая конференция по имитационному моделированию ИММОД 2007; Санкт-Петербург, 17-19 октября 2007 г. – СПб.: ФГУП ЦНИИ технологии судостроения, **2007**. – С. 11-16.
- Брацун Д.А., Колесников А.К., Люшнин А.В., Шкараба А.М.** Моделирование процессов структурообразования в лесах Пермского края на основе клеточных автоматов и уравнения реакции-диффузии // 3-я Всероссийская научно-практическая конференция по имитационному моделированию ИММОД 2007; Санкт-Петербург, 17-19 октября 2007 г. – СПб.: ФГУП ЦНИИ технологии судостроения, **2007**. – С. 29-33.
- Брацун Д.А., Колесников А.К., Люшнин А.В., Шкараба А.М.** Моделирование пространственно-временной динамики лесного массива // Вестн. Пермского университета. Механика. – **2009**. – Вып. 3 (29). – С. 24-31.
- Бриллюэн Л.** Новый взгляд на теорию относительности. – М.: Мир, **1972**. – 144 с.
- Бродский И.** Кошачье «Мяу» // Собрание сочинений в 7 т. – СПб.: Пушкинский фонд, **2000**. – Т. 6. – С. 247-258.
- Брукс Ф.П., мл.** Как проектируются и создаются программные комплексы. Мифический человек-месяц. Очерки по системному программированию – М.: Наука, **1979**. – 152 с.
- Брусиловский П.М.** О вероятности выживания системы, готовящейся к наступлению катастроф // Модели организации, управления и методы их исследования. – Уфа: Изд-во Башкир. ун-та, **1975**. – С. 101-109.
- Брусиловский П.М.** Становление математической биологии. – М.: Знание, **1985**. – 62 с.
- Брусиловский П.М.** О математическом обеспечении задач прогнозирования временных рядов // Прогнозирование экологических процессов. – Новосибирск: Наука, **1986**. – С. 12-17.
- Брусиловский П.М.** Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, **1987**. – 104 с.
- Брусиловский П.М., Кожова О.М.** Проблемы прогнозирования состояния экосистем // Приемы прогнозирования экологических систем. – Новосибирск: Наука, **1985**. – С. 15-23.
- Брусиловский П.М., Орехов Ю.В.** О предсказании событий коллективом предикторов // Преодоление сложности в задачах организации и управления: Межвуз. науч. сб. – Уфа: Изд-во Башк. ун-та, **1983**. – С. 94-96.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Вероятностная модель достижения растительностью устойчивого состояния // III Всесоюзная конференция по биологической и медицинской кибернетике: Тез. докл. Т. 3. – М.; Сухуми: АН СССР, **1978**. – С. 229-232.

- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Вероятностные модели предотвращения катаклизмов. – Препринт Ин-та биол. БФАН СССР. – Уфа, **1979а**. – 28 с.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Сравнительная характеристика имитационных и самоорганизующихся моделей экологических систем // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. респ. совещ. Ч. II-III. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, **1979б**. – С. 169-170.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** О возможности построения модели, удовлетворительно описывающей колебания в одной реальной системе хищник-жертва // Динамика эколого-экономических систем. – Новосибирск: Наука, **1981а**. – С. 84-91.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Проверка неадекватности имитационных моделей динамической системы с помощью алгоритмов МГУА // Автоматика. – **1981б**. – № 6. – С. 43-48.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Имитация, самоорганизация и экология. – Препринт Ин-та биол. БФАН СССР. – Уфа, **1981в**. – 40 с.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Модельный штурм при исследовании экологических систем // Журн. общ. биол. – **1983**. – Т. 44, № 2. – С. 266-274.
- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С., Усманов И.Ю.** [Рецензия] // Агрохимия. – **1986**. – № 6. – С. 136-138. – Рец. на кн.: Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. – Л., 1983. – 176 с.; Платонов В.А., Чудновский А.Ф. Моделирование агрометеорологических условий и оптимизация агротехники. – Л., 1984. – 280 с.; Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Л., 1984. – 264 с.
- Бубенщикова И.А., Пономарева И.С., Тарасевич Ю.Ю.** Математические модели естественных наук. Компьютерный практикум. Учебно-методическое пособие. – Астрахань: Астрах. гос. ун-т, **2010**. – 45 с.
- Буданов В.Г.** Синергетика: история, принципы, современность. – URL. – <http://spkurdyumov.narod.ru/SinBud.htm>.
- Будилова Е.В., Дрогалина Ж.А., Терёхин А.Т.** Основные направления современной экологии и её математический аппарат: анализ публикаций // Журн. общ. биол. – **1995**. – Т. 56, № 2. – С. 179-189.
- Будко В.В.** Философия науки: Учебное пособие. – Харьков: Консум, **2005**. – 268 с.
- Букатова И.Л.** Эволюционное моделирование и его приложения. – М.: Наука, **1979**. – 231 с.
- Букатова И.Л.** Эволюционное моделирование: идеи, основы теории, приложения. – М.: Знание, **1981**. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. математ., киберн.; вып. 10).
- Букатова И.Л.** Обучающиеся, адаптивные и самоорганизующиеся эволюционные вычисления // Обзор прикладной и промышленной математики. – **1996**. – Т. 3, вып. 5. – С. 706-724.
- Букатова И.Л., Михасев Ю.И., Шаров А.М.** Эвоинформатика: Теория и практика эволюционного моделирования. – М.: Наука, **1991**. – 206 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.** Задачи оптимизации взаимодействия человека и живой природы и стратегия сохранения биоразнообразия // Успехи совр. биол. – **1994**. – Т. 114, вып. 2. – С. 133-143.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.** Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде // Успехи соврем. биол. – **1997**. – Т. 117, вып. 1. – С. 18-32.
- Булгаков Н.Г., Максимов В.Н., Левич А.П.** Региональный экологический контроль на основе биотических и абиотических данных мониторинга // Экологический монито-

ринг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Учебное пособие. Часть V. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, **2003**. – С. 93-259.

- Булгаков Н.Г., Рисник Д.В., Левич А.П., Милько Е.С.** Анализ экологического состояния вод для отдельных створов Нижней Волги на основе биоиндикации по показателям видового разнообразия фитопланктона // *Вода: химия и экология*. – **2010**. – № 12. – С. 27-34.
- Бульон В.В.** Моделирование потоков энергии в озерных экосистемах как инструмент гидробиологических исследований // *Водные ресурсы*. – **2005**. – Т. 32, № 3. – С. 361-370.
- Бульон В.В.** Первичная продукция и рыбопродуктивность: моделирование и прогноз // *Биология внутренних вод*. – **2006а**. – № 1. – С. 48-56.
- Бульон В.В.** Прогнозирование биологической продуктивности озерных экосистем при изменяющихся внешних условиях // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18-22 сентября 2006 г.), тезисы докладов, т. I. – Тольятти: ИЭВБ РАН, **2006б**. – С. 62.
- Бурков В.Д., Крапивин В.Ф.** Экоинформатика: алгоритмы, методы и технологии. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, **2009**. – 432 с.
- Бурова Г.П.** Концепты «лекарство» и «аптека» в фармацевтическом дискурсе // *Культурная жизнь Юга России*. – **2008**. – № 1 (26). – С. 121-126.
- Бурцева Е.И.** Опыт количественного анализа растительности солончаковых лугов в пойме Средней Лены // *Экология и ценология лугов Центральной Якутии*. – Якутск: Изд-во Якутс. госун-та, **1978**. – С. 128-164.
- Бурцева Е.А., Кононов К.Е., Розенберг Г.С.** Статистический анализ растительности солончаковых лугов поймы реки Лены. II. Геоботаническая индикация // *Биол. науки*. – **1978**. – № 6. – С. 132-139.
- Бусленко Н.П.** Автоматизация имитационного моделирования сложных систем. – М.: Наука, **1977**. – 240 с.
- Бусленко Н.П.** Моделирование сложных систем / 2-е изд. – М.: Наука, **1978**. – 399 с.
- Быков Б.А.** Экологический словарь. – Алма-Ата: Наука, **1988**. – 212 с.
- Быкова С.** Приведи планету в порядок. О том, как защитить природу, думали еще в древности [Рецензия] // *Газ. "Поиск"*. – **2005**. – № 28-29 (842-843). – С. 16.
- Бэрроу Д., Веб Д.** Непостоянные постоянные // *В мире науки*. – **2005**. – № 9. – <http://www.sciam.ru/2005/9/cosmology.shtml>.
- Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2005 год) / Ковалевская Р.З., Михеева Т.М., Жукова Т.В. и др. / Отв. ред. Остапеня А.П. – Минск: Белорус. госун-т, **2007**. – 62 с.
- Бююль А., Цефель П.** SPSS 10: искусство обработки информации. Анализ статистических данных и восстановление скрытых закономерностей. – СПб.: ООО "ДиаСофтЮп", **2005**. – 608 с.
- Бялко А.В., Трубников Б.А., Трубникова О.Б.** Эмпирический «закон Парето-Ципфа-Кудрина» и общая теория конкуренции // *Общ. и прикл. ценология*. – **2007**. – № 4. – С. 20-24.
- Вавилин В.А., Георгиевский А.Б.** Упрощенная динамическая модель ценопопуляции черного саксаула // *Лесоведение*. – **1974**. – № 3. – С. 74-79.
- Вавилин В.А., Георгиевский А.Б.** Математическая модель ценопопуляции черного саксаула // *Ресурсы биосферы*. – Л.: Наука, **1975**. – Вып. 1. – С. 160-163.

- Вавилов Н.И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920. – Саратов, 1920. – 16 с.
- Ваганов Е.А.** Механизмы и имитационная модель формирования структуры годичных колец у хвойных // Лесоведение. – 1996. – № 1. – С. 3-15.
- Ваганов Е.А., Свицерская И.В., Кондратьева Е.Н.** Погодные условия и структура годичного кольца деревьев: имитационная модель трахеидограмм // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 37-45.
- Ваганов Е.А., Терсков И.А.** Анализ роста дерева по структуре годичных колец. – Новосибирск: Наука, 1977. – 94 с.
- Ваганов Е.А., Шашкин А.В.** Рост и структура годичных колец хвойных. – Новосибирск: Наука, 2000. – 227 с.
- Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Свицерская И.В.** Сезонный рост и формирование годичных колец: кинетический подход и имитационное моделирование // Биофизика клеточных популяций и надорганизменных систем. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 140-150.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г.** Дендроклиматические и дендрэкологические исследования в Северной Евразии // Лесоведение. – 2005. – № 4. – С. 18-28.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С.** Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. – Новосибирск: Наука, 1996. – 245 с.
- Вайну Я.Я.-Ф.** Корреляция рядов динамики. – М.: Статистика, 1977. – 119 с.
- Вальтер Г.** Общая геоботаника. – М.: Мир, 1982. – 264 с.
- Вапник В.Н.** Восстановление зависимостей по эмпирическим данным. – М.: Наука, 1979. – 448 с.
- Вапник В.Н., Червоненкис А.Я.** Теория распознавания образов. – М.: Наука, 1974. – 416 с.
- Василевич В.И.** Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Василевич В.И.** Метод автокорреляции при изучении динамики растительности // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. К 90-летию со дня рождения академика В.Н. Сукачева / Тр. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 38 / Отв. ред. Т.А. Работнов. – М.: Наука, 1970. – С. 17-23.
- Василевич В.И.** Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 7-83.
- Василевич В.И.** Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
- Василевич В.И.** Видовое разнообразие растительности // Сиб. экол. журн. – 2009. – № 4. – С. 509-517.
- Василевич В.И., Юрковская Т.К.** Александр Петрович Шенников (1888-1962). – М.: Наука, 2007. – 114 с.
- Васильев В.И., Ильясов Б.Г.** Интеллектуальные системы управления с использованием генетических алгоритмов. Учебное пособие. – Уфа: УГАТУ, 1999. – 105 с.
- Вейль Г.** Симметрия. – М.: Наука, 1968. – 192 с.
- Вейль Г.** Математический способ мышления (выступление на конференции, посвященной 200-летию Пенсильванского университета 17.09.1940 г.) // Математическое мышление / Под ред. Б.В. Бирюкова и А.Н. Паршина. – М.: Наука, 1989. – С. 6-24 [Weyl H. The mathematical way of thinking // Science. – 1940. – V. 92, № 2394. – P. 437-446].
- Вендров А.М.** CASE-технологии. Современные методы и средства проектирования информационных систем. – 2002. – <http://fp.grsu.by/UchProc/konspekt/i02>.

- Вентцель А.Д., Фрейдлин М.И.** Флуктуации в динамических системах под воздействием малых случайных возмущений. – М.: Наука, 1979. – 424 с.
- Вернадский В.И.** Биосфера. – Л.: Науч. химико-технич. изд-во, 1926а. – 146 с.
- Вернадский В.И.** О размножении организмов и его значении в механизме биосферы. Ст. 1-2 // Изв. АН СССР. Сер. 6. – 1926б. – Т. 20, № 9. – С. 697-726; № 12. – С. 1053-1060;
- Вернадский В.И.** Бактериофаг и скорость передачи жизни в биосфере // Природа. – 1927. – № 6. – С. 434-446.
- Вернадский В.И.** О состояниях физического пространства. – 1938. – [http://vvvasilyev.narod.ru/Kulturolog/Vernadski/PVPiS\\_5.htm](http://vvvasilyev.narod.ru/Kulturolog/Vernadski/PVPiS_5.htm).
- Вернадский В.И.** Избранные сочинения / Под ред. А.П. Виноградова. – М.: АН СССР, 1954. – Т. 1. – 696 с.
- Вернадский В.И.** Переписка В.И. Вернадского и Б.Л. Личкова (1818-1939). – М.: Наука, 1979. – 269 с.
- Вернадский В.И.** Философские мысли натуралиста. – М.: Наука, 1988. – 520 с.
- Вернадский В.И.** О научном мировоззрении // На переломе. Философские дискуссии 20-х годов. Философия и мировоззрение / Состав. П.В. Алексеев. – М.: Политиздат, 1990. – С. 180-203.
- Вернадский В.И.** О размножении организмов и его значении в строении биосферы // Вернадский В.И. Труды по биогеохимии и геохимии почв. – М.: Наука, 1992. – С. 75-101.
- Вернадский В.И.** Дневники 1921-1925. – М.: Наука, 1998. – С. 184.
- Вернадский В.И.** Биосфера. Мысли и наброски. Сборник научных работ В.И. Вернадского. – М.: Изд. дом "Ноосфера", 2001. – 244 с.
- Визгин В.П.** Единые теории в 1-й трети XX в. – М.: Наука, 1985. – 304 с.
- Виктор Сергеевич Ивлев. К 100-летию со дня рождения. Сборник воспоминаний. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. – 84 с.
- Винберг Г.Г.** Интенсивность обмена и размеры ракообразных // Журн. общ. биол. – 1950. – Т. 11, № 5. – С. 367-380.
- Винберг Г.Г.** Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных // Журн. общ. биол. – 1976. – Т. 37, № 1. – С. 56-69.
- Винберг Г.Г.** Опыт применения разных систем биологической информации загрязнения вод в СССР // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. – Л.: Наука, 1979. – С. 43-51.
- Винберг Г.Г.** Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журн. общ. биол. – 1981. – Т. 42, № 1. – С. 5-18. (2000. – Т. 61, № 5. – С. 549-560).
- Винберг Г.Г.** "Устойчивое неравновесие" живого. Рецензия на кн.: Э.С.Бауэр. Теоретическая биология. Будапешт: Изд-во АН Венгрии, 1982, 269 с. // Природа. – 1984. – № 2. – С. 120-122.
- Винберг Г.Г.** Общие особенности продукционного процесса в Нарочанских озерах // Экологическая система Нарочанских озер. – Минск: Изд-во "Университетское", 1985. – С. 269-284.
- Винберг Г.Г., Меншуткин В.В.** Значение математического моделирования для разработки научных основ рационального использования биологических ресурсов пресных вод. Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований // Зоология. – 1974. – Вып. 1. – С. 25-44.

- Винер Н.** Кибернетика или управление и связь в животном и машине. – М.: Сов. радио, 1968. – 326 с.
- Виттих В.А.** Интеграция знаний на основе компьютерных теорий артефактов. Препринт № 1. – Самара: Сам. филиал Ин-та машиноведения РАН, 1995. – 16 с.
- Виттих В.А.** Управление открытыми системами на основе интеграции знаний // Автометрия. – 1998. – № 3. – С. 38-49.
- Виттих В.А.** Инженерная эпистемология // Проблемы управления и моделирования в сложных системах: Труды III Международной конференции. – Самара: Самар. НЦ РАН, 2001. – С. 92-101.
- Виттих В.А.** Процессы управления в социотехнических системах // Проблемы управления и моделирования в сложных системах: Труды VII Международной конференции. – Самара: Самар. НЦ РАН, 2005. – С. 32-42.
- Виттих В.А.** Парадигма ограниченной рациональности принятия решений: препринт. – Самара: ИПУСС РАН, 2009а. – 26 с.
- Виттих В.А.** Аксиологические и верифицируемые научные знания // Проблемы управления и моделирования в сложных системах: Труды XI Международной конференции. – Самара: Самар. НЦ РАН, 2009б. – С. 449-454.
- Виттих В.А., Ситников П.В., Смирнов С.В.** Онтологический подход к построению информационно-логических моделей в процессах управления социальными системами // Вестник компьютерных и информационных технологий. – 2009. – № 5. – С. 45-53.
- Виттих В.А., Скобелев П.О.** Мультиагентные модели взаимодействия для построения сетей потребностей и возможностей в открытых системах // Автоматика и телемеханика. – 2003. – № 1. – С. 177-185.
- Виттих В.А., Скобелев П.О.** Метод сопряженных взаимодействий для управления распределением ресурсов в реальном масштабе времени // Автометрия. – 2009. – № 2. – С. 78-87.
- Воейков В.Л.** Витализм: может ли он служить исследовательской программой? // Биофилософия. – М.: ИФРАН, 1997. – С. 183-195. (Сер.: Философский анализ оснований биологии).
- Вознесенский В.А.** Статистические методы планирования эксперимента в технико-экономических исследованиях. – М.: Финансы и статистика, 1981. – 263 с.
- Войнов А.А., Жарова Н.А.** Система автоматизации имитационного моделирования водных объектов: пространственно-неоднородные модели // Журн. общ. биол. – 1991 – Т. 52, № 6. – С. 868-883.
- Войнов А.А., Свиричев Ю.М.** Устойчивость простейшей модели водной экосистемы // Журн. общ. биол. – 1981 – Т. 42, № 6. – С. 936-940.
- Войшвилло Е.К., Дегтярев М.Г.** Логика: Учебник для студентов юридических вузов. – М.: Владос-Пресс, 2001. – 528 с.
- Вол И.А., Заславский Б.Г., Неусыпина Т.А. и др.** Имитационная модель водного транспорта в системе почва – растение – атмосфера и его связь с ростом биомассы посева // Энерго- и массообмен в среде обитания растений. – Л.: ВАСХНИЛ, 1977. – С. 11-22.
- Волков А.** Как возникли законы природы? Поразительные гипотезы физиков. – URL. – <http://www.ecoteco.ru/index.php?id=1034>.
- Волков М.** Своя мера // Русский Провинциальный Журнал – Воронеж. – 2005. – № 1 (20). – С. 20-21. – <http://www.albom.info/voronezh/article/art4.htm>.
- Волькенштейн М.В.** Перекрестки науки. – М.: Наука, 1972. – 336 с.

- Вольтерра В.** Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 288 с. (Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.; Ижевск: Инст. комп. исследов., 2004. – 288 с.).
- Вольцингер Н.Е., Клеванный К.А., Пелиновский Е.Н.** Длинноволновая динамика прибрежной зоны. – Л.: Гидрометеоздат, 1989. – 271 с.
- Воробьев Н.Н.** Числа Фибоначчи. 5-е изд. – М.: Наука, 1984. – 144 с. – (Популярные лекции по математике).
- Ворович И.И., Горелов А.С., Горстко А.Б. и др.** Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря: математические модели. – М.: Наука, 1981. – 360 с.
- Ворович И.И., Сурков Ф.А., Селютин В.В., Бердников С.В.** Итоги и задачи модельных исследований экосистемы Азовского моря // Проблемы биологии и геологии в связи с перспективой рыболовства и нефтегазодобычи в Азовском море. Тезисы докладов международного научного семинара. – Ростов-на-Дону: Ростов. гос. ун-т, 2000. – С. 14-15.
- Воронов А.Г.** Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 384 с.
- Вошнин А.П.** Метод оптимизации объектов по интервальным моделям целевой функции. – М.: МЭИ, 1987. – 109 с.
- Вошнин А.П., Акматбеков Р.А.** Оптимизация по регрессионным моделям и планирование эксперимента. – Бишкек: Илим, 1991. – 164 с.
- Вошнин А.П., Согиров Г.Р.** Оптимизация в условиях неопределенности. – М.: МЭИ; София: Техника, 1989. – 224 с.
- Вригт Г.Х. фон.** Объяснение и понимание // Логико-философские исследования. Избранные труды. – М.: Прогресс, 1986. – С. 37-241.
- Вудивисс Ф.С.** Биотический индекс р. Трент. Макробеспозвоночные и биологическое обследование // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. – Л.: Гидрометеоздат, 1977. – С. 132-161.
- Гаазе-Рапопорт М.Г., Поспелов Д.А.** От амебы до робота: модели поведения. – М.: Наука, 1987. – 285 с.
- Габор Д.** Перспективы планирования // Автоматика. – 1972. – № 2. – С. 16-22.
- Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений / Под ред. Н.В. Цицина. – М.: Наука, 1977. – 236 с.
- Гайденок П.П.** Природа и идеализированный объект // Природа. – 1986. – № 11. – С. 84-92.
- Гак В.Г.** Языковые преобразования. – М.: Школа «Языки русской культуры», 1998. – 768 с.
- Галицкий В.В.** О коллективном самоугнетении в однородном растительном сообществе и колебательном изменении биомассы его членов // Докл. АН СССР. – 1979. – Т. 246, № 4. – С. 1013-1015.
- Галицкий В.В.** О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе. Препринт НЦБИ АН СССР. – Пушкино, 1980. – 28 с.
- Галицкий В.В., Комаров А.С.** Модель самоизреживания древостоя. Препринт. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1975. – 12 с.
- Галицкий В.В., Тюрюканов А.Н.** О методологических предпосылках моделирования в биогеоценологии // Моделирование биогеоценологических процессов. – М.: Наука, 1981. – С. 16-29.
- Галямин Е.П.** О построении динамической модели формирования урожая агроценозов // Биологические системы в земледелии и лесоводстве. – М.: Наука, 1974. – С. 70-83.

- Гантмахер Ф.Р. Теория матриц / Изд. 4-е. – М.: Наука, 1988. – 548 с.
- Гапонов-Грехов А.В., Рабинович М.И. Хаотическая динамика простых систем // Природа. – 1981. – № 2. – С. 54-65.
- Гаранин В.И. Павел Викторович Терентьев (1903-1970) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. – Вып. 2. – С. 3-9.
- Гардинер М. Стохастические методы в естественных науках. – М.: Мир, 1986. – 528 с.
- Гаспарский В. Праксеологический анализ проектно-конструкторских разработок. – М.: Мир, 1978. – 172 с.
- Гастев Ю.А. Гомоморфизмы и модели (Логико-алгебраические аспекты моделирования). – М.: Наука, 1975. – 148 с.
- Гаузе Г.Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий // Зоол. журн. – 1934а. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 18-26. (см. также: Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 209-225).
- Гаузе Г.Ф. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Styloynchia mytilus* // Зоол. журн. – 1934б. – Т. 13, вып. 1. – С. 1-16.
- Гаузе Г.Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. – 1935. – Т. 14, вып. 2. – С. 243-270.
- Гаузе Г.Ф. Экспериментальное направление в изучении динамики популяций // Зоол. журн. – 1945. – Т. 24, № 4. – С. 215-223.
- Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. – М.; Ижевск: Ин-т компьютер. иссл., 2002. – 160 с.
- Гаузе Г.Ф., Алпатов В.В. Логистическая кривая Verhulst-Pearl'я и её применение в области количественной биологии // Журн. эксперим. биол. – 1930. – Т. 6, № 4. – С. 5-20. (Gause G.F., Alpatov W.W. Die logistische Kurve von Verhulst-Pearl und ihre Anwendung im Gebiet der quantitativen Biologie // Biol. Zentbl. – 1931. – Bd. 51. – S. 1-14).
- Гегель Г. Собрание сочинений. Т. 1-14. – М.-Л.: Соцэкгиз, 1929-1958. – Т. 6. Наука логики. – 1939. – С. 309-310.
- Гедзь Н.А. Об учете влияния одиннадцатилетней циклической активности солнца на уровень урожайности в пятилетних планах // Опыт разработки и внедрения первой очереди АСПР республики. – Киев: Госплан СМ УССР, 1977. – С. 59-64.
- Гейзенберг В. Шаги за горизонт. – М.: Прогресс, 1987. – 368 с.
- Гейзенберг В. Физика и философия. Часть и целое. – М.: Наука, 1989. – 401 с.
- Геккель Э. Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Чарльзом Дарвиным // Антология экологии. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 7-16.
- Гелашвили Д.Б. Еще раз о стабильности развития // Заповедники и Национальные парки. – 2002. – № 37-38. – С. 45.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. Фрактальная структура перколяционного кластера и пространственное распределение доминантных видов // Докл. Академии наук (ДАН). – 2006а. – Т. 408, № 4. – С. 560-563.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволж. экол. журн. – 2004а. – № 3. – С. 227-245.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Биоразнообразие и климат с позиции теории фракталов // Изв. СамНЦ РАН. – 2007а. – Спец. выпуск «ELPIT-2007», сер. «Экология». – С. 139-150.



- Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Усп. соврем. биол. – 2008а. – Т. 128, № 1. – С. 21–31.
- Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Фрактальная теория структуры сообщества. – Н.Новгород: ННГУ, 2011 (в печати).
- Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Элементы фрактальной теории видовой структуры гидробиоценозов // Изв. СамНЦ РАН. – 2006б. – Т. 8, № 1. – С. 70–79.
- Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журн. общ. биол. – 2007б. – Т. 68, № 3. – С. 170–179.
- Гелашивили Д.Б., Копосов Е.В., Лаптев Л.А. Экология Нижнего Новгорода. – Н. Новгород: ННГАСУ, 2008б. – 530 с.
- Гелашивили Д.Б., Королёв А.А., Басуров В.А. Зонирование территории по степени нагрузки сточными водами с помощью обобщенной функции желательности (на примере Нижегородской области) // Поволж. эколог. журнал. – 2006в. – № 2/3. – С. 129–138.
- Гелашивили Д.Б., Нижегородцев А.А., Епланова Г.В., Табачишин В.Г. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Изв. СамНЦ РАН. – 2007в. – Т. 9, № 4. – С. 941–949.
- Гелашивили Д.Б., Розенберг Г.С., Иудин Д.И. и др. Фрактальные аспекты характеристики речных экосистем на примере Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 4: Тезисы докладов международной конференции / Отв. ред. Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов [электронный ресурс]. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008в. – С. 35.
- Гелашивили Д.Б., Солдатов Е.Н., Чупрунов Е.В. Меры сходства и разнообразия в оценке флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков // Поволж. экол. журн. – 2004б. – № 2. – С. 132–143.
- Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. Структурные и биоиндикационные аспекты флуктуирующей асимметрии билатерально-симметричных организмов // Журн. общ. биол. – 2004в. – Т. 65, № 4. – С. 377–385.
- Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. Методологические аспекты пангеометризма в популяционной биологии // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. биол. – 2005. – Вып. 1(9). – С. 39–56.
- Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Радаев А.А. Оценка степени симметрии тест-организмов в биомониторинге наземных и водных экосистем // Материалы Междунар. конф. "Малые реки: современное экологическое состояние, актуальные проблемы". – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. – С. 53.
- Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Вып. 7. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004г. – С. 45–59.
- Геловани В.А., Егоров В.А., Митрофанов В.Б., и др. Решение одной задачи управления в глобальной динамической модели Форрестера. Препринт ИМП АН СССР. – М., 1974. – № 56. – 44 с.
- Геловани В.А., Егоров В.А., Митрофанов В.Б. и др. Об одной задаче управления в глобальной динамической модели Форрестера. – Докл. АН СССР. – 1975. – Т 220, № 3. – С. 137–140.

- Геловани В.А., Егоров В.А., Митрофанов В.Б., Пионтковский А.А. Исследование влияния управления на глобальную модель Форрестера // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1976. – Вып. 31. – С. 187-224.
- Гемпель К.Г. Логика объяснения. – М.: Дом интеллектуальной книги, 1998. – 240 с.
- Георгиевский А.Б. Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (С.А. Мей) в юго-восточных Каракумах // Ботан. журн. – 1972. – Т. 57, № 11. – С. 1444-1454.
- Георгиевский А.Б. Проблемы преадаптации. – Л.: Наука, 1974. – 234 с.
- Георгиевский А.Б., Родин Л.Е. [Рецензия] // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 5. – С. 755-757. – Рец. на кн.: Grassland Biome. U.S. International Biological Program. Newsletter № 12. – Fort Collins: Colorado State Univ., 1973. – 15 p.
- Герасимов В.В. Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб. – М.: Наука, 1983. – 124 с.
- Гёте И.В. Фауст. Трагедия. 1 и 2 части // Собрание сочинений. – М.: ГИХЛ, 1947. – Т. 5. – 590 с.
- Гигаури А.А., Свирежев Ю.М. Распределение волны в системе «ресурс–потребитель» // Докл. АН СССР. – 1981. – Т. 258, № 5. – С. 1274-1276.
- Гийон Э., Митеску К.Д., Юлен Ж.П., Ру С. Фракталы и перколяция в пористой среде // Успехи физ. наук. – 1991. – Т. 161, № 10. – С. 121-128.
- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В. и др. Флукутирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биол. – 2007. – Т. 68, № 3. – С. 221-230.
- Гилл А. Введение в теорию конечных автоматов. – М.: Наука, 1966. – 272 с.
- Гильманов Т.Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978а. – 169 с.
- Гильманов Т.Г. Некоторые итоги моделирования травяных экосистем в США в рамках Международной биологической программы // Биогеофизические и математические методы исследования геосистем. – М.: Ин-т географии АН СССР, 1978б. – С. 19-35.
- Гильманов Т.Г., Мамихин С.В. Математическая модель продукционного процесса в экосистеме илакового белосакаульника Репетекского заповедника // Проблемы освоения пустынь. – 1986. – № 4. – С. 22-31.
- Гиляров А.М. Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций // Природа. – 1981. – № 9. – С. 96-103.
- Гиляров А.М. Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 2. – С. 202-217.
- Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
- Гиляров А.М. Экология, обретающая статус науки // Природа. – 1998а. – № 2. – С. 89-99.
- Гиляров А.М. Экология в поисках универсальной парадигмы // Природа. – 1998б. – № 3. – С. 73-82.
- Гиляров А.М. Феномен Винберга // Природа. – 2005. – № 12. – С. 47-60.
- Гиляров А.М. Прожить в озере, не питаясь едой с суши, нельзя // Элементы.ru. – 2006. – № 5. – <http://elementy.ru/news/430230>.
- Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. – 2010. – Т. 71, № 5. – С. 386-401.
- Гиляров М.С. О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. – 1944. – Т. 23, № 5. – С. 213-215.
- Гиляров М.С., Винберг Г.Г., Чернов Ю.И. Экология – задачи и перспективы // Природа. – 1977. – № 5. – С. 3-11.

- Гиммельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А. и др.** Динамическая теория биологических популяций. – М.: Наука, 1974. – 456 с.
- Гинзбург Л.Р., Коновалов Н.Ю., Эпельман Г.С.** Математическая модель взаимодействия двух популяций. IV. Сравнение теории и эксперимента // Журн. общ. биол. – 1974. – Т. 35, № 4. – С. 613-619.
- Гинзбург Л.Р., Песенко Ю.А., Сергеев Г.Е., Эпельман Г.С.** Диффузионная модель метода исчерпания популяций животных для оценки их абсолютной плотности и скорости рассеивания. Сообщение 1. Теория метода // Зоол. журн. – 1975. – Т. 54, № 2. – С. 289-294.
- Гинзбург Э.Х.** Оценка показателя силы влияния и планирование дисперсионного комплекса // Генетика. – 1973. – Т. 9, № 3. – С. 156-162.
- Гительзон И.И., Абросов Н.С., Гладышев М.И. и др.** Енисей: проблемы крупнейшей реки Сибири // Круговорот углерода и минеральных веществ в крупнейших реках мира / Под ред. Е.Т. Дегена и Р. Херрера. – Гамбург: SCOPE/UNEP, 1985. – № 58. – С. 471-485.
- Гленсдорф П., Пригожин И.** Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. – М.: Мир, 1973. – 280 с.
- Глотов Н.В., Животовский Л.И., Хованов И.В., Хромов-Борисов Н.Н.** Биометрия. – Л.: ЛГУ, 1982. – 263 с.
- Глушков В.Н., Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Юферова И.В.** Компьютерные методы анализа математических моделей экологических систем. – М.: ВЦ РАН, 2006. – 74 с.
- Гнеденко Б.В.** Из истории науки о случайном. – М.: Знание, 1981. – 64 с.
- Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Сенина И.Н., Тютюнов Ю.В.** Моделирование активных миграций пространственно-распределенных популяций // Обзор. прикл. и промышл. математ. – 1999. – Т. 6, вып. 2. – С. 271-295.
- Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Тютюнов Ю.В.** Медленный таксис в модели хищник-жертва // Докл. Академии наук (ДАН). – 2000. – Т. 372, № 6. – С. 730-732.
- Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И.** Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. – Якутск: Изд-во Якутс. госун-та, 1987. – 176 с.
- Годунов С.К., Рябенский В.С.** Введение в теорию разностных схем. – М.: Физматгиз, 1962. – 340 с.
- Голикова Т.И., Панченко Л.А., Фридман М.З.** Каталог планов второго порядка. В 2-х ч. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – Ч. 1. – 388 с.; Ч. 2. – 386 с.
- Голованов Я.К.** Этюды об ученых. – М.: Молодая гвардия, 1976. – 416 с.
- Головатюк Л.В.** Макрозообентос равнинных рек бассейна Нижней Волги как показатель их экологического состояния (на примере реки Сок и ее притоков): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2005. – 20 с.
- Головко В.А.** Нейроинтеллект: Теория и применения. – Брест: БПИ, 1999. – Кн. 1. Организация и обучение нейронных сетей с прямыми и обратными связями. – 260 с.; Кн. 2. Самоорганизация, отказоустойчивость и применение нейронных сетей – 228 с.
- Голуб В.Б.** К характеристике ассоциации *Alismato-Salicornietum* ass. nova в дельте р. Волга // Антропогенные процессы а растительности. – Уфа: БФАН СССР, 1985. – С. 35-47.
- Голуб В.Б.** [Рецензия] // Бот. журн. – 1986. – Т. 71, № 7. – С. 973-976. – Рец. на сб.: Фитоценология антропогенной растительности. – Уфа, Башкир. ун-т, 1985.
- Голуб В.Б., Халеев Е.А., Рухленко И.А.** Пакет программ для обработки геоботанических данных «Фитоценолог» // II совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях»: Тез. докл. – СПб.: БИН РАН, 1995. – С. 13-14.

- Голубев В.Н., Корженевский В.В.** [Рецензия] // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, вып. 5. – С. 140-142. – Рец. на кн.: Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. – М.: Наука, 1984. – 240 с.
- Гоник М.М., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. и др.** Математическое моделирование динамики рыбного сообщества: сравнительный анализ влияния пространственной неоднородности среды обитания на плотность популяций // Математика. Компьютер. Образование. Сб. трудов XIII международной конференции / Под ред. Г.Ю. Ризниченко. – Ижевск: Научно-издательский центр "Регулярная и хаотическая динамика", 2006. – Т. 2. – С. 414-423. – <http://www.mce.su/archive/doc15431/doc.pdf>.
- Гоник М.М., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. и др.** Инвазия промежуточного хищника: динамика популяций рыб в математической модели трофической цепи (на примере Сямрзеро) // Биофизика. – 2007. – Т. 52, вып. 4. – С. 760-768.
- Гончаров А.Н., Елизаров Е.Я.** К моделированию взаимоотношений типа хищник–жертва // Математическая теория биологических процессов. Тезисы докладов I-ой конференции (27 июня – 4 июля 1976 г.). – Калининград: АН СССР, 1976. – С. 102-103.
- Горбань А.Н.** Обучение нейронных сетей. – М.: Изд. СССР-США СП "ParaGraph", 1990. – 160 с.
- Горбань А.Н.** Функции многих переменных и нейронные сети // Соросовский образов. журн. – 1998. – № 12. – С. 105-112.
- Горбань А.Н., Дунин-Барковский В.Л., Кирдин А.Н.** Нейроинформатика. – Новосибирск: Наука, 1998. – 296с.
- Горбань А.Н., Охонин В.А., Садовский М.Г., Хлебопрос Р.Г.** Простейшее уравнение математической экологии. Препринт ИЛИД СО АН СССР. – Красноярск, 1982. – 38 с.
- Горбань А.Н., Россиев Д.А.** Нейронные сети на персональном компьютере. – Новосибирск: Наука, 1996. – 276 с.
- Горбань А.Н., Садовский М.Г.** Оптимальные стратегии пространственного распределения и эффект Олли // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. 49, № 1. – С. 16-21.
- Горбань А.Н., Хлебопрос Р.Г.** Демон Дарвина. Идея оптимальности и естественный отбор. – М.: Наука, 1988. – 180 с. – <http://angbiology.narod.ru/pdf/dem.pdf>.
- Гордягин А.Я.** Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* (DC.) // Труды Общ-ва естествоисп. при Императорском Казанском ун-те. – 1907. – Т. XL, вып. 5. – С. 1-41.
- Горелов А.А.** Концепции современного естествознания. – М.: Центр, 1997. – 208 с.
- Горобец Б.С.** Мировые константы  $\pi$  и  $e$  в основных законах физики и физиологии // Наука и жизнь. – 2004. – № 2. – С. 64-69.
- Горская Т.Г., Антонова Н.Д., Янтурин С.И.** О ценотической роли люцерны синегридной и клевера красного в сложной травосмеси // Тезисы Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. – Ижевск: Удмурт. ун-т, 1981. – С. 159-160.
- Горская Т.Г., Григорьев И.Н., Макулова Н.Н., Янтурин С.И.** О некоторых закономерностях сукцессии в травосмесях // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. – Уфа: БФАН СССР, 1987. – С. 140-155.
- Горский Д.П.** Операциональные определения и операционализм П. Бриджмена // Вопр. философии. – 1971. – № 6. – С. 101-111.
- Горстко А.Б.** О построении имитационной модели Азовского моря // Математические модели морских экологических систем. – Киев: Наук. думка, 1974. – С. 18-20.

- Горстко А.Б.** Имитационная система «Азовское море» // Труды ВНИРО. – 1976. – Т. 118. – С. 48-55.
- Горстко А.Б.** Имитационное моделирование // Изв. СКНЦ ВШ. Естеств. науки. – 1977. – № 2. – С. 12-20.
- Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Задорожная Н.С. и др.** Имитационное моделирование экосистемы оз. Байкал и ее антропогенных изменений // Модели природных систем. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 65-85.
- Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А.** Модели управления эколого-экономическими системами. – М.: Наука, 1984. – 119 с.
- Горстко А.Б., Эпштейн Л.В.** Имитационная система «Азовское море» – инструмент анализа и прогнозирования // Математическое моделирование водных экологических систем. – Иркутск: Иркут. ун-т, 1978. – С. 47-58.
- Горшков В.Г.** Структура биосферных потоков энергии // Бот. журн. – 1980. – Т. 65, № 11. – С. 1579-1590.
- Горшков В.Г.** Устойчивость биогеохимических круговоротов // Экология. – 1985. – № 2. – С. 3-12.
- Горшков В.Г.** Пределы устойчивости окружающей среды // Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 301, № 4. – С. 1015-1019.
- Горяченко В.Д.** К исследованию динамики системы «хищник–жертва» как объекта с запаздыванием // Динамика биологических популяций. Межвузовский сборник. – Горький: Изд-во ГГУ, 1982. – С. 63-71.
- Горяченко В.Д., Иванов Б.Н.** Исследование устойчивости системы «хищник–жертва» как объекта с запаздыванием // Динамика систем. Межвузовский сборник. – Горький: Изд-во ГГУ, 1975. – Вып. 6. – С. 136-144.
- Грайм Д.П.** Классификация растительности по соотношению стратегий / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любимцевские чтения). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. – С. 48-58.
- Грейг-Смит П.** Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
- Гренджер К., Хатанака М.** Спектральный анализ временных рядов в экономике. – М.: Статистика, 1972. – 167 с.
- Греченкова О.** [Рецензия] // Газ. "Зеленый мир". – 2004. – № 23-24. – С. 18. – Розенберг Г.С. Лики экологии. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2004. – 224 с.
- Грин А.М., Кибзун А.П.** Тенденции в математическом моделировании геосистем // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1984. – № 5. – С. 136-145.
- Гринин А.С., Орехов Н.А., Новиков В.Н.** Математическое моделирование в экологии: Учебное пособие. – М.: ЮНИТИ-Дана, 2003. – 269 с.
- Гринченко С.Н.** Иерархия природных систем, их целенаправленное поисковое поведение и проблема идеальности // Проблема идеальности в науке. – М.: АСМИ, 2000. – С. 222-229.
- Гринченко С.Н.** Системная память живого (как основа его метаэволюции и периодической структуры). – М.: ИПИ РАН; Мир, 2004. – 512 с. – <http://www.ipiran.ru/grinchenko/text.shtml>.
- Гроф С.** За пределами мозга. – М.: ИТП, 1993. – 498 с.
- Гроф С.** Ньютоно-картезианское заклятие механистической науки // URL. – [http://anthropology.rchgi.spb.ru/groff/groff\\_t2.htm](http://anthropology.rchgi.spb.ru/groff/groff_t2.htm).
- Груздев В.В.** Анализ прогнозов численности полевых мышевидных грызунов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, № 1. – С. 25-30.

- Групповое поведение животных / Доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных / Отв. ред. Б.П. Мантейфель. – М.: Наука, 1976. – 452 с.
- Гуламов М.И.** Об одной имитационной модели типа хозяин–паразит // Изв. АН СССР, сер. биол. – 1982. – № 6. – С. 836-842.
- Гуламов М.И., Мухитдиннов С.Н., Пасеков В.П.** Некоторые вопросы прогнозирования динамики численности насекомых с помощью имитационного моделирования // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48, № 6. – С. 839-844.
- Гуламов М.И., Пасеков В.П.** Имитационная модель системы паразит хозяин (паразит – озимая совка). – М.: ВЦ АН СССР, 1985. – 44 с.
- Гульдин А.Н.** Оптимизационные модели и имитация на ЭВМ поведения эпипелагических рыб: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. – М., 1980. – 22 с.
- Гуляев Ю.В., Крапивин В.Ф., Букатова И.Л.** На пути к эволюционной информатике // Вестн. АН СССР. – 1987. – № 11. – С. 53-61.
- Гумбель Э.** Статистика экстремальных значений. – М.: Мир, 1965. – 452 с.
- Гумен С.Г., Передняя Т.В.** Региональный норматив по водоотведению в Санкт-Петербурге // Водоснабжение и санитарная техника. – 1999. – № 11. – С. 10-12.
- Гурман В.И.** Задачи оптимального управления в технике, экономике, экологии // Оптимальное управление. – М.: Знание, 1978а. – С. 6-23.
- Гурман В.И.** Рациональные режимы эксплуатации экосистем // Модели природных систем. – Новосибирск: Наука, 1978б. – С. 7-16.
- Гусятников П.П., Недоступов Э.В., Саранча Д.А.** Моделирование популяционных циклов с помощью индивидуально ориентированной модели // Исследование операций (модели, системы, решения). – М.: ВЦРАН, 2006. – С. 51-59.
- Дажо Р.** Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
- Данилов Ю.А.** Красота фракталов // Синергетическая парадигма. Многообразие поисков и подходов. – М.: Прогресс-Традиция, 2000. – С. 186-190.
- Данилов Ю.А., Кадомцев Б.Б.** Что такое синергетика? // Нелинейные волны. Самоорганизация. – М.: Наука, 1983. – С. 30-43. [Данилов Ю.А. Прекрасный мир науки. – М.: Прогресс-Традиция, 2008. – С. 130-142.].
- Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С.** Экологический вызов и устойчивое развитие. Учебное пособие. – М.: Прогресс-Традиция, 2000. – 416 с.
- Дарвин Ч.** Сочинения. – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 3. – 832 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** Индивидуально-ориентированный подход в экологии: Международное совещание "Индивидуально-ориентированный подход в экологии (допущения, достижения, перспективы)", Миколайки, 27-31 мая, 1996 // Журн. общ. биол. – 1997. – Т. 58, № 1. – С. 139-142.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб. – М.: Наука, 2001. – 276 с.
- Дегерменджи А.Г.** Смешанные проточные культуры микроорганизмов. – Новосибирск: Наука, 1981. – 106 с.
- Дегерменджи А.Г.** Механизмы и критерий сосуществования взаимодействующих микробных популяций в проточных системах (гомогенных и пространственно разделенных) // Экологический прогноз. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – С. 57-69.
- Дегерменджи А.Г., Гладышев М.И.** Природные воды, математические модели // Вестн. РАН. – 1995. – Т. 65, № 9. – С. 807-810.
- Дегерменджи А.Г., Кокова В.Е.** Анализ в системе мочевины–хлорелла–коловатки в двухступенчатом хемостате. – Препринт 182-Б Ин-та биофизики СО РАН. – Красноярск, 1992. – 31 с.

- Дегерменджи А.Г., Косолапова Л.Г.** Биофизический подход к исследованию экосистем больших рек Сибири (мониторинг, эксперимент, модели) // Экологическая безопасность реки Лены: мониторинг, природные и техногенные катаклизмы: Республиканская научно-практическая конференция, Якутск, 23 ноября, 2001. Материалы конференции. – Якутск: СО РАН, **2001**. – С. 3-10.
- Дегерменджи А.Г., Косолапова Л.Г., Белоплицкий В.М.** Математическое моделирование динамики и гидрофизических характеристик речных систем (р. Енисей) // Сиб. экол. журн. – **1996**. – № 3. – С. 423-483.
- Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н.** Аутостабилизация факторов, контролирующая рост в биологических системах. – Новосибирск: Наука, **1979**. – 143 с.
- Дегерменджи А.Г., Терсков И.А.** Новый способ классификации взаимодействий в смешанных культурах // Докл. АН СССР. – **1984**. – Т. 226, № 3. – С. 746-749.
- Дегерменджи Н.Н., Дегерменджи А.Г.** Кинетика роста бактериопланктона на почвенных экстрактах Красноярского водохранилища и математическое моделирование // Изв. СамНЦ РАН. – **2009**. – Т. 11, № 1 (7). – С. 1440-1444.
- Дедю И.И.** Экологический энциклопедический словарь. – Кишинев: Молдав. сов. энциклоп., **1990**. – 408 с.
- Делоне Б.Н., Рышков С.С.** Решение задачи о наименее плотном покрытии четырехмерного пространства равными сферами // Докл. АН СССР. – **1963**. – Т. 152, № 3. – С. 523-524.
- Деменков Н.П., Матвеев В.А.** Нечеткие системы экологического мониторинга и управления // Экологические системы и приборы. – **2003**. – № 11. – С. 3-7.
- Демьянков В.З.** Интерпретация, понимание и лингвистические аспекты их моделирования на ЭВМ – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1989**. – 172 с.
- Денисова А.В., Акьюлова З.Р.** Экспериментальное обоснование низкой чувствительности метода классификации растительности по Браун-Бланке к размеру пробной площадки // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. – Уфа: БФАН СССР, **1987**. – С. 89-94.
- Джансеитов К.К., Кузьмичев В.В., Кибардин Ю.В.** Конкуренция и периодичность процесса прироста леса // Докл. АН СССР. – **1976**. – Т. 226, № 3. – С. 695-697.
- Джансеитов К.К., Кузьмичев В.В., Черкашин В.П.** Пространственная и временная периодичность процесса прироста леса // Докл. АН СССР. – **1978**. – Т. 239, № 1. – С. 245-248.
- Дженкинс Г., Ваттс Д.** Спектральный анализ и его применения. Т. 1. – М.: Мир, **1971**. – 316 с.
- Джефферс Д.** Введение в системный анализ. Применение в экологии. – М.: Мир, **1981**. – 256 с.
- Джохадзе Д.В., Стяжкин Н.И.** Введение в историю западноевропейской средневековой философии. – Тбилиси: Ганатлеба, **1981**. – 315 с.
- Дилигенский Н.В., Дымова Л.Г., Севастьянов Н.В.** Нечеткое моделирование и многокритериальная оптимизация производственных систем в условиях неопределенности: технология, экономика, экология. – М.: Машиностроение, **2004**. – 397 с.
- Динамическое моделирование процессов трансформации органического вещества почв. Имитационная модель ROMUL: Учебно-методическое пособие / Чертов О.Г., Комаров А.С., Надпорожская М.А. и др. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, **2007**. – 96 с.
- Диоген Лаэртский.** О жизни, учениях и изречениях знаменитых философов. – М.: Мысль, **1979**. – 620 с.
- Дмитриев Е.А.** Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во Моск. ун-та, **1972**. – 320 с. (стереотип. переизд. **1995** и **2000** гг.).

- Домбровский Ю.А., Ильичев В.Г., Остроух В.Н.** Математические аспекты исследования биотического круговорота озера Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. – Иркутск: ИГУ, 1979. – С. 148-149.
- Домбровский Ю.А., Ильичев В.Г., Селютин В.В., Сурков Ф.А.** Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продуктивности водоемов. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1990. – 176 с.
- Дональд С.** Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений // Механизмы биологической конкуренции. – М.: Мир, 1964. – С. 355-394.
- Дрейпер Н., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ. – М.: Статистика, 1973. – 392 с.
- Дрейпер Н., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ. Множественная регрессия. 3-е изд. – М.: Вильямс; Диалектика, 2007. – 912 с.
- Дружинин В.Н.** Структура и логика психологического исследования. – М.: ИПРАН, 1994. – 163 с.
- Дунин-Барковский В.Л.** Информационные процессы в нейронных структурах. – М.: Наука, 1978. – 165 с.
- Дьяконов В.П.** Язык программирования Лого. – М.: Радио и связь, 1991. – 144 с.
- Дэйвисон М.** Многомерное шкалирование. Методы наглядного представления данных. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 348 с.
- Евланов И.А., Розенберг Г.С.** Еще раз о статистическом анализе пространственной структуры популяций гельминтов // Паразитология. – 1992. – Т. 26, вып. 6. – С. 475-478.
- Егоршин О.О., Лисовой М.В.** Математичне планування польових дослідів та статистична обробка експериментальних даних. – Харків: Вид, 2005. – 324 с.
- Емельянов В.В., Ясиновский С.И.** Введение в интеллектуальное имитационное моделирование сложных дискретных систем и процессов. Язык РДО. – М.: Изд-во АНВИК, 1998. – 427 с.
- Епланова Г.В.** Таксономический состав, экология и охрана настоящих ящериц (Lacertidae) Среднего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2005а. – 193 с.
- Епланова Г.В.** Особенности репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* в Среднем Поволжье // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборник научных трудов. Вып. 8. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005б. – С. 25-29.
- Епланова Г.В., Бакиев А.Г., Лысенко Т.М.** О распространении и распределении разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) в Среднем Поволжье, особенно в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. трудов. Вып. 5. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. – С. 50-56.
- Ермаков С.М.** Метод Монте-Карло и смежные вопросы. – М.: Наука, 1971. – 328 с.
- Ермолаева Н.С.** Из отечественной истории математической биологии // Историко-математические исследования: Вторая серия. – М.: Янус-К, 2002. – Вып. 8 (43). – С. 49-75.
- Есенин-Вольпин А.С.** Об аксиоматическом методе // Вопр. философии. – 1959. – № 7. – С. 121-126.
- Еськов В.М.** Введение в компартментную теорию респираторных нейронных сетей. – М.: Наука, 1994. – 168 с.
- Еськов В.М.** Возможно ли построение некоторой общей, фундаментальной теории организации и функционирования биосистем? // Вестн. новых мед. технологий. – 2001. – Т. 8, № 2. – С. 93-95.
- Еськов В.М.** Компартментно-кластерный подход в исследованиях биологических динамических систем (БДС). Ч. 1. Межклеточные взаимодействия в нейрогенераторных и биомеханических кластерах. – Самара: Изд-во «НТЦ», 2003. – 198 с.



- Еськов В.М.** Место компартментно-кластерного подхода в развитии современных концепций экологии // Экол. вестн. Югории. – 2004. – Т. 1, № 1-2. – С. 7-15.
- Еськов В.М.** Системная экология в прогнозах развития человечества при переходе в постиндустриальное общество // Экол. вестн. Югории. – 2008. – Т. 5, № 3. – С. 4-11.
- Еськов В.М., Ведясова О.А., Филатова О.Е.** Системный компартментно-кластерный анализ механизмов устойчивости дыхательной ритмики млекопитающих. – Самара: Офорт, 2005. – 198 с.
- Еськов В.М., Хадарцева Г.А., Попов Ю.М., Филатова О.Е.** Основные законы и противоречия синергетики в экологии и общей теории познания мира // Экол. вестн. Югории. – 2007. – Т. 4, № 2/3. – С. 4-16.
- Ефимов В.М.** О некоторых коэффициентах межвидовой сопряженности // Изв. СО АН СССР, сер. биол. – 1976. – № 10, вып. 2. – С. 131-136.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К.** О возможности прогнозирования циклических изменений численности млекопитающих // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44, № 3. – С. 343-352.
- Ефремов И.В.** Моделирование почвенно-растительных систем. – М.: Изд-во ЛКИ, 2008. – 152 с.
- Ефремов И.В.** Биофизический мониторинг и экологический статус систем «почва–растение» при антропогенном воздействии. – Н. Новгород: Изд-во ВГИПУ, 2011. – 248 с.
- Жаботинский А.М.** Концентрационные автоколебания. – М.: Наука, 1974. – 179 с.
- Жариков В.В.** Концепция природно-технического каскадного комплекса экосистем Волжских водохранилищ // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 2. Тез. докладов Междунар. конф. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. – С. 15-17.
- Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Быкова С.В. и др.** Протисты и бактерии озер Самарской области. – Тольятти: Кассандра, 2009. – 240 с.
- Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Уманская М.В. и др.** Экология сообществ бактерий и свободноживущих инфузорий малых водоемов Самарской Луки. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. – 193 с.
- Жданова Н.П.** Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных условиях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2003. – 23 с.
- Животовский Л.А.** Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биол. – 1980а. – Т.41, № 2. – С. 171-191.
- Животовский Л.А.** Показатели внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. – 1980б. – Т. 41, № 6. – С. 828-836.
- Животовский Л.А.** Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 215 с.
- Жигальский О.А.** Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 65, № 4. – С. 450-455.
- Жигальский О.А.** Десятая международная конференция о состоянии экологического моделирования (ISEM'95) // Экология. – 1996. – № 3. – С. 240.
- Жижин Г.В.** Саморегулируемые волны химических реакций и биологических популяций. – СПб.: Наука, 2004. – 163 с.
- Жизнь китообразных // Кит. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 62-75. – [http://www.internevod.com/rus/academy/sci/05/jiz\\_kit.shtml](http://www.internevod.com/rus/academy/sci/05/jiz_kit.shtml).
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И.** Критические уровни в видовой структуре донных сообществ на примере беспозвоночных животных залива Восток (Японское море) // Биология моря. – 1983. – № 2. – С. 3-15.

- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И.** Критические уровни в развитии природных систем. – Л.: Наука, 1990. – 223 с.
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И., Яблоков А.В.** Критические уровни развития популяционных систем // Журн. общ. биол. – 1981. – Т. 42, № 1. – С. 19-37.
- Жукова Л.А., Комаров А.С.** Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 450-461.
- Жукова Л.А., Комаров А.С.** Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 51-67.
- Жуковский П.М.** Ботаника. – М.: Колос, 1982. – 623 с.
- Журавлев В.Б.** Зоогеографический анализ ихтиофауны Алтайского края с использованием теории нечетких множеств // Изв. Алтайс. гос. ун-та. – 1999. – № 5 (спец. выпуск). – С. 55-59.
- Завальский Л.** Почему щука догонит карася. – 2009. – <http://www.inauka.ru/animals/article36687.html>.
- Заварзин Г.А.** Несовместимость признаков и теория биологической системы // Журн. общ. биол. – 1969. – Т. 30, № 1. – С. 33-41.
- Заварзин Г.А.** Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. – М.: Наука, 1974. – 142 с.
- Заде Л.** Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня. – М.: Знание, 1974. – С. 5-49.
- Заде Л.** Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений. – М.: Мир, 1976. – 165 с. (Математика. Новое в зарубежной науке. Вып. 3).
- Задорожная Н.С., Сурков Ф.А.** Анализ динамики популяции байкальского омуля с учетом стохастических факторов // Проблемы экологии Прибайкалья: Тезисы докладов к республиканскому совещанию. Иркутск, 10-13 сентября 1979 г. II. Эколого-генетические вопросы функционирования природных экосистем. III. Математическое моделирование экосистем и популяций. – Иркутск: Изд-во Иркут. госуниверситета, 1979. – С. 119-121.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Зайцев Г.Н.** Математический анализ биологических данных. – М.: Наука, 1991. – 183 с.
- Закс Л.** Статистическое оценивание. – М.: Статистика, 1976. – 598 с.
- Заславский Б.Г.** Хаос в популяции // Докл. АН СССР. – 1981. – Т. 258, № 3. – С. 533-536.
- Заславский Б.Г.** Динамика численности управляемых популяций // Автоматика и телемеханика. – 1983. – № 2. – С. 71-80.
- Заславский Б.Г.** Математические модели процессов управления биологическими системами: Дис. ... докт. физ.-мат. наук. – Л., 1984. – 317 с.
- Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А.** Управление экологическими системами. – М.: Наука, 1988. – 296 с. (Сер. Теория и методы системного анализа, Вып. 23).
- Заславский Б.Г., Неусыпина Т.А., Полуэктов Р.А.** Имитационный метод программирования урожая // Докл. ВАСХНИЛ. – 1978. – № 7. – С. 16-19.
- Захаров В.М.** Асимметрия животных. – М.: Наука, 1987. – 161 с.
- Захаров В.М.** Здоровье среды: концепция. – М.: Центр экологической политики России, 2000. – 30 с.

- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: методика оценки. – М.: Изд. Центра экол. политики России, 2000а. – 66 с.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю., Пронин А.В. Методология оценки здоровья среды // Биоиндикация экологического состояния равнинных рек. – М.: Наука, 2007. – С. 78-86.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. – М.: Изд. Центра экол. политики России, 2000б. – 318 с.
- Звегинцев В.А. Предложение и его отношение к языку и речи. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. – 305 с.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. – М.; Л.: Биомедгиз, 1934. – 504 с.
- Зилов Е.А. Экологическое моделирование в оценке функционирования водных экосистем в условиях антропогенной нагрузки (на примере оз. Байкал): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 2004а. – 44 с.
- Зилов Е.А. Использование эксэргии для оценки здоровья водных экологических систем // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. – Новосибирск: Наука, 2004б. – С. 22-40.
- Зилов Е.А. Математическое моделирование экосистемы озера Байкал: вчера, сегодня, завтра // Изв. СамНЦ РАН. – 2006а. – Т. 8, № 1. – С. 58-69.
- Зилов Е.А. Возможность использования целевых функций для оценки «здоровья» водных экологических систем: эксэргия // Сиб. экол. журн. – 2006б. – № 3. – С. 269-284.
- Зилов Е.А. Анализ и прогноз изменений водных экосистем на основе модельных экспериментов. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. – 231 с.
- Зинченко Т.Д., Макаренченко М.А., Макаренченко Е.А. Новый вид рода *Cricotopus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразийский энтомолог. журн. – 2009. – Т. 8, прил. 1. – С. 83-88.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. Гидробиологический мониторинг как основа типологии малых рек Самарской области // Изв. СамНЦ РАН. – 1999. – Т. 1, № 1. – С. 118-127.
- Зорина А.А. Нормальная изменчивость флуктуирующей асимметрии животных и растений: Дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2009. – 184 с.
- Зорина А.А., Коросов А.В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков листа в кроне *Betula pendula* (Betulaceae) // Ботан. журн. – 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1172-1192.
- Зорина О.В., Зинченко Т.Д. Новый вид рода *Tanytarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразийский энтомолог. журн. – 2009. – Т. 8, прил. 1. – С. 105-110.
- Зотина Р.С., Зотин А.И. Взгляды Э.С. Бауэра и теоретическая биология // Изв. РАН, сер. биол. – 1993. – № 5. – С. 784-785.
- Зубаков И.В. Моделирование почвенно-растительных систем. – М.: Изд-во ЛКИ, 2008. – 152 с.
- Зубаков И.В. Биофизический мониторинг и экологический статус систем «почва-растение» при антропогенном воздействии. – Н. Новгород: Изд-во ВГИПУ, 2011. – 248 с.
- Зубер И.Е., Колкер Ю.И., Полуэктов Р.А. Управление численностью и возрастным составом популяций // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1972. – Вып. 25. – С. 129-138.
- Зюбин В.Е. Программирование информационно-управляющих систем на основе конечных автоматов: Учеб.-метод. пособие. – Новосибирск: Изд-во НГУ, 2006. – 96 с.

- Ибрагимов Н.Х.** Группы преобразований в математической физике. – М.: Наука, 1983. – 280 с.
- Иваницкий Г.Р.** XXI век: что такое жизнь с точки зрения физики // Успехи физ. наук. – 2010. – Т. 180, № 4. – С. 337-369.
- Иваницкий Г.Р., Есипова Н.Г., Абагян Р.А., Шноль С.Э.** Блочное совершенствование генетического текста как фактор ускорения биологической эволюции // Биофизика. – 1986. Т. 30, № 3. – С. 418-421.
- Иваницкий Г.Р., Медвинский А.Б., Цыганов М.А.** От беспорядка к упорядоченности – на примере движения микроорганизмов // Успехи физ. наук. – 1991. – Т. 161, № 4. – С. 13-71.
- Иванова А.В., Розенберг Г.С., Саксонов С.В.** Опыт количественного анализа флористического разнообразия и флористической структуры Самарской Луки // Экология. – 2006. – № 5. – С. 332-339.
- Иванова Н.С., Быстрой Г.П., Ермакова М.В., Лыков И.А.** Применение метода Хёрста для анализа особенностей роста *Pinus sylvestris* L. в лесных культурах // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010. – С. 220-223. – <http://www.agrophys.ru/upload/poluektov/sbomik.pdf>.
- Ивантер Э.В.** Основы практической биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений / Учебное пособие. – Петрозаводск: Карелия, 1979. – 96 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.** Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов / Учебное пособие. – Петрозаводск: ПетрГУ, 1992. – 164 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.** Введение в количественную биологию – Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. – 304 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.** Элементарная биометрия / Учебное пособие. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. – 104 с.
- Ивахненко А.Г.** Самообучающиеся системы распознавания и автоматического управления. – Киев: Техника, 1969. – 392 с.
- Ивахненко А.Г.** Системы эвристической самоорганизации в технической кибернетике. – Киев: Техника, 1971. – 372 с.
- Ивахненко А.Г.** Долгосрочное прогнозирование и управление сложными системами. – Киев: Техника, 1975. – 311 с.
- Ивахненко А.Г.** Комбинированные имитационно-индуктивные методы моделирования экологических систем // Автоматика. – 1979. – № 5. – С. 8-18.
- Ивахненко А.Г.** Моделирование водных экологических систем // Гидробиол. журн. – 1980. – Т. 16, № 3. – С. 12-21.
- Ивахненко А.Г.** Индуктивный метод самоорганизации моделей сложных систем. – Киев: Наук. думка, 1982. – 296 с.
- Ивахненко А.Г., Зайченко Ю.П., Димитров В.Д.** Принятие решений на основе самоорганизации. – М.: Сов. радио, 1976. – 280 с.
- Ивахненко А.Г., Копа Я.Б., Тодуа М.М., Петраке В.** Метод математического моделирования сложных экологических систем // Автоматика. – 1971. – № 4. – С. 20-34.
- Ивахненко А.Г., Кротов Г.И., Чеберкус В.И.** Многорядный алгоритм самоорганизации долгосрочных прогнозов (на примере экологической системы оз. Байкал) // Автоматика. – 1980. – № 4. – С. 28-47.

- Ивахненко А.Г., Лапа В.Г.** Предсказание случайных процессов. – Киев: Наук. думка, 1971. – 416 с.
- Ивахненко А.Г., Юрачковский Ю.П.** Моделирование сложных систем по экспериментальным данным. – М.: Радио и связь, 1987. – 118 с.
- Ивлев В.С.** Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. – 1939. – Т. 18, № 2. – С. 303-318.
- Ивлев В.С.** Экспериментальная экология питания рыб. – М.: Пищ. пр-ть, 1955. – 252 с. (Ivlev V.S. Experimental Ecology of the Feeding of Fishes. – New Haven (CT): Yale Univ. Press, 1961. – 302 p.).
- Изместьева Л.Р., Кожова О.М.** Структура и сукцессии фитопланктона // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 97-129.
- Изместьева Л.Р., Мур М.В., Хэмpton С.Э., Зилов Е.А.** Сезонная динамика массовых родов фитопланктона в озере Байкал // Изв. СамНЦ РАН. – 2006. – Т. 8, № 3. – С. 191-196.
- Израэль Ю.А.** Экология и контроль состояния природной среды. – Л.: Гидрометеиздат, 1984. – 555 с.
- Израэль Ю.А., Анохин Ю.А., Остромогильский А.Х.** и др. Имитационно-балансовая математическая модель режима оз. Байкал как инструмент всестороннего анализа, долгосрочного прогнозирования и определения допустимых нагрузок воздействия народнохозяйственной деятельности на качество окружающей среды и состояние экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Труды II Советско-американского симпозиума. – Л.: Гидрометеиздат, 1976. – С. 246-265.
- Ильинский А.П.** Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Главного бот. сада. – 1921. – Т. 20. – С. 37-49.
- Ильичев В.Г.** Устойчивые экологические структуры в моделях с запаздыванием // Биофизика. – 1982. – Т. 27, № 5. – С. – 858-862.
- Ильичев В.Г.** Адаптация параметров в моделях экологических систем // Автоматика и телемеханика. – 1990. – № 6. – С. 102-111.
- Ильичев В.Г.** Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. – М.: Физматлит, 2009. – 192 с.
- Ильичев В.Г., Сурков Ф.А.** Возможные преобразования в экологической системе Азовского моря при сужении гирла Таганрогского залива. Нижние трофические уровни // Гидробиол. журн. – 1987. – Т. 23, № 2. – С. 16-21.
- Имитационная модель экосистемы Азовского моря как средство системного анализа, прогнозирования и управления природно-техническим комплексом: Аннотация / Жданов Ю.А., Ворович И.И., Макаров Н.Н. и др. – Ростов-на-Дону: НИИМиПМ СКНЦ ВШ; АзНИРХ., 1979. – 14 с.
- Институт биологии Уфимского научного центра РАН: Альбом. – Уфа: ООО «Digital Пресс-Центр», 2006. – 34 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.** К вопросу о континууме и дискретности растительного покрова // Ботан. журн. – 1985. – Т. 70, № 7. – С. 885-895.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.** Фитоценология: Учебник. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. – 316 с.
- Исаев А.С.** Методологические основы мониторинга биоразнообразия лесов // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы. Материалы научной конференции, посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН (3-5 октября). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – С. 53-58.

- Исаев А.С., Киселев В.В., Калашников Е.Н. и др.** Геоинформационные системы в прогнозировании и контроле массового размножения лесных насекомых // Лесоведение. – 1999. – № 5. – С. 15-23.
- Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г.** Имитационное моделирование динамики численности сосновой пяденицы при различных климатических сценариях: оценка влияния возможных глобальных изменений климата // Лесоведение. – 1997. – № 4. – С. 40-48.
- Исаев А.С., Столбовой В.С.** Климатические изменения и динамика наземных экосистем России // Изв. СамНЦ РАН. – 2005. – Спец. вып. «Актуальные проблемы экологии». Вып. 4. – С. 108-120.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г.** Эффекты запаздывания в регуляции численности лесных насекомых // Докл. АН СССР. – 1977. – Т. 232, № 6. – С. 1448-1451.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В.** Динамика численности лесных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1984. – 223 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др.** Популяционная динамика лесных насекомых. – М.: Наука, 2001. – 374 с.
- Исаев С.** Популярно о генетических алгоритмах. – URL. – <http://algotlist.manual.ru/ai/ga/ga1.php>. **Исаева В.В., Касьянов В.Л. А.В.** Жирмунский в нелинейном научном контексте // Вестн. ДВО РАН. – 2005. – № 3. – С. 5-10.
- Исаков Л.Д.** На все времена, для всех народов. Очерки по истории метрической системы. – Петроград: Гл. палата мер и весов, 1923. – 91 с.
- Использование языка R для статистической обработки данных: Учебно-методическое пособие / Сост. Савельев А.А., Мухарамова С.С., Пилюгин А.Г. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2007. – 30 с.
- Исследовательские испытания. Планирование эксперимента. Термины и определения. ГОСТ 24026-80. – М.: Госкомитет СССР по управл. качеств. продукции и стандартам, 1980. – [http://hydraulics.at.ua/\\_ld/0/50\\_24026-80.pdf](http://hydraulics.at.ua/_ld/0/50_24026-80.pdf).
- Иудин Д.И.** Эффекты направленной перколяции в экологических системах со случайным размножением и распадом // Изв. СамНЦ РАН. – 2005. – Т. 7, № 1. – С. 248-251.
- Иудин Д.И.** Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ: Дис. ... докт. биол. наук. – Тольятти, 2006. – 273 с.
- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б.** Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга: Матер. научн. конфер. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2002. – С. 49-52.
- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С.** Мультифрактальный анализ видовой структуры биотических сообществ // Докл. Академии наук (ДАН). – 2003. – Т. 389, № 2. – С. 279-282.
- Йоргенсен С.Е.** Управление озерными экосистемами. – М.: Агропромиздат, 1985. – 160 с. (Jørgensen S.E. Lake Management. – Oxford et al.: Pergamon Press, 1980. – 167 p.).
- Кабатянский Г.А., Левенштейн В.И.** О границах для упаковок на сфере и в пространстве // Проблемы передачи информации. – 1978. – Т. 14, № 1. – С. 3-25.
- Каганова О.З.** О динамике трехвидового сообщества с хищником–полифагом // Математическая теория биологических процессов. Тезисы докладов I-ой конференции (27 июня – 4 июля 1976 г.). – Калининград: АН СССР, 1976. – С. 120-122.
- Казанский А.В., Перчук В.Л., Флейшман Б.С.** К вопросу о моделировании некоторых классов сложных экологических систем // Нейробионика. – Киев: Наук. думка, 1974. – С. 16-28.

- Каменцева Е.И., Устюгов Н.В.** Русская метрология. Учеб. пособие. Изд. 2-е. – М.: Высш. шк., 1975. – 328 с.
- Канке В.А.** Философия. Исторический и систематический курс. Электронный учебник. – М.: Логос, 2001. – 118 с.
- Кант И.** Критика чистого разума // Сочинения в шести томах. – М.: Мысль, 1964. – Т. 3. – 799 с. (Kant I. Kritik der reinen Vernunft. 1781).
- Каныгин Ю.И.** Борьба с сорняками в посевах многолетних трав и силосных культур // База данных "Технологии, продукция и услуги". – 2007. (Реферативный номер 1066). – <http://uni.itbu.ru/WWW%5Cserv%5Cserv.nsf/docs/about>.
- Капра Ф.** Дао физики. Исследование параллелей между современной физикой и мистицизмом Востока. – СПб: ОРИС, 1994. – 304 с.
- Карманова И.В., Иванилов Ю.П.** Применение математических методов при изучении роста растений // Количественные методы анализа растительности – II. – Рига: Латв. ун-т, 1971. – С. 134-138.
- Карпов Д.Н.** Ассоциации солонцеватых степей Башкирского Предуралья // Фитоценология антропогенной растительности. – Уфа, Башкир. ун-т, 1985. – С. 124-132.
- Карпов Ю.Г.** Имитационное моделирование систем. Введение в моделирование на AnyLogic 5. – СПб.: БХВ Петербург, 2005. – 148 с.
- Карпов Ю.Г.** Моделирование агентов – новая парадигма в имитационном моделировании. – URL. – <http://mas.exponenta.ru/files/npo/texts/karpov.pdf>.
- Кастрикин Н.Ф.** Теоретическая биология: специальность, время которой пришло // Вестн. АН СССР. – 1979. – № 7. – С. 67-68.
- Катенин А.Е.** Памяти Бориса Николаевича Норина (16.12.1924-31.08.2000) // Ботан. журн. – 2001. – Т. 86, № 5. – С. 152-153.
- Кафанов А.И.** Континуальность и дискретность геомериды: биономический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 1. – С. 25-54.
- Кафанов А.И.** Континуальность и дискретность живого покрова: проблема масштаба // Журн. общ. биол. – 2006. – Т. 67, № 4. – С. 311-313.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.** Выдающиеся ученые-биогеографы: библиографический справочник. – М.: Наука, 2007. – 308 с.
- Кафаров В.В., Мешалкин В.П., Гурьева Л.В.** Оптимизация теплообменных процессов и систем. – М.: Энергоатомиздат, 1988. – 192 с.
- Кашапов Р.Ш., Миркин Б.М., Мухаметшина В.С.** Степи Тэвшрулех (Опыт количественного анализа) // Статистические методы классификации растительности и оценка её связи со средой. – Уфа: БФАН СССР, 1975. – С. 38-167.
- Кельтон В.Д., Лоу А.М.** Имитационное моделирование / Серия: Классика Computer Science. 3-е изд. – СПб.: БХВ-Петербург; ПИТЕР (Издательский дом), 2004. – 847 с.
- Кемени Дж., Снелл Дж.** Конечные цепи Маркова. – М.: Наука, 1970. – 272 с.
- Кемени Дж., Снелл Дж.** Кибнетическое моделирование. – М.: Сов. радио, 1972. – 192 с.
- Кибзун А.П.** Выживаемость сообщества, потребляющего ограниченный ресурс // Экономические проблемы Мирового океана. – Одесса: Одес. отд. Ин-та экон. АН УССР, 1977. – С. 23-26.
- Кибзун А.П.** Значение интенсивности добычи и усвоения ресурсов для динамики популяций и конкуренции биологических видов // Биогеофизические и математические методы исследования геосистем. – М.: Ин-т геогр. АН СССР, 1978. – С. 181-189.
- Кибзун А.П.** Оптимизационные модели использования ограниченных ресурсов: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. – М., 1983. – 22 с.

- Кирсанов А.Т.** Теория Митчерлиха, её анализ и практическое применение. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1930. – 200 с.
- Киселёв Б.В., Марков Ю.Г.** Красота фракталов: какова её цена? // 2005. – <http://rfrb.uipr.ru/pdf/1-05p.pdf>.
- Киселёв В.В., Хлебоброс Р.Г.** Математическая модель динамики численности популяций ксилофагов и энтомофагов // Математическая теория биологических процессов. Тезисы докладов I-ой конференции (27 июня – 4 июля 1976 г.). – Калининград: АН СССР, 1976. – С. 129-131.
- Киселенко А.** Введение в экспертные системы (обзор) // Вестн. ИБ Коми НЦ УрО РАН. – 2000. – Вып. 7 (33). – С. 5-6. – <http://www.ib.komisc.ru/t/ru/ir/vt/00-33/02.htm>.
- Клеванный К.А., Матвеев Г.В.** Справочник пользователя программы CARDINAL. – СПб.: Невский Курьер, 1994. – 72 с.
- Клеванный К.А., Матвеев Г.В.** Моделирование воздействия гидротехнических сооружений на гидрологический режим восточной части Финского залива с помощью программной системы CARDINAL // Международный научно-практический симпозиум "Финский залив – 96". – СПб.: Балтвод, 1996. – С. 51-58.
- Клейнен Дж.** Статистические эксперименты в имитационном моделировании. – М.: Статистика, 1978. – Т. 1. – 221 с.
- Ключкова И.Н.** Обобщение теоремы о репродуктивном потенциале для матриц Логофета // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 1. Математика. Механика. – 2004. – № 3. – С. 45-48.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П.** Синергетическое расширение антропоного принципа // Синергетическая парадигма. Многообразие поисков и подходов. – М.: Прогресс-Традиция, 2000. – С. 80-106.
- Кожара А.В.** Структура показателя флуктуирующей асимметрии  $\sigma_d^2$  и его пригодность для популяционных исследований // Биол. науки. – 1985. – № 6. – С. 100-103.
- Кожов М.М.** К познанию фауны Байкала, её распределения и условий обитания // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутском госуниверситете, 1931. – Т. 5, вып. 1. – С. 3-177.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 315 с.
- Кожова О.М., Кузеванова Е.Н., Помазкова Г.И.** Математическая модель роста популяции *Epischura baicalensis* Sars. озера Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: Тезисы докладов к республиканскому совещанию. Иркутск, 10-13 сентября 1979 г. II. Эколого-генетические вопросы функционирования природных экосистем. III. Математическое моделирование экосистем и популяций. – Иркутск: Изд-во Иркутс. госуниверситета, 1979. – С. 129-131.
- Кожова О.М., Мельник Н.Г.** К вопросу цикличности процессов многолетних колебаний биомассы зоопланктона в оз. Байкал // Гидробиол. журн. – 1977. – Т. 13, № 1. – С. 36-39.
- Козлов А.П.** Принцип сохранения в системе молекулярно-биологических законов // Теоретическая биология: структурно-функциональный подход. Межвуз. сб. / Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. – Л.: Изд. Ленингр. ун-та, 1988. – С. 4-21. – (Труды Ленинград. об-ва естествоиспыт. Т. 87. Вып. 1).
- Козлов М.В.** Стабильность развития: мнимая простота методики (о методическом руководстве «Здоровье среды: методика оценки») // Заповедники и Национальные парки. – 2001. – № 36. – С. 23-27.
- Козлов М.В.** Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // Журн. общ. биол. – 2003. – Т. 64, № 4. – С. 292-307.



- Козлов М.В., Хёлберт С.Х.** Мнимые повторности, бесплодные дискуссии и интернациональная сущность науки: ответ Д.В. Татарникову // Журн. общ. биол. – 2006. – Т. 67, № 2. – С. 145-152.
- Козырев А.Н.** Рынок программного обеспечения в СССР, лицензионные и авторские договоры, цены // Мир ПК. – 1989. – № 3. – С. 38-45. – <http://www.exponenta.ru>.
- Колесов А.Ю., Колесов Ю.С.** Релаксационные колебания в математических моделях экологии. – М.: Наука, 1993. – 125 с.
- Колесов Ю.Б., Сениченков Ю.Б.** Имитационное моделирование сложных динамических систем. – URL. – [http://www.exponenta.ru/soft/others/mvs/ds\\_sim.asp](http://www.exponenta.ru/soft/others/mvs/ds_sim.asp).
- Колесов Ю.Б., Сениченков Ю.Б.** Моделирование систем. Практикум по компьютерному моделированию (+ CD-ROM) – СПб.: БХВ-Петербург, 2007. – 352 с.
- Колесов Ю.С.** Математические модели экологии // Исследования по устойчивости и теории колебаний. – Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 1979. С. 3-40.
- Колесов Ю.С.** Свойства решений одного класса уравнений с запаздыванием, описывающих динамику изменения численности вида с учетом возрастной структуры // Матем. сб. – 1982. – Т. 117 (159), № 1. – С. 86-94.
- Колесов А.Ю., Колесов Ю.С.** Релаксационные колебания в математических моделях экологии. – М.: Наука, 1993. – 126 с. (Труды МИРАН. Т. 199).
- Колесов Ю.С., Швирта Д.И.** Автоколебания в системах с запаздыванием. – Вильнюс: Мокслас, 1979. – 148 с.
- Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова) / Отв. ред. Г.С. Розенберг. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – 404 с.
- Колищук В.Г.** Динамика прироста горной сосны (*Pinus mughus* Scop.) в связи с солнечной активностью // Докл. АН СССР. – 1966. – Т. 167, №3. – С. 710-713.
- Колмогоров А.Н.** Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1972. – Вып. 25. – С. 101-106.
- Колмогоров А.Н.** Автоматы и жизнь // Кибернетика – неограниченные возможности и возможные ограничения. Итоги развития. – М.: Наука, 1979. – С. 10-29.
- Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С.** Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества и его применение к одной биологической проблеме // Бюлл. Моск. ун-та. Секция А. Математика и механика. – 1937. – Т. 1, вып. 6. – С. 1-26. (Вопросы кибернетики. – М.: Наука, 1975. – Вып. 12. – С. 3-24).
- Колосов Г.** Математическая теория эволюции видов по трудам проф. К. Pearson'a с приложением к исследованиям проф. Н.И. Кузнецова // Протоколы Общ-ва естествоисп. при Юрьевском ун-те. – 1906. – Т. XV, № 2. (Цит. по: Боголюбов А.Г. Столетие биометрии в России // Изв. СамНЦ РАН. – 2002. – Т. 4, № 2 (8). – С. 189-198.).
- Комаров А.С.** Имитационные модели нелинейной динамики сообществ растений: Дис. ... д-ра биол. наук. – Пушкино, 2004. – 389 с.

- Комаров А.С., Кубасова Т.С.** Моделирование динамики органического вещества в хвойно-широколиственных лесах в разных типах местообитаний при пожарах (вычислительный эксперимент) // Изв. РАН, сер. биол. – 2007. – № 4. – С. 1-11.
- Комин Г.Е.** Цикличность лесообразовательного процесса // Лесоведение. – 1993. – №1. – С. 3-9.
- Комин Г.Е.** Экологическая сущность циклической динамики лесов // Экология. – 1981. – № 3. – С.46-53.
- Коммонер Б.** Замыкающийся круг. Природа, человек, технология. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 280 с.
- Компанеев А.С.** Симметрия в микро- и макромире. – М.: Наука, 1978. – 208 с.
- Компьютерная биометрика / Ю.М. Барабашева, Г.Н. Девяткова, Н.Г. Микешина и др. – М.: МГУ, 1990. – 232 с.
- Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф., Лакаса Х., Савиных В.П.** Глобализация и устойчивое развитие: экологические аспекты. Введение. – СПб.: Наука, 2006. – 241 с.
- Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф., Савиных В.П.** Перспективы развития цивилизации: многомерный анализ. – М.: Логос, 2003. – 573 с.
- Кононов К.Е.** Экологические факторы формирования и развития луговых ценозов поймы реки Лены // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. – Якутск: ЯГУ, 1978. – С. 7-37.
- Кононов К.Е.** Луга поймы реки Лены (эколого-фитоценологический анализ). – Якутск: Кн. изд-во, 1982. – 216 с.
- Кононов К.Е., Гоголева П.А., Бурцева Е.И.** Сенокосы и пастбища Центральной Якутии. – Якутск: Кн. изд-во, 1979. – 160 с.
- Кононов К.Е., Наумова Л.Г., Розенберг Г.С., Софронеева Т.П.** Опыт использования кластерного анализа для выявления экологических групп видов травянистой растительности поймы р. Лены на территории Олекминского района // Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. – Якутск: ЯГУ, 1976. – С. 72-98.
- Кононов К.Е., Неустроева А.И.** Некоторые закономерности циклической динамики луговых сообществ поймы Средней Лены // Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. – Якутск: ЯГУ, 1976. – С. 99-122.
- Кононов К.Е., Розенберг Г.С.** Количественный анализ мозаичности пойменных лугов // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. – Якутск: ЯГУ, 1978. – С. 170-174.
- Кононов К.Е., Розенберг Г.С.** Прогнозирование урожайности аласных сенокосов по гидрометеорологическим факторам методами самоорганизации // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1981. – № 3. – С. 99-104.
- Кононов К.Е., Софронеева Т.П.** Опыт построения классификации пойменных лугов и степей реки Лены с использованием «блок-метода» // Количественные методы анализа растительности. – Уфа: БФАН СССР, 1974. – С. 139-141.
- Константинов Ф.В., Богомолов А.С., Гак Г.М. и др.** Основы марксистско-ленинской философии / 5-е изд. – М.: Политиздат, 1981. – 463 с.
- Кордонский С.Г.** Циклы деятельности и идеальные объекты. – М.: Пантори, 2001. – 176 с.
- Коробов В.Б.** Построение вербально-числовых шкал методом нечетких множеств для оценки состояния природных объектов // Пробл. регион. экол. – 2005. – № 54. – С. 18-22.

- Коросов А.В.** Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2002. – 212 с.
- Коросов А.В.** Специальные методы биометрии: Учеб. пособие. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. – 364 с.
- Коростышевский М.А., Эппель М.С.** Степенная зависимость – закон Рубнера – биологический механизм // Журн. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 6. – С. 938-941.
- Корчагин А.А.** Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1976. – Т. 5. – С. 7-320.
- Коршунова Л.Н.** Законы сохранения в механике: Закон сохранения импульса. Работа, мощность. Закон сохранения энергии: Пособие по физике (9-10 кл.). – М.: Контур, 2005. – 95 с.
- Корявов П.П., Сушков Б.Г.** Имитация динамических процессов. – М.: Знание, 1978. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. математ., киберн.; вып. 12)
- Косиков Г.К.** «Структура» и/или «текст» (стратегии современной семиотики) // Французская семиотика: От структурализма к постструктурализму. – М.: ИГ "Прогресс", 2000. – С. 3-48.
- Костанца Р.** Четыре образа грядущего столетия: Путь к звездам, Экотопия, Большое правительство или Безумный Макс? // Впереди XXI век: перспективы, прогнозы, футурологи. Антология современной классической прогностики. 1952-1999. – М.: Academia, 2000. – С. 277-286.
- Костина Н.В.** REGION: экспертная система управления биоресурсами. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – 132 с.
- Костина Н.В., Розенберг Г.С., Шитиков В.К.** Экспертная система экологического состояния бассейна крупной реки // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2003. – Т. 5, № 2. – С. 287-294.
- Костицын В.А.** Эволюция атмосферы, биосферы и климата. – М.: Наука, 1984. – 96 с.
- Котельников В.А.** Теория потенциальной помехоустойчивости. – М.: Госэнергоиздат, 1956. – 152 с.
- Котляков В.М.** Избранные сочинения. Кн. 3. География в меняющемся мире. – М.: Наука, 2001. – 411 с.
- Котляков В.М., Трофимов А.Н., Селиверстов Ю.П., Солодуха Н.М.** Моделирование экологических ситуаций // Изв. РАН, сер. геогр. – 1995. – № 1. – С. 5-20.
- Котов В.Н.** Применение теории измерений в биологических исследованиях. – Киев: Наук. думка, 1985. – 100 с.
- Кофман А.** Введение в теорию нечетких множеств. – М.: Радио и связь, 1982. – 432 с.
- Кохонен Т.** Ассоциативные запоминающие устройства. – М.: Мир, 1982. – 383 с.
- Кочарян К.С., Кочарян К.К.** Устойчивые газоны для крупных мегаполисов // Тезисы докладов Всероссийской науч.-практ. конф. "Градостроительство. Реставрация и реконструкция российских городов" (Ярославль, 8-9 июня 2006 г.). – Ярославль: РААСН, 2006. – С.
- Крамаренко С.С.** Математические методы в экологии: методы оценки обилия и пространственной структуры популяций // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть VI: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2006. – С. 117-146.
- Крапивин В.Ф.** Таблицы распределения Вальда. – М.: Наука, 1965. – 189 с.
- Крапивин В.Ф.** О теории живучести сложных систем. – М.: Наука, 1978. – 248 с.
- Крапивин В.Ф.** Экоинформатика и проблемы глобальной экодинамики // Биосфера. – 2011. – Т. 3, № 1. – С. 27-37.

- Крапивин В.Ф., Кондратьев К.Я.** Глобальные изменения окружающей среды: экоинформатика. – СПб.: Изд-во СПб гос. ун-та, **2002**. – 724 с.
- Крапивин В.Ф., Свирижев Ю.М., Тарко А.М.** Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. – М.: Наука, **1982**. – 272 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Биол. науки. – **1990**. – № 9. – С. 159-160. – Рец. на кн.: Моисеенкова Т.А. Эколого-экономическая сбалансированность промышленных узлов. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, **1989**. – 240 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.** Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биологических систем. – М.: Наука, **1992**. – С. 40-51.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.** Учиться, право, не грешно... [Рецензия] // Зеленый мир (М.). – **1999**. – № 6. – С. 20-21. – Рец. на кн.: Акимова Т.А., Хаскин В.В. Экология. Учебник для вузов. – М.: ЮНИТИ, **1998**. – 455 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.** Экология «в законе» (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). – Тольятти: ИЭВБ РАН, **2002**. – 248 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С., Шляхтин Г.В.** От добычи устриц к устойчивому развитию (хронология основных событий) // Изв. Саратов. ун-та. – **2008**. – Сер. Химия, биология, экология. Вып. 1. – С. 58-86.
- Крестин С.В.** Математическая модель трансформации соединений азота в водной среде // Тезисы докладов III Международного конгресса «Вода: экология и технология. ЭКВАТЭК-98». – М.: Мин-во природ. ресурсов РФ, **1998**. – С. 153.
- Крестин С.В.** Модель трансформации азотосодержащих веществ Куйбышевского водохранилища // Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти: ИЭВБ РАН, **2003**. – С. 420-424.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Модель «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Тезисы докладов Международного форума "Информатика на службе экологии и здоровья". – Тольятти: МКК, **1991**. – С. 46-47.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Об одном механизме «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Биофизика. – **1996**. – Т. 41, вып. 3. – С. 650-654.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Двухмерная модель «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Изв. СамНЦ РАН. – **2002**. – Т. 4, № 2. – С. 276-279.
- Криволицкий Д.А., Степанов А.М., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А.** Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. – М.: Наука, **1988**. – С. 4-16.
- Криксунов Е.А.** Теория динамики промыслового стада рыб. – М.: Изд-во МГУ, **1991**. – 77 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А.** Обеспеченность ресурсами и её роль в развитии инвазионных процессов // Журн. общ. биол. – **2010**. – Т. 71, № 5. – С. 436-451.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. и др.** Балансовая модель биотического сообщества оз. Сямозеро. – Петрозаводск: КНЦ РАН, **2005**. – 53 с.
- Криксунов Е.А., Снетков М.А.** Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. – М.: Наука, **1985**. – С. 46-55.

- Криксунов Е.А., Шаров А.Ф.** Моделирование воспроизводства и анализ автоколебательной динамики короткоцикловых рыб // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48, № 2. – С. 259-268.
- Криницкий Н.А.** Теория ЭВМ и программирования как интерпретация теории алгоритмов // Симпозиум по теоретическому программированию. – Новосибирск: СО АН СССР, 1972. – 9 с. – <http://www.ershov.ras.ru/archive/eaindex.asp?did=16839>.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М.** Результаты исследований биологии нерки красной, состояния её запасов и колебаний численности // Вопр. ихтиологии. – 1956. – Вып. 7. – С. 3-20.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Куренков И.И., Меншуткин В.В.** Модель экологической системы озера Дальнего // Гидробиол. журн. – 1969а. – Т. 5, № 5. – С. 14-22.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.** Сообщество пелагических рыб озера Дальнего. Опыт кибернетического моделирования. – Л.: Наука, 1969б. – 86 с.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.** Тихоокеанский лосось нерка (красная) в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). – Л.: Наука, 1987. – 262 с.
- Кубасова Т.С.** Анализ динамики углерода в почвах хвойно-широколиственных лесов при разных сценариях внешних воздействий на лесные экосистемы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2007. – 17 с.
- Кудинов К.А., Розенберг Г.С., Саксонов С.В.** [Рецензия] // Ботан. журн. – 2001. – Т. 86, № 1. – С. 174-176. – Рец. на кн.: Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1999. – 413 с.
- Кудрин Б.И.** Мои семь отличий от Ципфа // Общ. и прикл. ценология. – 2007. – № 4. – С. 25-33.
- Кудрявцев В.Н., Виноградов С.С.** Обоснованность и необоснованность применения различных перечней ПДК для сточных вод гальванического производства // URL. – <http://enviropark.ru/course/category.php?id=20>.
- Кузанский Н.** Об ученом незнании // Сочинения в двух томах. – М.: Мысль, 1979. – Т. 1. – С. 47-184. (Серия: Философское наследие).
- Кузин А.Е.** Северный морской котик. – М.: Изд. Совета по морским млекопитающим, 1999. – 395 с.
- Кузнецов И.В.** Взаимосвязь физических теорий // Вопр. философии. – 1963. – № 6. – С. 34-44.
- Кузнецов И.В.** Структура физической теории // Вопр. философии. – 1967, № 11. – С. 86-98.
- Кузнецов И.В.** Избранные труды по методологии физики (на подступах к теории физического познания). – М.: Наука, 1975. – 296 с.
- Кузнецов О.Л., Кузнецов П.Г., Большаков Б.Е.** Система природа – общество – человек. Устойчивое развитие. – М.: Ноосфера, 2000. – 392 с.
- Кузнецов П.Г.** "Его действительное открытие..." // Подолинский С.А. Труд человека и его отношение к распределению энергии. – М.: Ноосфера, 1991. – С. 5-10.
- Кузнецов П.Г.** Искусственный интеллект и разум человеческой популяции // Устойчивое развитие: наука и практика. – 2008. – Спец. выпуск. – С. 10-48. – [[http://yrazvitie.ru/wp-content/uploads/2009/07/spec\\_vipysk.pdf](http://yrazvitie.ru/wp-content/uploads/2009/07/spec_vipysk.pdf)].
- Кузнецов С.П.** Динамический хаос (курс лекций). – М.: Физматлит, 2001. – 295 с. (Сер. Современная теория колебаний и волн).
- Кузнецова М.А.** Методические подходы к изучению экологии популяций в работах Г.Ф. Гаузе // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-

химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, **2000**. – С. 314-341.

- Кулагин А.А.** Реализация адаптивного потенциала древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях: Дис. ... д-ра биол. наук. – Уфа: Тольятти, **2006**. – 430 с.
- Кулагин А.А., Шагиева Ю.А.** Древесные растения и биологическая консервация промышленных загрязнителей. – М.: Наука, **2005**. – 190 с.
- Кулагин А.Ю.** Адапциогенез и реализация адаптивного потенциала древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях (на примере сем. Salicaceae Lindl.) // Матер. докл. Международной конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 3». – Тольятти: ИЭВБ РАН, **2003**. – С. 141.
- Кулагин А.Ю., Баталов А.А., Зайцев Г.А., Смеганина Е.Э.** Адаптивный потенциал древесных растений в условиях техногенеза (на примере хвойных насаждений Уфимского промышленного центра) // Научные аспекты экологических проблем России. – М.: Наука, **2002**. – Т. 1. – С. 246-251.
- Кулагин Ю.З.** О критических периодах в онтогенезе растений // Журн. общ. биол. – **1972**. – Т. 33, № 6. – С. 751-757.
- Кулагин Ю.З.** Преадаптации и экологический прогноз // Журн. общ. биол. – **1974**. – Т. 35, № 2. – С. 223-227.
- Кулагин Ю.З.** Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. – М.: Наука, **1980**. – 116 с.
- Кулагин Ю.З.** Экологические аналоги и прогнозирование // Журн. общ. биол. – **1982**. – Т. 43, № 1. – С. 30-34.
- Кулаичев А.П.** Методы и средства анализа данных в среде Windows. – М: ИнКо, **2002**. – 341 с.
- Куль К.** На пути к конструктивной теории фитоценологии // Перспективы теории фитоценологии: Тез. симпоз. Лазлугу – Пухту, 16-20 мая 1988. – Тарту: Изд-во АН ЭССР, **1988**. – С. 11-18.
- Кун Т.** Структура научных революций. – М.: Прогресс, **1975**. – 300 с.
- Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г.** Парадоксы хаоса // Знание – сила. – **1993**. – № 3. – С. 53-62.
- Куркин К.А.** Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, **1976**. – 284 с.
- Куркин К.А.** Системный подход в экологических исследованиях // Системные исследования. – М.: Наука, **1977**. – С. 195-211.
- Кусакин О.Г.** Предисловие // Христофорова Н.К. Основы экологии: Учеб. для биол. и экол. факультетов университетов. – Владивосток: Дальнаука, **1999**. – С. 5-8.
- Лавренко Е.М.** Теоретические задачи советской геоботаники // Сов. ботан. – **1944**. – № 4-5. – С. 3-19.
- Лавренко Е.М., Дылис Н.В.** Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР // Ботан. журн. – **1968**. – Т. 43, № 2. – С. 155-167.
- Лавренко Е.М., Юнатов А.А.** Залежный режим в степях как результат воздействия полвки Брандта на степной травостой и почву // Ботан. журн. – **1952**. – Т. 37, № 2. – С. 128-138.
- Лайск А., Молдау Х., Нильсон Т., Росс Ю., Тооминг Х.** О моделировании продукционного процесса растительного покрова // Ботан. журн. – **1971**. – Т. 56, № 6. – С. 761-776.
- Лакатос И.** Фальсификация и методология научно-исследовательских программ. – М.: Медиум, **1995**. – 236 с.

- Лацинский Н.Н.** Специфика динамических явлений в травостое сосновых парковых лесов // Изв. СО АН СССР, сер. биол. – 1971. – № 15. – С. 39-45.
- Лбов Г.С.** Выбор эффективной системы зависимых признаков // Вычислительные системы. Вып. 19. – Новосибирск: Наука, 1965. – С. 21-34.
- Лбов Г.С.** Методы обработки разнотипных экспериментальных данных. – Наука: Новосибирск, 1981. – 160 с.
- Лбов Г.С., Бериков В.Б.** Устойчивость решающих функций в задачах распознавания образов и анализа разнотипной информации. – Новосибирск: Изд-во Ин-та матем. СО РАН, 2005. – 218 с.
- Лбов Г.С., Старцева Н.Г.** Логические решающие функции и вопросы статистической устойчивости решений. – Новосибирск: Изд-во Ин-та матем. СО РАН, 1999. – 211 с.
- Лебедева Н.К., Лурье А.Л., Я.И. Лукомский** // Ученые записки по статистике. – М.: Наука, 1963 – Т. VII. Статистические закономерности. Индексный метод анализа. Международное сравнение статистических показателей. – С. 313-320.
- Левич А.П.** Понятие устойчивости в биологии (математические аспекты) // Человек и биосфера. – М.: МГУ, 1977. – Вып. 1. – С. 138-174.
- Левич А.П.** Структура экологических сообществ. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 161 с.
- Левич А.П.** Семиотические структуры в экологии, или существует ли экологический код? // Человек и биосфера: экологический прогноз. – М.: МГУ, 1983. – Вып. 8. – С. 68-77.
- Левич А.П.** Эколого-математическое моделирование биологической продуктивности Каспийского моря // Теоретическая экология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – С. 5-16.
- Левич А.П.** Теоретическая биология: поиск уравнений обобщенного движения // Изв. РАН, сер. биол. – 1993а. – № 2. – С. 320-323.
- Левич А.П.** Теоретическая биология: поиск источников неравновесности живой материи // Изв. РАН, сер. биол. – 1993б. – № 5. – С. 778-779.
- Левич А.П.** Основные задачи "Теоретической биологии" Э. Бауэра: поиск путей к теории обобщенного движения и источников неравновесности живой материи // Эрвин Бауэр и теоретическая биология. – Пущино. НЦ РАН, 1993в. – С. 91-101.
- Левич А.П.** Феноменология, применение и происхождение ранговых распределений в биоценозах и экологии как источник идей для техноценозов и экономики // Математическое описание ценозов и закономерности технетики. – Абакан: Центр системных исследований, 1996. – С. 93-105.
- Левич А.П.** Управление структурой фитопланктонных сообществ: Эксперимент и моделирование: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 2000. – 41 с.
- Левич А.П.** Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования // Успехи соврем. биол. – 2004. – Т. 124, вып. 6. – С. 515-533.
- Левич А.П., Булгаков Н.Г., Максимов В.Н.** Теоретические и методические основы технологии регионального контроля природной среды по данным экологического мониторинга. – М.: НИИ-Природа, 2004. – 271 с.
- Левич А.П., Булгаков Н.Г., Рисник Д.В., Милько Е.С.** Экологический контроль окружающей среды по данным биологического и физико-химического мониторинга природных объектов // Компьютерные исследования и моделирование. – 2010а. – № 2. – С. 199-207.
- Левич А.П., Забурдаева Е.А., Максимов В.Н. и др.** Поиск целевых показателей качества для биоиндикаторов экологического состояния и факторов окружающей среды (на

- примере водных объектов р. Дон) // Водные ресурсы. – 2009. – Т. 36, № 6. – С. 730-742.
- Левич А.П., Личман Е.Г.** Модельное изучение возможностей направленного изменения структуры фитопланктонных сообществ // Журн. общ. биол. – 1992. – Т. 53, № 5. – С. 689-703.
- Левич А.П., Михайловский Г.Е.** Существует ли теоретическая биология? // Химия и жизнь. – 1979а. – № 1. – С. 9-13.
- Левич А.П., Михайловский Г.Е.** Съществува ли теоретична биология? // Наука и техника (Болгария). – 1979б. – № 18. – С. 4-6.
- Левич А.П., Рисник Д.В., Булгаков Н.Г. и др.** Методические вопросы применения показателей видового разнообразия фитопланктона для анализа качества вод Нижней Волги // Использование и охрана природных ресурсов России. – 2010б. – № 5. – С. 44-48; № 6. – С. 27-34.
- Левич А.П., Терёхин А.Т.** Метод расчета экологически допустимых уровней воздействия на пресноводные экосистемы (метод ЭДУ) // Водн. ресурсы. – 1997. – Т. 4, № 3. – С. 328-335.
- Лем С.** Сумма технологии. – М.: Мир, 1968. – 608 с. – <http://lib.ru//LEM/summa.txt>
- Ленин А.Н., Логвин В.В.** Исследование моделей морских экосистем с помощью проблемно-ориентированной системы программирования ДИСТАЛ // Исследование механизмов функционирования морских сообществ и экосистем с применением математического моделирования. – Киев: Наук. думка, 1977. – С. 54-65.
- Ленин В.И.** Конспект книги Гегеля "Наука логики" // Полное собрание сочинений / 5-е изд. – М.: Гос. изд. полит. лит., 1977. – Т. 29. – С. 77-218.
- Леонов А.В.** Математическое моделирование трансформации соединений фосфора в пресноводных экосистемах (на примере оз. Балатон) – М.: Наука 1986. – 150 с.
- Леонов А.В.** Математическая модель совместной трансформации соединений азота, фосфора и кислорода в водной среде: её применение для анализа динамики компонентов в евтрофном озере // Водн. ресурсы. – 1989. – Т. 16, № 2. – С. 105-123.
- Леонов А.В., Абросов Н.С., Николаев В.М.** Математическая модель трансформации соединений углерода, азота, фосфора и режима кислорода на взаимосвязанных водоемах повышенной трофности // Водн. ресурсы. – 1994. – Т. 21, № 4-5. – С. 513-522.
- Леонов А.В., Осташенко М.М., Лаптева Е.Н.** Математическое моделирование процессов трансформации органического вещества и соединений биогенных элементов в водной среде: предварительный анализ условий функционирования экосистемы Ладожского озера // Водн. ресурсы. – 1991. – № 1. – С. 51-72.
- Леонов А.В., Цхай А.А.** Прогноз качества воды проектируемого водохранилища на основе модели трансформации соединений азота и фосфора // Водн. ресурсы. – 1995. – № 3. – С. 261-272.
- Леонов В.П.** Ошибки статистического анализа биомедицинских данных // Междунар. журн. медицинской практики. – 2007. – Вып. 2. – С. 19-35.
- Лернер А.Я.** Предисловие // Принципы самоорганизации. – М.: Мир, 1966. – С. 5-13.
- Лефевр В.А.** Конфликтующие структуры. – М.: Сов. радио, 1973. – 120 с.
- Лефевр В.А.** Рефлексия. – М.: Когито-центр, 2003. – 496 с.
- Лефевр В.А., Смолян Г.Л.** Алгебра конфликта / Изд. 4. – М.: URSS, 2011. – 72 с.
- Лиена И.Я.** Математическая модель прогнозирования запаса древостоя // Математика в ботанике. Уч. зап. Латв. ун-та. Т. 122. – Рига: Латв. ун-т, 1970. – С. 71-80.



- Лиена И.Я.** Характерные ошибки применения математических методов в биологии // Моделирование и прогнозирование в экологии. – Рига: Латв. ун-т, **1978**. – С. 3-14.
- Лизер С.** Эконометрические методы и задачи. – М.: Статистика, **1971**. – 141 с.
- Линней К.** Философия ботаники. – М.: Наука, **1989**. – 356 с.
- Лифиренко Н.Г.** Состояние здоровья населения и качество окружающей среды: анализ территорий разного масштаба: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, **2006**. – 18 с.
- Лиханова И., Арчегова И.** Формирование почв при ускоренной восстановительной сукцессии лесных экосистем на Севере // Вестн. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. – **2009**. – № 4 (138). – С. 2-6.
- Лобанов В.А., Анисимов О.А.** Эмпирико-статистическое моделирование временных и пространственных изменений гидрометеорологических характеристик // Труды Центра международного сотрудничества по проблемам окружающей среды (ИНЭНКО) РАН. – СПб.: Наука, **2006**. – С. 70-86.
- Ловеллус Н.В.** К возможности оценки воздействия взрывов сверхновых звезд на прирост древесных пород // Ботан. журн. – **1974**. – Т. 59, № 7. – С. 992-995.
- Логофет Д.О.** Что такое математическая экология // Математические модели в экологии и генетике. – М.: Наука, **1981**. – С. 8-17.
- Логофет Д.О.** Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Мат. моделирование. – **2002a**. – Т. 14, № 12. – С. 11-22.
- Логофет Д.О.** [Рецензия] // Журн. общ. биол. – **2002b**. – Т. 63, № 1. – С. 75-77. Рец. на кн.: Hal Caswell. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Second Edition. – Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2001, xxii + 722 pp. – Хал Касвелл. Матричные популяционные модели: Построение, анализ и интерпретация. 2-е изд. Сандерленд, Массачусетс: Синауэр, 2001, xxii + 722 с.
- Логофет Д.О., Белова И.Н.** Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундам. и прикл. математ. – **2007**. – Т. 13, № 4. – С. 145-164.
- Логофет Д.О., Ключкова И.Н.** Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Мат. моделирование. – **2002**. – Т. 14, № 10. – С. 116-126.
- Логофет Д.О., Свирижев Ю.М.** Устойчивость в моделях взаимодействующих популяций // Проблемы кибернетики, **1976**. – Вып. 32. – С. 132-140.
- Ломоносов М.В.** Письмо Леонарду Эйлеру от 5 июля 1748 г. // Избранные философские произведения. – М.: Госполитиздат, **1950**. – С. 155-163.
- Лоренц К.** Агрессия (так называемое «зло»). – СПб.: Амфора, **2001**. – 349 с.
- Лукомский Я.И.** Теория корреляции и её применение к анализу производства. – М.: Госстатиздат, **1958**. – 387 с.
- Львовский В.Н.** Статистические методы построения эмпирических формул / 2-е изд. – М.: Высш. шк., **1988**. – 239 с.
- Лысенко Т.Д.** Об агрономическом учении В.Р. Вильямса // Избранные работы. – М.: Сельхозгиз, **1952**. – С. 271-299. (Газета "Правда", 1950, 15 июля).
- Любарский Е.Л.** Теоретическая фитоценология и агрофитоценозы // Тезисы докладов Всесоюзного совещания "Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности". – Ижевск: Изд-во Удмуртск. гос. ун-та, **1988**. – С. 17.

- Любищев А.А.** Об ошибках в применении математики в биологии. I. Ошибки от недостатка осведомленности // Журн. общ. биол. – 1969а. – Т. 30, № 5. – С. 572-584.
- Любищев А.А.** Об ошибках в применении математики в биологии. II. Ошибки, связанные с избытком энтузиазма // Журн. общ. биол. – 1969б. – Т. 30, № 6. – С. 715-723.
- Любищев А.А.** Редукционизм и развитие морфологии и систематики // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38, № 2. – С. 240-245.
- Любищев А.А.** О постулатах качественных и количественных законах (из письма А.А. Равделю) // Теоретические проблемы эволюции и экологии. – Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. – С. 215-220.
- Любищев А.А.** Мысли о многом / Сост. О.П. Орлицкая. – Ульяновск: Изд-во Ульян. гос. пед. ун-та, 1997. – 272 с.
- Ляпунов А.А.** Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозе (Попытка математического анализа) // Журн. общ. биол. – 1968. – Т. 29, № 6. – С. 629-644.
- Ляпунов А.А.** В чем состоит системный подход к изучению реальных объектов сложной природы // Управляемые системы. – Новосибирск: Наука, 1970. – Вып. 6. – С. 44-56.
- Ляпунов А.А.** О кибернетических вопросах биологии // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1972. – Вып. 25. – С. 5-40.
- Ляпунов А.А., Титлянова А.А.** Системный подход к изучению обменных процессов в биогеоценозе // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 8. – С. 1081-1092.
- Мазалов В.В.** Игровые моменты остановки. – Новосибирск: Наука, 1987. – 192 с.
- Мазалов В.В.** Математическая теория игр и приложения. – СПб.; М.; Краснодар: Лань, 2010. – 446 с.
- Мазалов В.В., Ретгиева А.Н.** Об одной задаче управления популяцией // Обзорные прикладной и промышленной математики. – 2002. – № 9, вып. 2. – С. 293-306.
- Мазалов В.В., Ретгиева А.Н.** Равновесие по Нэшу в задачах охраны окружающей среды // Математическое моделирование. – 2006. – Т. 18, № 5. – С. 73-90.
- Мазинг В.В.** О теоретических и методических вопросах крупномасштабного картирования растительности // Уч. зап. Тарт. ун-та. – 1963. – Т. 136 (Труды по ботанике. Т. 4). – С. 473-485.
- Майр Э.** Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. – М.: Мир, 1970. – С. 47-58.
- Майстров Д.Е.** Теория вероятностей. Исторический очерк. – М.: Наука, 1967. – 320 с.
- Макаренко Н.Г.** Фракталы, аттракторы, нейронные сети и все такое // Научная сессия МИФИ-2002. IV Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика – 2002». Лекции по нейроинформатике. Часть 2. – М.: МИФИ, 2002. – С. 121-169.
- Макарова С.И.** Сравнение моделей описания зависимости числа видов во флоре от размера площади // Ботан. журн. – 1983. – Т. 68, № 3. – С. 376-381.
- Максимов В.Н.** Многофакторный эксперимент в биологии. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 279 с.
- Максимов В.Н., Булгаков Н.Г., Левич А.П., Терехин А.Т.** Методика применения детерминационного анализа данных мониторинга для целей экологического контроля природной среды // Успехи соврем. биол. – 2001. – Т. 121, № 2. – С. 131-143.
- Максимов В.Н., Булгаков Н.Г., Милованова Г.Ф.** Детерминационный анализ связей между различными компонентами экосистем. Сравнение с методами традиционной статистики // Изв. РАН. Сер. биол. – 1999. – № 4. – С. 469-477.

- Максимов В.Н., Булгаков Н.Г., Милованова Г.Ф., Левич А.П.** Детерминационный анализ в экосистемах: сопряженности для биотических и абиотических компонент // Изв. РАН. Сер. биол. – 2000а. – № 4. – С. 482-491.
- Максимов В.Н., Милованова Н.Г., Булгаков Н.Г., Левич А.П.** Индикация состояния экосистем методами детерминационного анализа // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Люблинские чтения). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000б. – С. 113-120.
- Малахов В.В.** «Пока горит свеча...» Очерки по истории кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. Изд. 2-е. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 153 с.
- Малета Ю.С., Тарасов В.В.** Математические методы статистического анализа в биологии и медицине. – М.: МГУ, 1982. – 179 с.
- Малинецкий Г.Г.** Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент. Введение в нелинейную динамику. – М.: Наука, 1997. – 256 с.
- Малинецкий Г.Г.** Новый облик нелинейной динамики // Природа. – 2001. – № 3. – С. 3-12.
- Малинецкий Г.Г.** Сценарии, стратегические риски, информационные технологии. – URL. – [http://www.keldysh.ru/e-biblio/jj/s\\_r/jst.htm](http://www.keldysh.ru/e-biblio/jj/s_r/jst.htm).
- Малинецкий Г.Г., Курдюмов С.П.** Нелинейная динамика и проблемы прогноза // Вестн. РАН. – 2001. – Т. 71, № 3. – С. 210-224.
- Малинецкий Г.Г., Погапов А.Б.** Нелинейная динамика и хаос: основные понятия. – М.: КомКнига, 2006. – 240 с.
- Малиновский А.А.** Теоретическая биология? Она создается сегодня // Знание – сила. – 1979. – № 11.
- Малиновский А.А.** О теоретической биологии. – Препринт НЦБИ АН СССР. – Пушкино, 1982. – 10 с. – (I Всесоюзный биофизический съезд. Секц. № 20. Творческая дискуссия).
- Малкина-Пых И.Г.** Моделирование динамики пестицидов в элементарных экосистемах различных географических зон на основе метода функций отклика // Агрехимия. – 1995а. – № 8. – С. 87-113.
- Малкина-Пых И.Г.** Модель формирования гумуса в естественных и сельскохозяйственных экосистемах // Почвоведение. – 1995б. – № 7. – С. 902-914.
- Малкина-Пых И.Г.** Моделирование роста и развития однолетних растений с использованием метода функций отклика. 1. Общее описание модели // Физиол. раст. – 1996а. – Т. 43, № 6. – С. 842-851.
- Малкина-Пых И.Г.** Моделирование роста и развития однолетних растений с использованием метода функций отклика. 2. Идентификация параметров. Имитационные эксперименты // Физиол. раст. – 1996б. – Т. 43, № 6. – С. 842-863.
- Малкина-Пых И.Г.** Метод функций отклика в экологической биофизике: Автореф. дис. ... докт. физ.-мат. наук. – М., 1998. – 40 с.
- Малкина-Пых И.Г., Пых Ю.А.** POLMOD.PEST – модель миграции пестицидов в элементарной экосистеме. Препринт. – М.: ИНЭНКО, 1992. – 88 с.
- Малкина-Пых И.Г., Пых Ю.А.** POLMOD.HUM – модель динамики гумуса в естественных экосистемах, при сельскохозяйственном использовании почв и в глобальных изменениях климата. Препринт. – М.: ИНЭНКО, 1994. – 84 с.
- Мальтус Т.** Опыт о законе народонаселения. – М.: Директмедиа Пабблишинг, 2007. – 358 с.

- Мальшев Л.И.** Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, № 11. – С. 1581-1588.
- Мальшев Л.И.** Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, № 11. – С. 1537-1550.
- Мальшев Л.И.** В краю снежных вершин. Путешествия ботаника по Восточному Саяну: мемуары. – Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2007. – 144 с.
- Мамихин С.В.** Воспроизведение температурного и гидрологического режимов почвы в математических моделях сухопутных экосистем // Вестн. Моск. ун-та. Сер. почв. – 1997. – № 3. – С. 7-10.
- Мамихин С.В.** Динамика углерода органического вещества и радионуклидов в наземных экосистемах (имитационное моделирование и применение информационных технологий). – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. – 172 с.
- Мамчур Е.А.** Проблема выбора теории. К анализу переходных ситуаций в развитии физического знания. – М.: Наука, 1975. – 232 с.
- Мамчур Е.С., Скорупская Ю.Г.** Виртуальные миры искусства и науки: проблема референции // Теоретическая виртуалистика. Новые проблемы, подходы и решения / Отв. ред. Е.А. Мамчур. – М.: Наука, 2008. – С. 140-160.
- Мандельброт Б.Б.** Фракталы и возрождение теории итераций // Пайген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем – М.: Мир, 1993. – С. 131-140.
- Мандельброт Б.Б.** Фрактальная геометрия природы. – М.; Ижевск: Ин-т компьют. иссл., 2002. – 656 с.
- Мандельброт Б.** Фракталы и хаос: Множество Мандельброта и другие чудеса. – М.; Ижевск: Ин-т компьют. иссл., 2009. – 391 с.
- Мантейфель Б.П.** Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические основы управления поведением рыб. – М.: Наука, 1970. – С. 12-36.
- Мантейфель Б.П.** Экология поведения животных. – М.: Наука, 1980. – 220 с.
- Мантейфель Б.П.** Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. – М.: Наука, 1987. – 272 с.
- Маргалеп Р.** Облик биосферы. – М.: Наука, 1992. – 214 с.
- Маркман Г.С.** К теории диссипативных структур в системе двух уравнений с диффузией // Динамика биологических популяций. – Горький: Изд-во ГГУ, 1985. – С. 16-22.
- Марков А.В.** Эволюция и мораль // Природа. – 2010. – № 9. – С. 21-28.
- Маркова Н.М., Шапиро А.П.** Проблемно-ориентированный язык «БИОЛ» для моделирования биоценозов // Управление и информация. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. – Вып. 25. – С. 113-129.
- Мартынова М.В.** Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. – М.: Наука, 1984. – 160 с.
- Мартынова М.В.** Донные отложения как составляющая лимнических экосистем. – М.: Наука, 2010. – 242 с.
- Марчук Г.И.** Методы вычислительной математики. 3-е изд. – М.: Наука, 1989. – 608 с.
- Масленников Е.В.** [Рецензия] Что такое социологическое измерение? // Социол. исслед.. – 1999. – № 9. – С. 143-146. – Рец. на кн.: Толстова Ю.Н. Измерение в социологии. – М.: ИНФРА-М, 1998. – 224 с.
- Матвеев Н.М.** Аллелопатия как фактор экологической среды. – Самара: Кн. изд-во, 1994. – 203 с.

- Материалы I Международной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», Нарочь, 20-25 сентября 1999 г. – Минск: Изд-во БГУ, **2000**. – 495 с.
- Материалы II Международной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», Нарочь, 22-26 сентября 2003 г. – Минск: Изд-во БГУ, **2003**. – 669 с.
- Материалы III Международной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», 17-22 сентября 2007 г., Минск; Нарочь. – Минск: «Издательский центр БГУ», **2007**. – 360 с.
- Матишов Д.Г., Касаткина Н.Е., Бердников С.В.** Опыт применения математических моделей для оценки потоков искусственных радионуклидов в экосистеме Азовского моря // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. – М.: Наука, **2005**. – С. 184-197.
- Мауринь А.М.** Принцип необратимости и моделирование биологических систем // Моделирование и прогнозирование в экологии. – Рига: Латв. ун-т, **1975**. – С. 15-21.
- Мауринь А.М.** Проблемы биоэкологического прогнозирования // Журн. общ. биол. – **1978**. – Т. 39, № 2. – С. 149-159.
- Мауринь А.М., Ушинская В.И.** Критерий выбора методического подхода в биоэкологическом прог-нозировании // Моделирование и прогнозирование в экологии. – Рига: Латв. ун-т, **1978**. – С. 22-28.
- Машбиц Е.И., Каптелинин В.Н., Маргулис Е.Д.** Введение в язык Лого. – Киев: Выща школа, **1989**. – 207 с.
- Медведева Н.Б.** Динамика логистической функции // Соросовский образ. журн. – **2000**. – Т. 6, № 8. – С. 121-127.
- Медвинский А.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. и др.** Концептуальная модель динамики озерного сообщества оз. Сямозеро // Биофизика. – **2006**. – Т. 51, вып. 2. – С. 358-366.
- Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А. и др.** Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физ. наук. – **2002**. – Т. 172, № 1. – С. 31-66.
- Медников Б.М.** Аксиомы биологии – *Biologia axiomatica*. – М.: Знание, **1982**. – 136 с.
- Медоуз Донелла, Рандерс Й., Медоуз Денис.** Пределы роста. 30 лет спустя. – М.: ИКЦ "Академкнига", **2008**. – 342 с.
- Межжерин В.А.** Этюды по теории биологических систем // Системные исследования. Ежегодник 1974. – М.: Наука, **1974**. – С. 100-119.
- Мейен С.В.** Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – **1978а**. – Т. 39, № 4. – С. 495-508.
- Мейен С.В.** Проблема редукционизма в биологии // Диалектика развития в природе и научном познании: (К 100-летию книги Ф. Энгельса "Анти-Дюринг"). – М.: Наука, **1978б**. – С. 135-169.
- Мейен С.В.** Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. – М.: Наука, **1984**. – С. 7-32.
- Менделеев Д.И.** Сочинения: в 25-ти томах. – Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1949-1952. – Т. 22. Метрологические работы. – **1950**. – 867 с.
- Менделеев Д.И.** Периодический закон. Основные статьи. – М.: Изд-во АН СССР, **1958**. – 830 с.

- Меншуткин В.В.** Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. – Л.: Наука, **1971**. – 196 с.
- Меншуткин В.В.** Язык моделирования гидробиологических процессов // Гидробиол. журн. – **1975**. – Т. 11, № 6. – С. 11-17.
- Меншуткин В.В.** Имитационное моделирование водных экологических систем. – СПб.: Наука, **1993**. – 158 с.
- Меншуткин В.В.** Моделирование популяции нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнего (Камчатка) с применением индивидуально-ориентированного метода // Биол. моря. – **2003**. – Т. 29, № 3. – С. 217-221.
- Меншуткин В.В.** Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). – Петрозаводск; Санкт-Петербург: РАН, **2010**. – 416 с.
- Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я.** Моделирование популяции промысловой рыбы с учетом переменного темпа роста // Зоол. журн. – **1967**. – Т. 46, вып. 6. – С. 805-810.
- Меншуткин В.В., Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Кротова В.А.** Камерная модель динамики экосистемы озера Байкал с учетом трехмерной циркуляции вод // Математическое моделирование водных экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, **1981**. – С. 288-298.
- Меншуткин В.В., Паутова В.Н, Номоконова В.Н. др.** Статистические связи в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. – **1988**. – Т. 34, №5. – С. 94-103.
- Меншуткин В.В., Умнов А.А.** Математическая модель простейшей водной экологической системы // Гидробиол. журн. – **1970**. – Т. 6, вып. 2. – С. 28-35.
- Меркурьева Е.К.** Основы биометрии. – М.: МГУ, **1963**. – 237 с.
- Мешковский З.Д.** Применимость методов определения биологической самодетерминации для целей экологического прогнозирования // Моделирование и прогнозирование в экологии. – Рига: Латв. ун-т, **1980**. – С. 99-113.
- Миллс Ф.** Статистические методы. – М.: Госстатиздат, **1958**. – 799 с.
- Минибаев Р.Г.** Фитоценологические закономерности сорно-полевой растительности // Ботан. журн. – **1961**. – Т. 46, № 1. – С. 135-139.
- Минибаев Р.Г., Ханов Ф.М., Наумова Л.Г.** О некоторых вопросах методики учета засоренности полей при маршрутном обследовании // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. – Уфа: Башк. гос. ун-т, **1971**. – С. 214-221.
- Мирзоян Э.Н.** К истории системного подхода в биологии // Архив анат., гистол. и эмбриол. – **1989**. – Т. 47, № 8. – С. 90-97.
- Мирзоян Э.Н.** Пути развития теоретической биологии // Изв. РАН, сер. биол. – **1993**. – № 5. – С. 774-777.
- Мирзоян Э.Н.** Теоретическая биология: в поисках междисциплинарных подходов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – **1999**. – Т. 104, вып. 1. – С. 3-9.
- Мирзоян Э.Н.** Этюды по истории теоретической биологии / 2-е изд. – М.: Наука, **2006**. – 371 с.
- Миркин Б.М.** Введение в количественные методы анализа растительности. – Уфа: БашГУ, **1970**. – 87 с.
- Миркин Б.М.** Статистический анализ экоклиннов // Ботан. журн. – **1971**. – Т. 56, № 12. – С. 1772-1788.
- Миркин Б.М.** Закономерности развития растительности речных пойм. – М.: Наука, **1974**. – 174 с.
- Миркин Б.М.** Теория и практика фитоценологии. – М.: Знание, **1981**. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол.; вып. 7).

- Миркин Б.М.** О типах эколого-ценологических стратегий у растений // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44, № 5. – С. 603-613.
- Миркин Б.М.** Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- Миркин Б.М.** О «прагматических» принципах классификации растительности // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. – Уфа: БФАН СССР, 1987. – С. 18-28.
- Миркин Б.М.** Еще раз об организмизме в фитоценологии // Ботан. журн. – 1989а. – Т. 74, № 1. – С. 3-13.
- Миркин Б.М.** Надумана ли дилемма «холизм – редукционизм»? // Журн. общ. биол. – 1989б. – Т. 50, № 5. – С. 705-708.
- Миркин Б.М.** Заметки о "Перспективах теории фитоценологии" // Биол. науки. – 1989в. – № 11. – С. 65-75.
- Миркин Б.М.** Экология растительности сельскохозяйственных земель Башкирии. – Уфа: Башк. кн. изд-во, 1990. – 128 с.
- Миркин Б.М.** Экология естественных и сеяных лугов. – М.: Знание, 1991. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. сельское хозяйство; вып. 8).
- Миркин Б.М.** Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 6. – С. 522–526
- Миркин Б.М., Анищенко И.Е.** Градиентный анализ закономерностей состава спонтанных видов в сообществах газонов городов Башкирского Предуралья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99, № 6. – С. 86-91.
- Миркин Б.М., Антонова Н.Д., Горская Т.Г., Янтурин С.И.** К анализу поведения некоторых видов многолетних трав в различных экологических и ценологических условиях // Ботан. журн. – 1984. – Т. 69, № 4. – С. 810-816.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г.** Теоретические аспекты анализа сукцессии в травосмесьях // Биол. науки. – 1989. – № 10. – С. 18-27.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Григорьев И.Н. и др.** Опыт анализа сукцессий в травосмесьях. – Уфа: БФАН СССР, 1987. – 120 с.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Никулина Г.А., Розенберг Г.С.** О некоторых закономерностях дифференциации ценопопуляций культурных трав в ходе сукцессии травосмеси // Ботан. журн. – 1986. – Т. 71, № 5. – С. 588-598.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Методические вопросы применения корреляционного метода при геоботанических исследованиях // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 8. – С. 1142-1156.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** О «нише» сравнительной флористики в современной науке о растительности // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 3. – С. 399-410.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Наука о растительности (история и современное состояние основных научных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Популярный экологический словарь / Под ред. А.М. Гилярова. – М.: Тайдекс Ко, 2003. – 384 с. (Библиотека журнала "Экология и жизнь").
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Биологическое разнообразие и принципы его сохранения: Учеб. пособие. – Уфа: РИО БашГУ, 2004. – 122 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Проблемы, понятия и термины современной экологии: Словарь-справочник. – Уфа: АН БР; Гилем, 2010. – 400 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Розенберг Г.С., Хазнахметов Р.М.** Какой должна быть программа предмета «Устойчивое развитие» в высшей школе? // Изв. СамНЦ РАН. – 2005. – Т. 7. – № 1. – С. 28-34.

- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 1. Популяционный уровень // Биол. науки. – 1976. – № 12. – С. 127-134.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Системный подход к фитоценологии // Журн. общ. биол. – 1978а. – Т. 39, № 2. – С. 167-178.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978б. – 212 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1979. – Т. 3. – С. 71-137.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 136 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Кашапов Р.Ш.** Статистический анализ широтных ценопоклинов // Биол. науки. – 1975. – № 12. – С. 126-131.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформированный коэффициент Дайса, ТКД) // Растительность речных пойм, методы её изучения и вопросы рационального использования. – Уфа: БФАН СССР, 1972. – С. 85-86.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю.** Аллелопатия: состояние теории и методы изучения // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52, № 3. – С. 646-655.
- Миркин Б.М., Хасанова Г.Р., Абрамова Л.М., Суюндуков Я.Т.** Сукцессии в посевах многолетних трав: закономерности, вклад в биоразнообразии и устойчивость агроэкосистем // Бюл. МОИП, отд. биол. – 2002. – Т. 107, вып. 5. – С. 68-72.
- Миркин Б.М., Янтурин С.И.** Статистический анализ влияния удобрений и погодных условий на горизонтальную структуру луга. II. Популяционный уровень // Биол. науки. – 1981. – № 6. – С. 56-68.
- Мироненко М.В.** Гуманизм в опыте аксеологического измерения // Омский науч. вестн. – 2007. – № 2 (52). – С. 111-113.
- Миронова С.И.** Техногенные сукцессионные системы растительности Якутии (на примере Западной и Южной Якутии). – Новосибирск: Наука, 2000. – 151 с.
- Митропольский Ю.А.** Предисловие // Котов В.Н. Применение теории измерений в биологических исследованиях. – Киев: Наук. думка, 1985. – С. 3-4.
- Михайлова Н.В.** Решетчатые имитационные модели динамики популяций травянистых растений разных жизненных форм: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тольятти, 2008. – 18 с.
- Михайлова Н.В., Богданова Н.Е., Михайлов А.В.** Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2006. – Т. 111, вып. 1. – С. 37-44.
- Михайловский Г.Е.** Термодинамические аспекты системного подхода к экологии // Человек и биосфера. Вып. 2. Устойчивость экологических систем / Под ред. В.Д. Фёдорова. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – С. 103-123.
- Михайловский Г.Е.** Описание и оценка состояний планктонных сообществ. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
- Михайловский Г.Е.** Перед закатом системной биологии // Изв. РАН, сер. биол. – 1993. – № 2. – С. 310-312.
- Михайловский Г.Е., Левич А.П.** [Рецензия] // Биол. науки. – 1986. – № 12. – С. 101-104. – Рец. на кн.: Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. – М.: Наука, 1984. – 240 с.



- Михеев В.Н.** Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М.: Наука, **2006**. – 191 с.
- Мищенко Е.Ф., Садовничий В.А., Колесов А.Ю., Розов Н.Х.** Автоволновые процессы в нелинейных средах с диффузией. – М.: Физматлит, **2005**. – 431 с.
- Моисеев Н.Н.** Имитационные модели // Наука и человечество. – М.: Знание, **1973**. – С. 259-269.
- Моисеев Н.Н.** Математик задает вопросы...: (Приглашение к диалогу). – М.: Знание, **1975**. – 192 с.
- Моисеев Н.Н.** Проблемы построения «мировой модели» // Число и мысль. – М.: Знание, **1977**. – С. 139-175.
- Моисеев Н.Н.** "Мировая динамика" Форрестера и актуальные вопросы экологической эволюции // Форрестер Дж. Мировая динамика. – М.: Наука, **1978**. – С. 149-165.
- Моисеев Н.Н.** Системный анализ динамических процессов биосферы: Системный анализ и математические модели // Вестн. АН СССР. – **1979**. – № 1. – С. 97-108.
- Моисеев Н.Н.** Математические задачи системного анализа. – М.: Наука, **1981**. – 488 с.
- Моисеев Н.Н.** Комментарии к "Эволюции биосферы" В.А. Костицына // Костицын В.А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. – М.: Наука, **1984**. – С. 46-96.
- Моисеев Н.Н.** «Нужен мешок зерна для будущего посева» // «Знание – сила». – **1999**. – № 9-10. – С. 12-19.
- Моисеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.М.** Человек и биосфера. Опыт системного анализа и эксперименты с моделями. – М.: Наука, **1985**. – 272 с.
- Моисеев Н.Н., Крапивин В.Ф., Свирижев Ю.М., Тарко А.М.** На пути к построению модели динамических процессов в биосфере // Вестн. АН СССР. – **1979**. – № 10. – С. 88-104.
- Молчанов А.М.** Математические модели в экологии. Роль критических режимов // Математические моделирование в биологии. – М.: Наука, **1975**. – С. 133-141.
- Мольер Ж.-Б.** Мещанин во дворянстве // Сочинения. – М.: Книжная палата, **2003**. – С. 885-930.
- Монастырская И.А.** Экологические константы современной культуры // Доклад на конференции "Россия: ключевые проблемы и решения" (Москва, 11 декабря 2008 г.). – **2008**. – <http://www.etnograf.ru/node/619>.
- Монин А.С.** О природе турбулентности // Успехи физ. наук. – **1978**. – Т. 125, № 1. – С. 97-122.
- Моровиц Г.** Исторический очерк // Теоретическая и математическая биология. – М.: Мир, **1968**. – С. 34-47.
- Морозов А.Д.** Введение в теорию фракталов. – М.; Ижевск: Ин-т компьютер. иссл., **2004**. – 160 с.
- Морозов В.Г.** Эволюционное моделирование рядов произвольной вариабельности: необходимость и методика прогнозирования // Изв. СамНЦ РАН. – **2000**. – Т. 2, № 2. – С. 206-215.
- Мостеллер Ф., Тьюки Дж.** Анализ данных и регрессия. – М.: Финансы и статистика, **1982**. – 300 с.
- Мурашкина Т.И., Мещеряков В.А., Бадеева Е.А., Шалобаев Е.В.** Теория измерений: Учебное пособие. – М.: Высш. шк., **2007**. – 151 с.
- Нагель Э., Ньюмен Д.** Теорема Гёделя. – М.: Знание, **1970**. – 62 с.
- Налимов В.В.** Применение математической статистики при анализе вещества. – М.: Физматгиз, **1960**. – 430 с.

- Налимов В.В.** Теория эксперимента. – М.: Наука, 1971. – 207 с.
- Налимов В.В.** Что есть истина? // Химия и жизнь. – 1978. – № 1. – С. 43-49.
- Налимов В.В.** Теоретическая биология? Её всё ещё нет... // Знание – сила. – 1979а. – № 7. – С. 9-11. – <http://www.biometrica.tomsk.ru/naukoved/nalimov1.htm>.
- Налимов В.В.** Вероятностная модель языка. О соотношении естественных и искусственных языков / 2-е изд. – М.: Наука, 1979б. – 303 с.
- Налимов В.В.** Анализ оснований экологического прогноза. Паттерн-анализ как ослабленный вариант прогноза // Человек и биосфера. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – Вып. 8. – С. 31-47.
- Налимов В.В.** Является ли знание научным в той степени, в какой оно математизировано? Биологический аспект проблемы // Математизация современной науки: предпосылки, проблемы, перспективы. М.: АН СССР, 1986. – С. 103-111. – <http://www.biometrica.tomsk.ru/naukoved/mathem6.htm>.
- Налимов В.В.** В поисках иных смыслов. – М.: Прогресс, 1993. – 278 с.
- Налимов В.В., Голикова Т.И.** Логические основания планирования эксперимента. – М.: Металлургия, 1981. – 152 с.
- Налимов В.В., Дрогаллина Ж.А.** Трансперсональное движение: возникновение и перспективы развития // Психол. журн. – 1992. – Т. 13, № 3. – С. 130-139.
- Налимов В.В., Чернова Н.А.** Статистические методы планирования экстремальных экспериментов. – М.: Наука, 1965. – 340 с.
- Наумов Н.П.** Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии. – М.: Наука, 1973. – С. 3-20.
- Наумова Л.Г.** Экология: теория и практика, вчера и сегодня [Рецензия] // Изв. СамНЦ РАН. – 2004. – Т. 6, № 2. – С. 445-448.
- Наше общее будущее. Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР): Пер. с англ. – М.: Прогресс, 1989. – 376 с. (Our Common Future. World Commission on Environment and Development. – Oxford; N.Y.: Oxford Univ. Press, 1987. – 400 p.).
- Недорезов Л.В.** Лекции по математической экологии. – Новосибирск: Сибирский хронограф, 1997. – 161 с.
- Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В.** Об одной модели системы хищник–жертва с запаздыванием // Сиб. журн. индустр. матем. – 2003. – Т. 6, № 4. – С. 67-74.
- Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В.** Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций = Continuous-Discrete Models of Population Dynamics: Аналитический обзор. – Новосибирск: ГПНТБ СО РАН, 2011. – 234 с. – (Сер. Экология. Вып. 95).
- Недоступ Л.М.** Чувствительность моделей водных экосистем, находящихся под антропогенным воздействием // Проблемы сохранения, защиты и улучшения качества природных вод. – М.: Наука, 1982. – С. 139-155.
- Недоступов Э.В., Саранча Д.А.** Один подход к созданию универсальной индивидуально ориентированной модели // Четвертая международная конференция по проблемам управления. Сборник трудов. – М.: Институт проблем управления РАН, 2009. – С. 870-883.
- Нейронные сети. Statistica Neural Networks. – М.: Горячая линия – Телеком, 2001. – 182 с.
- Некlessа А.И.** Эпилог истории, или модернизация *versus* ориентализация // Постиндустриальный мир: центр, периферия, Россия. Сборник 2. Глобализация и периферия. – М.: Моск. обществ. науч. фонд, 1999. – С. 21-42.

- Немченко В.А., Суханов В.В.** Определение площади минимального ареала сообщества // Исследования по математической популяционной биологии. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 106-122.
- Нечаева Н.Т.** Растительность Центральных Каракумов и её продуктивность. – Ашхабад: Блым, 1970. – 171 с.
- Нечаева Н.Т., Антонова К.Г., Каршенас С.Д. и др.** Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. – М.: Наука, 1979. – 255 с.
- Никаноров А.М., Матвеев А.А., Горстко А.Б., Селютин В.В.** Математическая модель как элемент мониторинга природного комплекса озера Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: Тезисы докладов к республиканскому совещанию. Иркутск, 10-13 сентября 1979 г. II. Эколого-генетические вопросы функционирования природных экосистем. III. Математическое моделирование экосистем и популяций. – Иркутск: Изд-во Иркутс. госуниверситета, 1979. – С. 158-159.
- Николис Г., Пригожин И.** Самоорганизация в неравновесных системах: От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. – М.: Мир, 1979. – 512 с.
- Николис Г., Пригожин И.** Познание сложного. – М.: Мир, 1990. – 344 с.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб. – М.: Наука, 1965. – 381 с.
- Никольский Г.В.** О проблеме вида и видообразования. – М.: Знание, 1972. – 48 с.
- Ниценко А.А.** О некоторых спорных вопросах теории геоботаники // Ботан. журн. – 1963. – Т. 48, № 4. – С. 486-501.
- Новосельцев В.Н.** Математическое моделирование в век компьютеров. – М.: ИПУ РАН, 2002. – [http://www.igkb.kazan.ru/01\\_1\\_1/](http://www.igkb.kazan.ru/01_1_1/).
- Норин Б.Н.** Растительный покров: ценотическая организация и объекты классификации // Ботан. журн. – 1983. – Т. 68, № 11. – С. 1449-1455.
- Норин Б.Н.** Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Ботан. журн. – 1987а. – Т. 72, № 9. – С. 1161-1174.
- Норин Б.Н.** Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество – проблемные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. – 1987б. – Т. 72, № 10. – С. 1297-1309.
- Норин Б.Н.** Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров – дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. – 1987в. – Т. 72, № 11. – С. 1427-1435.
- Ньюберг Н.Д.** О познавательных возможностях моделирования // Математическое моделирование жизненных процессов. – М.: Мысль, 1968. – С. 136-151.
- Одум Г., Одум Э.** Энергетический базис человека и природы. – М.: Прогресс, 1978. – 380 с. (Odum H.T., Odum E.C. Energy Basis for Man and Nature. – N.Y.: McGraw-Hill Book Company, 1976. – 307 p.).
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Одум Ю.** Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
- Орлов А.И.** Прикладная теория измерений // Прикладной многомерный статистический анализ. – М.: Наука, 1978. – С. 68-138.
- Орлов А.И.** Устойчивость в социально-экономических моделях. – М.: Наука, 1979. – 296 с.
- Орлов А.И.** Непараметрические оценки плотности в топологических пространствах. – Прикладная статистика. – М.: Наука, 1983. – С. 12-40.
- Орлов А.И.** Статистика объектов нечисловой природы (Обзор) // Заводская лаборатория. – 1990. – Т. 56, № 3. – С. 76-83.

- Орлов А.И.** Классификация объектов нечисловой природы на основе непараметрических оценок плотности // Проблемы компьютерного анализа данных и моделирования: Сборник научных статей. – Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та, **1991а**. – С.141-148. – <http://www.referat.freecopy.su/referats/42130.rtf>.
- Орлов А.И.** Заметки по теории классификации // Социология: методология, методы, математические модели. – **1991б**. – № 2. – С. 28-50.
- Орлов А.И.** Объекты нечисловой природы // Заводская лаборатория. – **1995**. – Т. 61, № 3. – С. 43-52.
- Орлов А.И.** Экспертные оценки: Учебное пособие. – М., **2002**. – <http://www.aup.ru/books/m154/>.
- Орлов А.И.** Математические методы исследования и диагностика материалов (Обобщающая статья) // Заводская лаборатория. – **2003**. – Т. 69, № 3. – С. 53-64.
- Орлов А.И.** Прикладная статистика. – М.: Экзамен, **2004**. – 656 с.
- Орлов А.И.** Репрезентативная теория измерений и её применение // Высокие статистические технологии. – URLа. – <http://antorlov.chat.ru/reprteor.htm>.
- Орлов А.И.** Современная прикладная статистика // Высокие статистические технологии – URLб. – <http://antorlov.chat.ru/statistic.htm>.
- Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А.** Математическая модель динамики численности популяции леммингов (*Lemmus, Dicrostonyx*) и её использование для описания популяций Восточного Таймыра // Экология. – **1986**. – № 2. – С. 43-51.
- Основные понятия языка R: Учебно-методическое пособие / Сост. Савельев А.А., Мухарамова С.С., Пилюгин А.Г. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, **2007**. – 30 с.
- Остапеня А.П., Петрович П.Г., Михеева Т.М. и др.** Особенности биологической продуктивности экосистем озер Нарочь, Мястро, Баторино // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. – Минск: Белорус. госуниверситет, **1973**. – С. 83-94.
- Остроумов С.А.** Новые варианты определений понятий и терминов «экосистема» и «биогеоценоз» // Докл. Академии наук (ДАН). – **2002**. – Т. 383, № 4. – С. 571-573.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.** Стайное поведение рыб. – М.: Изд-во МГУ, **2003**. – 146 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.** Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. – М.: Наука, **2000**. – 255 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.** Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. – М.: Наука, **2007**. – 213 с.
- Пайген Х.-О., Рихтер П.Х.** Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем – М.: Мир, **1993**. – 176 с. (Peitgen H.-O., Richter P.H. The Beauty of Fractals. Images of Complex Dynamical Systems. – Heidelberg; N.Y.: Springer-Verlag, **1986**. – 199 p.).
- Пайерлс Р.** Построение физических моделей // Успехи физич. наук. – **1983**. – Т. 140, вып. 2. – С. 315-332.
- Пайс А.** Гении науки. – М.: Ин-т компьют. исслед., **2002**. – 448 с. (Pais A. The Genius of Science [A Portrait Gallery]. – Oxford: Univ. Press, **2000**. – 368 p.).
- Пареле Э.А., Астапенюк Е.Б.** Тубифициды (*Oligochaeta: Tubificidae*) – индикаторы качества водоемов // Изв. АН ЛатвССР. – **1975**. – № 9 (338). – С. 44-46.
- Пархоменко В.П., Тарко А.М.** Ядерная зима // Экология и жизнь. – **2000**. – № 3. – С. 44-47.
- Патаракин Е.Д.** Изучение сетевых и общественных феноменов с помощью черепашек // Вопросы Интернет образования. – URLа. – № 24. – [http://vio.fio.ru/vio\\_24/cd\\_site/Articles/art\\_1\\_20.htm](http://vio.fio.ru/vio_24/cd_site/Articles/art_1_20.htm).

- Патаракин Е.Д.** Краткое описание языка NetLogo и его возможного использования в обучении. – URLb. – <http://www.uic.nnov.ru/pustyn/cgi-bin/htconvert.cgi?netlogo.txt>.
- Патин С.А.** Эколого-токсикологические аспекты изучения и контроля качества водной среды // Гидробиол. журн. – 1991. – Т. 27, № 3. – С. 75-76.
- Патин С.А.** Мифы и реалии системы рыбохозяйственных ПДК (некоторые соображения по поводу ПДК для смесей и ПДК вообще) // Тезисы выступления на Объединенном пленуме Научного совета РАН по гидробиологии и ихтиологии, Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии «Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов» 30 марта 2011 г. (Рукопись). – М.: 2011. – 4 с.
- Паутова В.Н., Номоконова В.И.** Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – 188 с.
- Пейперт С.** Переворот в сознании: дети, компьютеры и плодотворные идеи. – М.: Педагогика, 1989. – 224 с. (Papert S. Mindstorms: Children, Computers and Powerful Ideas. – N.Y.: Basic Books, 1980. – 252 p.).
- Перегудов В.Н.** Статистические методы обработки данных полевого опыта. – М.: Сельхозгиз, 1948. – 296 с.
- Перминов В.Д., Саранча Д.А.** Об одном подходе к решению задач популяционной экологии // Математическое моделирование. – 2003. – Т. 15, № 11. – С. 121-128.
- Перспективы теории фитоценологии. Тезисы симпозиума в Лаэлату-Пухту, 16-20 мая 1988. – Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1988. – 208 с.
- Песенко Ю.А.** Концепция видового разнообразия и индексы его измеряющие // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 3. – С. 380-393.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
- Песенко Ю.А., Боголюбов А.Г.** Оценка выравненности видов по обилию и сравнительный анализ основных индексов разнообразия // Журн. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 1. – С. 104-117.
- Петерс Э.** Фрактальный анализ финансовых рынков. Применение теории хаоса в инвестициях и экономике. – М.: Интернет-трейдинг, 2004. – 304 с.
- Петренко Е.** Дерево – свидетель планетарных бурь // Наука в Сибири. – 2004. – № 28-29 (2464-2465). – С. 8. – <http://www-sbras.nsc.ru/HBC/2004/n28-29/f15.html>.
- Петров Ю.П.** Аксиоматический метод в некоторых теориях эволюционной морфологии // Вопр. философии. – 1959. – № 7. – С. 127-136.
- Петросян Л.А., Захаров В.В.** Введение в математическую экологию. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1986. – 224 с.
- Петросян Л.А., Захаров В.В.** Математические модели в экологии. – СПб.: СПбГУ, 1997. – 256 с.
- Печуркин Н.С.** Энергия и жизнь. – Новосибирск: Наука, 1988. – 190 с. (Сер. «От молекулы до организма»).
- Печуркин Н.С., Дегерменджи А.Г.** Аутостабилизация факторов, ограничивающих рост популяций // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по проблемам теоретической кибернетики. – Новосибирск: СО АН СССР, 1977. – С. 44-45.
- Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н.** Явление аутостабилизации факторов, ограничивающих рост микробных популяций в открытых системах // Докл. АН СССР. – 1976. – Т. 227, № 3. – С. 719-722.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.

- Пирл Р., Рид Л.** Дополнительный комментарий по математической теории роста населения // Самарская Лука: Бюл. – 2006. – № 18. – С. 194-198.
- Плохинский Н.А.** Дисперсионный анализ. – Новосибирск: СО АН СССР, 1960. – 124 с. (2-е изд. – 1964. – 123 с.).
- Плохинский Н.А.** Биометрия. – М.: МГУ, 1970. – 368 с.
- Плохинский Н.А.** Математическое оснащение биологов // Методы современной биометрии. – М.: МГУ, 1978. – С. 27-35.
- Плохинский Н.А.** Алгоритмы биометрии. – М.: МГУ, 1980. – 150 с.
- Подниекс К.М.** Вокруг теоремы Гёделя. – Рига: Латв. гос. ун-т, 1981. – 106 с.
- Подолинский С.А.** Труд человека и его отношение к распределению энергии. – М.: Ноосфера, 1991. – 82 с.
- Полетаев И.А.** Некоторые математические модели биогеоценозов и замечания о моделировании // Математические моделирование жизненных процессов. – М.: Мысль, 1968. – С. 124-135.
- Полетаев И.А.** Модели Вольтерра «хищник–жертва» и некоторые их обобщения с использованием принципа Либиха // Журн. общ. биол. – 1973. – Т. 34, № 1. – С. 43-57.
- Полетаев И.А.** Использование принципа Либиха в математических моделях метаболирующих систем // Имитационное моделирование и экология. – М.: Наука, 1975. – С. 60-64.
- Полетаев И.А.** О некоторых математических моделях популяций с учетом влияния окружающей среды // Журн. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 6. – С. 915-925.
- Полищук Л.В.** Скорость размножения и угроза вымирания вида // Природа. – 2003. – № 7. – С. 12-21.
- Полищук Л.В.** Динамика массы тела в сравнительно-видовом и популяционном аспектах // Изв. СамНЦ РАН. – 2006. – Т. 8, № 1. – С. 80-92.
- Полищук Ю.М.** Имитационно-лингвистическое моделирование систем с природными компонентами. – Новосибирск: Наука, 1992. – 229 с.
- Полуэктов Р.А.** Вступительная статья // Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. – М.: Наука, 1983. – С. 5-8.
- Полуэктов Р.А.** Динамические модели агроэкосистемы. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 312 с.
- Полуэктов Р.А.** Развитие математических методов в биологии в СССР и РФ: 1970-2010 (Исторический обзор) // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010а. – С. 9-13.
- Полуэктов Р.А.** AGROTOOL – семейство динамических моделей полевых культур // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010б. – С. 84-87.
- Полуэктов Р.А., Кунаков В.А., Василенко Г.В.** Моделирование транспирации посевов сельскохозяйственных растений // Физиол. растений. – 1997. – Т. 44, № 1. – С. 68-73.
- Полуэктов Р.А., Смысловский А.И., Финтушал С.М.** «СИМОНА» – система имитационного моделирования и язык управления моделями // Теоретические основы и количественные методы программирования урожая. – Л.: ВАСХНИЛ, 1979. – С. 106-112.

- Понятовская В.М., Сырокомская И.В.** Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. – Л.: АН СССР, 1960. – Вып. 12. – С. 127-139.
- Попов И.Ю.** Периодические системы и периодический закон в биологии. – СПб.; М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2008. – 223 с.
- Попова Т.В.** Об изменениях травянистого яруса пойменных лесов р. Большой Инзер в ходе сукцессий // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1970. – Т. 75, вып. 4. – С. 88-94.
- Попович М.В.** Понимание как логико-гносеологическая проблема // Понимание как логико-гносеологическая проблема. – К.: Наук. думка, 1982. – С. 5-23.
- Поппер К.** Логика и рост научного знания. – М.: Прогресс, 1983. – 606 с.
- Поппер К.** Что такое диалектика? // Вопр. философии. – 1995. – №1. – С. 118-138.
- Поппер К.** Логика научного исследования. – М.: Республика, 2004. – 447 с. – (Мыслители XX века).
- Прейсен А.** Про козленка, который умел считать до десяти // Прейсен А., Муур Л., Балинт А. Про козленка, который умел считать до десяти. – М.: Росмен, 1998. – С. 6-23.
- Пригожин И.** От существующего к возникающему. – М.: Наука, 1985. – 327 с.
- Пригожин И., Стенгерс И.** Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 432 с. [М.: КомКнига, 2005. – 296 с.]
- Пригожин И., Стенгерс И.** Время, хаос, квант: К решению парадокса времени. – М.: Прогресс, 1994. – 265 с.
- Прикладная статистика. Методы обработки данных. Основные требования и характеристики. – М.: ВНИИСтандартизации, 1987. – 64 с.
- Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии / Под ред. Г.С. Розенберга. – Уфа: БФАН СССР, 1987. – 179 с.
- Проблемы экологического эксперимента (планирование и анализ наблюдений) / Под ред. Г.С. Розенберга и Д.Б. Гелашвили, сост. и коммент. В.К. Шитикова. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. – 274 с.
- Проведение многофакторных опытов с удобрениями и математический анализ их результатов (Методические указания). – М.: Всероссийский НИИ удобрений и агрохимии, 1976. – 112 с.
- Прогнозирование экологических процессов / Ащепкова Л.Я., Кузьмина А.Е., Мамонтова Л.М. и др. – Новосибирск: Наука, 1986. – 216 с.
- Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. – Минск: Белорус. госуниверситет, 1973. – 207 с.
- Прохоров С.А.** Математическое описание и моделирование случайных процессов. – Самара: СГАУ, 2001а. – 209 с.
- Прохоров С.А.** Аппроксимативный анализ случайных процессов / 2-е изд. – Самара: СГАУ, 2001б. – 380 с.
- Пузаченко Ю.Г.** Приложение теории фракталов к изучению структуры ландшафта // Изв. РАН, сер. геогр. – 1997. – № 2. – С. 24-40.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю.** Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 1. – С. 5-43.
- Пуховский А.В.** Проверка модели Митчерлиха – Бауле по данным многофакторного опыта Перегудова – Ивановой // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010. – С. 132-135. – <http://www.agrophys.ru/upload/poluektov/sbornik.pdf>.

- Пуховский А.В., Хохлов Н.Ф.** Метод аппроксимации и калибровки модели Митчерлиха – Спилмана – Бауле – Богуславского // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010. – С. 128-131. – <http://www.agrophys.ru/upload/poluektov/sbornik.pdf>.
- Пфанцгаль И.** Теория измерений. – М.: Мир, 1976. – 165 с.
- Пых Ю.А.** Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. – М.: Наука, 1983. – 184 с.
- Пых Ю.А.** Экстремальные принципы в современной математической экологии // Труды ИСА РАН. – 2009. – Т. 42. – С. 104-123.
- Пых Ю.А., Малкина-Пых И.Г.** Об оценке состояния окружающей среды. Подходы к проблеме // Экология. – 1996. – № 5. – С. 323-329.
- Пых Ю.А., Малкина-Пых И.Г.** Метод функций отклика // Экология. – 1997. – №3. – С. 168-174.
- Рабинович М.И.** Стохастические колебания и турбулентность // Успехи физ. наук. – 1978. – Т. 125, № 1. – С. 123-167.
- Работнов Т.А.** Работы Линнея и его учеников в области изучения кормовых растений // Ботан. журн. – 1940. – Т. 25, № 2. – С. 144-154.
- Работнов Т.А.** О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов // Ботан. журн. – 1965. – Т. 50, № 10. – С. 1396-1408.
- Работнов Т.А.** Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. – М.: Наука, 1973. – 179 с.
- Работнов Т.А.** Луговедение. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 384 с.
- Работнов Т.А.** Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1975. – Т. 80, вып. 2. – С. 5-17.
- Работнов Т.А.** Что такое экология с точки зрения ботаника // Вестн. МГУ, сер. биол. – 1979. – № 1. – С. 47-50.
- Работнов Т.А.** Фитоценология / 2-е изд. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
- Работнов Т.А.** Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. – 240 с.
- Рабочая книга по прогнозированию / Отв. ред. И.В. Бестужев-Лада. – М.: Мысль, 1982. – 430 с.
- Радаков Д.В.** О приспособительном значении стайного поведения молодежи сайды [*Pollachius virens* (L.)] // Вопр. ихтиологии. – 1958. – Вып. 11. – С. 69-74.
- Радаков Д.В.** Стайность рыб как экологическое явление. – М.: Наука, 1972. – 174 с.
- Раджабов У.А.** Принцип соответствия в физических теориях // Физическая теория (философско-методологический анализ). – М.: Наука, 1980. – С. 154-172.
- Развитие геоботаники: история и современность: сборник материалов конференции / Материалы Всероссийской конференции, посвященной 80-летию кафедры геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского (Ленинградского) государственного университета и юбилейным датам её преподавателей (Санкт-Петербург, 31 января – 2 февраля 2011 г.). – СПб.: СПб. ун-т, 2011. – 136 с.
- Разумовский О.С.** Три подводных камня концепции устойчивого развития человечества. – 1997. – [http://www.philosophy.nsc.ru/journals/humscience/1\\_97/01\\_razum.htm](http://www.philosophy.nsc.ru/journals/humscience/1_97/01_razum.htm).
- Разумовский С.М.** Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.



- Разумовский С.М.** Избранные труды / Под ред. К.В. Киселевой, О.Г. Чертова. – М.: КМК Scientific Press, **1999**. – 560 с.
- Райс Э.** Аллелопатия. – М.: Мир, **1978**. – 392 с.
- Раменский Л.Г.** К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами // Труды Совещания геоботаников-луговедов. – Л.: ГЛИ, **1929**. – С. 1-26.
- Раменский Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, **1938**. – 619 с.
- Рассел Б.** Философский словарь разума, материи и морали. – К.: Port-Royal, **1996**. – 368 с.
- Растринин Л.А., Марков В.А.** Кибернетические модели познания: Вопросы методологии. – Рига: Зинатне, **1976**. – 268 с.
- Ратнер В.А.** Вместо рецензии: впечатление о книге С.Э. Шноля "Физико-химические факторы биологической эволюции" // Журн. общ. биол. – **1980**. – Т. 41, № 5. – С. 794-796.
- Рахматуллина З.Я.** Экологическая константа нашей духовности // Бельские просторы. – **2000**. – № 1. – С. 175-185.
- Рахуба А.В.** Пространственно-временная изменчивость качества вод Саратовского водохранилища в условиях неустановившегося гидродинамического режима: натурные эксперименты и численное моделирование: Дис. ... канд. техн. наук. – Екатеринбург, **2007**. – 188 с.
- Рашевски Н.** Некоторые медицинские аспекты математической биологии. – М.: Медицина, **1966**. – 243 с.
- Рашевский Н.** Математические основы общей биологии // Математическое моделирование жизненных процессов. – М.: Мир, **1968**. – С. 271-282.
- Реале Дж., Антисери Д.** Западная философия от истоков до наших дней. Т. 4. От романтизма до наших дней. – СПб.: Петрополис, **1997**. – 849 с.
- Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П.** Оценка ресурсного потенциала промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России // Педагогический вест. ЕАО. – **2007**. – № 1. – С. 9-11.
- Реймерс Н.Ф.** Системные основы природопользования // Философские проблемы глобальной экологии. – М.: Наука, **1983**. – С. 121-161.
- Реймерс Н.Ф.** Теоремы экологии // Экологизация. – Свищов (Болгария): ВФСИ "Д.А. Ценов", **1984**. – С. 158-170.
- Реймерс Н.Ф.** Природопользование: Словарь-справочник. – М.: Мысль, **1990**. – 637 с.
- Реймерс Н.Ф.** Экология. Законы, правила, принципы и гипотезы. – М.: Россия молодая, **1994**. – 367 с.
- Рейсер С.А.** «Все мы вышли из гоголевской "Шинели"» // Вопр. литерат. – **1968**. – № 2. – С. 184-187.
- Рекомендации по прогнозированию качества поверхностных вод. – М.: ВНИИ транспорт. строит., **1984**. – 44 с.
- Ризниченко Г.Ю.** Нелинейное естественно-научное мышление и экологическое сознание // Синергетическая парадигма. Многообразие поисков и подходов. – М.: Прогресс-Традиция, **2000**. – С. 468-478.
- Ризниченко Г.Ю.** Лекции по математическим моделям в биологии. Ч. 1: Описание процессов в живых системах во времени. – М.; Ижевск: Науч.-издат. центр "Регулярная и хаотическая динамика", **2002**. – 232 с.
- Ризниченко Г.Ю.** Математические модели в биофизике и экологии. – Москва; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., **2003**. – 184 с.

- Ризниченко Г.Ю.** Популяционная динамика. – URL. – <http://www.library.biophys.msu.ru/MathMod/PD.HTML>.
- Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.** Математические модели биологических продукционных процессов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1993**. – 302 с.
- Рикер В.Е.** Запас и пополнение (о теории регулирования популяции рыб) // Материалы международной конференции по охране запасов рыб и других морских животных. Кн. 1. – М.: Рыбное хоз-во, **1957**. – С. 51-93.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. – М.: Пищ. пром-ть, **1979**. – 408 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. – М.: Мир, **1979**. – 424 с.
- Роджерс К.** Укладки и покрытия. – М.: Мир, **1968**. – 134 с.
- Розенберг А.Г.** Комментарий к статье Роберта Костанцы с соавторами ("Nature", 1997) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. – **2011а**. – Т. 20, № 1. – С. 184-193.
- Экологический сборник 3: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: Кассандра, **2011б**. – С. 206-210.
- Розенберг Г.С.** О сравнении различных методов автоматической классификации // Автоматика и телемеханика. – **1975**. – № 9. – С. 145-148.
- Розенберг Г.С.** Некоторые вопросы оптимизации процесса распознавания среды по растительности // Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. – Уфа: БФАН СССР, **1976а**. – С. 6-34.
- Розенберг Г.С.** Об оценке точности планируемого числа наблюдений // Биол. науки. – **1976б**. – № 3. – С. 125-129.
- Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Журн. общ. биол. – **1978**. – Т. 39, № 5. – С. 796-798. – Рец. на кн.: Гильманов Т.Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 169 с.
- Розенберг Г.С.** Вероятностный подход к изучению временной структуры растительного покрова // Журн. общ. биол. – **1980а**. – Т. 41, № 3. – С. 372-385.
- Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Журн. общ. биол. – **1980б**. – Т. 41, № 1. – С. 155-157. – Рец. на кн.: Имитационная модель растительного сообщества / Под ред. Г. Иннайса. – 1978.
- Розенберг Г.С.** Математическое моделирование фитоценологических систем // Бюл. МОИП, отд. биол. – **1980в**. – Т. 85, № 2. – С. 79-88.
- Розенберг Г.С.** Сравнение различных методов экологического прогнозирования. Прогноз динамики экосистем. // Экология. – **1981а**. – № 1. – С. 12-18.
- Розенберг Г.С.** Состояние и проблемы имитационного моделирования фитоценологических систем // Успехи совр. биол. – **1981б**. – Т. 91, вып. 2. – С. 293-307.
- Розенберг Г.С.** Квазиимитационная модель динамики луговых фитоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – **1981в**. – Т. 86, № 2. – С. 71-79.
- Розенберг Г.С.** Применение модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля [*Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag.] // Биол. науки. – **1982**. – № 9. – С. 64-71.
- Розенберг Г.С.** Математические модели экологического прогнозирования // Человек и биосфера. Вып. 8. – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1983а**. – С. 86-108.
- Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Бот. журн. – **1983б**. – Т. 68, № 4. – С. 557-560. – Рец. на: Спец. выпуск журн. "Vegetation". – 1980. – V. 42, № 1-3. – 188 p.
- Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. – М.: Наука, **1984**. – 240 с.

- Розенберг Г.С.** Странный аттрактор в модели растительного сообщества на ранней стадии сукцессии // Математическое моделирование в биогеоценологии: Тез. докл. Всесоюз. шк. – Петрозаводск: АН СССР, **1985**. – С. 199-201.
- Розенберг Г.С.** Устойчивость экосистем и её математическое описание // Экологические проблемы гомеостаза в биогеоценозе. – Уфа: БФАН СССР, **1986**. – С. 120-130.
- Розенберг Г.С.** Эвристики современной фитоценологии // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. – Уфа: БФАН СССР, **1987**. – С. 5-17.
- Розенберг Г.С.** О системной экологии // Журн. общ. биол. – **1988**. – Т. 49, № 5. – С. 580-591.
- Розенберг Г.С.** Адекватность математического моделирования экологических систем // Экология. – **1989а**. – № 6. – С. 8-14.
- Розенберг Г.С.** Теоретический анализ связи между площадью описания и числом встречаемых видов // Биол. науки. – **1989б**. – № 11. – С. 76-83.
- Розенберг Г.С.** К построению системы концепций современной экологии // Журн. общ. биол. – **1991а**. – Т. 52, № 3. – С. 422-440.
- Розенберг Г.С.** О структуре теоретической фитоценологии // Теоретические проблемы эволюции и экологии. – Тольятти: ИЭВБ АН СССР, **1991б**. – С. 127-138.
- Розенберг Г.С.** О периодизации экологии // Экология. – **1992**. – № 4. – С. 3-19.
- Розенберг Г.С.** Экологические аспекты системологии // Интеллект и выживание. Системный подход: Тез. докл. Всерос. науч.-техн. конф. – Самара: СамОДНиТ, **1993**. – С. 54-56.
- Розенберг Г.С.** Экологическая экономика и экономическая экология: состояние и перспективы (с примерами по экологии Волжского бассейна) // Экология. – **1994**. – № 5. – С. 3-13.
- Розенберг Г.С.** Процедуры измерения в системе «основания» экологической теории // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Любичевские чтения). – Тольятти: Интер-Волга, **1995**. – С. 47-57.
- Розенберг Г.С.** Информационная система REGION-VOLGABAS как основа регионального мониторинга биоразнообразия // Мониторинг биоразнообразия. – М.: РАН, **1997**. – С. 233-236.
- Розенберг Г.С.** Количественные методы фитоиндикации // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть III. – Н. Новгород: ННГУ, **1998**. – С. 5-27.
- Розенберг Г.С.** Анализ определений понятия «экология» // Экология. – **1999а**. – № 2. – С. 89-98.
- Розенберг Г.С.** О теоретических конструкциях современной экологии // Экология и человечество на пороге XXI века. Проблемы охраны окружающей среды и здоровья человека: Материалы II Международной открытой сессии "Modus Academicus". – Ульяновск: УлГУ, **1999б**. – С. 21-30.
- Розенберг Г.С.** Модели потенциальной эффективности сложных систем как инструмент анализа экологических феноменов // Проблемы управления и моделирования в сложных системах. Труды международной конференции. – Самара: СНЦ РАН, **1999в**. – С. 333-338.
- Розенберг Г.С.** Методы аналитического моделирования колебательных процессов в экосистемах // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, **2000а**. – С. 55-88.

- Розенберг Г.С.** Эколого-гомологические ряды разных масштабов // Изв. СамНЦ РАН. – **2000б.** – Т. 2, № 2. – С. 185-190.
- Розенберг Г.С.** Идеализированный объект и фундаментальные понятия современной экологии (с примерами из экологии растительности) // Поволж. экол. журн. – **2002а.** – № 3. – С. 246-256.
- Розенберг Г.С.** О книге А.Ф. Алимова "Элементы теории функционирования водных экосистем" [Рецензия] / Биология внутр. вод. – **2002б.** – № 2. – С. 106-109. – Рец. на кн.: Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб: Наука, 2000. – 147 с.
- Розенберг Г.С.** Параметры сбалансированного развития территорий, или «в каких популяциях измерять устойчивое развитие» // Экологическая политика и устойчивое развитие регионов России. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Пенза: МАНЭБ, **2002в.** – С. 26-28.
- Розенберг Г.С.** Конспект построения теоретической экологии // Изв. СамНЦ РАН. – **2003а.** – Т. 5, № 2. – С. 189-206.
- Розенберг Г.С.** О моделях потенциальной эффективности экологических систем // Изв. СамНЦ РАН. – **2003б.** – Спец. вып. "Проблемы современной экологии". Вып. 1. – С. 34-43.
- Розенберг Г.С.** Лики экологии. – Тольятти: СамНЦ РАН, **2004.** – 224 с.
- Розенберг Г.С.** О путях построения теоретической экологии // Успехи совр. биол. – **2005а.** – Т. 125, вып. 1. – С. 14-27.
- Розенберг Г.С.** Модели потенциальной эффективности популяций и экологических систем // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. биол. – **2005б.** – Вып. 1(9). – С. 163-180.
- Розенберг Г.С.** Системно-методологические проблемы современной экологии // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). – Тольятти: СамНЦ РАН, **2005в.** – С. 22-36.
- Розенберг Г.С.** Некоторые направления построения фитоценологической теории // Изв. СамНЦ РАН. – **2006а.** – Т. 8, № 2. – С. 527-547.
- Розенберг Г.С.** К истории модели логистического роста // Самарская Лука: Бюл. – **2006б.** – № 18. – С. 188-193.
- Розенберг Г.С.** Статистические методы в фитоценологии на рубеже тысячелетий (к 50-летию выхода монографии П. Грейг-Смита) // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. – Петрозаводск: КарелНЦ РАН, **2007а.** – С. 72-116.
- Розенберг Г.С.** Линней, агроэкология, сестайнинг // Аграрная Россия. – **2007б.** – № 5. – С. 20-23.
- Розенберг Г.С.** Несколько слов об индексе разнообразия Симпсона // Самарская Лука: Бюл. – **2007в.** – Т. 16, № 3(21). – С. 581-584.
- Розенберг Г.С.** Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. – Тольятти: Кассандра, **2009.** – 478 с.
- Розенберг Г.С.** Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. – **2010а.** – Т. 19, № 2. – С. 4-25.
- Розенберг Г.С.** Еще раз к вопросу о том, что такое «экология»? // Биосфера. – **2010б.** – Т. 2, № 3. – С. 324-335.
- Розенберг Г.С.** Карл Линней и экология // Биосфера. – **2010в.** – Т. 2, № 2. – С. 257-275.

- Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Уч. зап. Казанского ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2010г. – Т. 152, кн. 3. – С. 275-278. Рец. на кн.: Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A., Smith G.M. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. – Berlin et al.: Springer Sci., 2009. – 574 p. (Ser.: Statistics for Biology and Health).
- Розенберг Г.С.** А.А. Любишев о применении математики и биометрии в биологии (с экологическими комментариями и пояснениями) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Пятое Любичевские чтения). – Тольятти: Кассандра, 2010д. – С. 5-12.
- Розенберг Г.С., Брусиловский П.М.** Об адекватности экологического моделирования // Статистический анализ и математическое моделирование фитоценологических систем. – Уфа: БФАН СССР, 1982. – С. 6-17.
- Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Иудин И.Д.** Фрактальная организация экосистем: *сui prodest?* // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: Теория, методы, практика: Материалы II Международ. науч.-практ. конф. – Нижневартовск: НГПИ, 2003в. – С. 342-347.
- Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Иудин И.Д.** Фрактальная организация экосистем: нужно ли это нам? // Экологические проблемы заповедных территорий России. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003г. – С. 61-68.
- Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Иудин И.Д.** Фракталы – новый язык теоретической экологии // Сборник трудов Первого международного экологического конгресса (третьей международной научно-технической конференции) «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов» ELPIT 2007. (20-23 сентября 2007 г., Тольятти, Россия). Т. 1. – Тольятти: ТолГУ, 2007. – С. 4-9.
- Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Краснощеков Г.П.** Крутые ступени перехода к устойчивому развитию // Вестн. РАН. – 1996. – Т. 66, № 5. – С. 436-440.
- Розенберг Г.С., Долотовский И.М.** Еще раз о показателях силы влияния // Биол. науки. – 1988. – № 9. – С. 105-110.
- Розенберг Г.С., Дунин Д.П.** Базы экологических знаний: технология создания и предварительные результаты // Изв. Самар. НЦ РАН. – 1999. – № 2. – С. 186-192.
- Розенберг Г.С., Костина Н.В., Лифиренко Н.Г., Лифиренко Д.В.** Экологическая оценка территории Волжского бассейна с использованием обобщенной функции желательности // Изв. СамНЦ РАН. – 2010. – Т. 12, № 1/9. – С. 2324-2327.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П.** Пейзаж в интерьере (экологические проблемы Татарстана на фоне Волжского бассейна) // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. – Казань: АНТ, 1997. – С. 266-271.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Гелашвили Д.Б.** Мальтус, Циолковский, Котляков и проблемы устойчивого развития и народонаселения // Изв. ДВО РАН, сер. биол. – 1997а. – № 2. – С. 8-12.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Гелашвили Д.Б.** Опыт достижения устойчивого развития на территории Волжского бассейна // Устойчивое развитие. Наука и практика. – 2003а. – № 1. – С. 19-31.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Крылов Ю.М. и др.** Устойчивое развитие: мифы и реальность. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998а. – 191 с.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Саксонов С.В.** Календарь эколога. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003б. – 174 с.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Сульдимиров Г.К.** Экологические проблемы города Тольятти. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1995. – 222 с.

- Розенберг Г.С., Краснощекоев Г.П., Феоктистов В.Ф.** Экологические аспекты устойчивого развития: теория и конструктивные предложения // Жизнь и безопасность. – 1997б. – № 1. – С. 192-198.
- Розенберг Г.С., Крестин С.В., Морозов В.Г.** Конструктивный системный подход к оценке экологического статуса волжских водохранилищ // Третий Междунар. конгресс «Вода: экология и технология» ЭКВАТЭК-98: Тез. докл. – М.: МПР РФ, 1998б. – С. 115-116.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П.** Узловые вопросы современной экологии. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1992. – 139 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. – Самара: СНЦ РАН, 1999. – 396 с.
- Розенберг Г.С., Наумова Л.Г., Бурцева Е.И.** О математической корректности индекса ТКД // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. – Якутск: ЯГУ, 1978. – С. 165-169.
- Розенберг Г.С., Розенберг А.Г.** Эколого-социологический анализ сценариев устойчивого развития // Вестн. Волж. ун-та им. В.Н. Татищева, сер. экология. – Вып. шестой. – Тольятти: ВУиТ, 2006. – С. 103-115.
- Розенберг Г.С., Рудерман С.Ю.** Анализ одной процедуры создания сообщений // Тезисы II Всесоюзной конференции по технической кибернетике. – Минск: АН СССР, 1969. – С. 11-12.
- Розенберг Г.С., Рудерман С.Ю.** О количестве независимых, одинаково распределенных случайных величин, разделяющих одноименные поворотные точки // Статистический анализ и моделирование процессов и систем. Вып. 4. – Таганрог: Изд-во ТРТИ, 1977. – С. 107-109.
- Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н.** Теоретическая и прикладная экология: Учебное пособие. – Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2004. – 294 с. (Учебная книга. Вып. 8).
- Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н., Шустов М.В.** Краткий курс современной экологии. – Ульяновск: УлГТУ, 2002. – 228 с.
- Розенберг Г.С., Смелянский И.Э.** Экологический маятник (Смена парадигм в современной экологии) // Журн. общ. биол. – 1997. – Т. 58, № 4. – С. 5-19.
- Розенберг Г.С., Феклистов П.А.** Прогнозирование годовичного прироста деревьев методами самоорганизации // Экология. – 1982. – № 4. – С. 43-50.
- Розенберг Г.С., Черникова С.А., Краснощекоев Г.П. и др.** Мифы и реальность «устойчивого развития» // Проблемы прогнозирования. – 2000. – № 4. – С. 130-154.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К.** Экологическая информационная система Волжского бассейна "VOLGABAS" // Теоретические и прикладные проблемы экологии: Тез. докл. Всерос. конф. – Чита: СО РАН, 1992. – С. 111-112.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М.** Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – 185 с.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Мозговой Д.П.** Экологическая информатика: Учебное пособие. – Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1993. – 151 с.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Цейтлин Н.А.** Теоретические основы оптимального планирования эксперимента и обработки многофакторных опытов // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). – Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2008. – С. 170-211.

- Рокицкий П.Ф.** Биологическая статистика. – Минск: Вышэйшая шк., 1973. – 320 с.
- Романов М.Ф., Фёдоров М.П.** Математические модели в экологии. – СПб.: Академия, 2004. – 272 с. (1-е изд. СПб.: СПбГТУ, 2001. – 232 с.; 2-е изд. СПб.: Изд-во "Иван Фёдоров", 2003. – 240 с.).
- Романов Н.С.** Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 328-335.
- Романов Н.С.** Флуктуирующая асимметрия некоторых признаков у морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (Osmeridae) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. – 2010. – № 3. – С. 37-43.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.** Математическое моделирование в биофизике. – М.: Наука, 1975. – 343 с.
- Ромашин А.В.** Эколого-популяционный анализ высокогорных копытных животных Западного Кавказа и их рациональное использование. – Сочи: КГБЗ, 2001. – 183 с.
- Росс Ю.** К математическому описанию роста растений // Докл. АН СССР (ДАН). – 1966. – Т. 171, № 2. – С. 481-483.
- Росс Ю.К.** Радиационный режим и архитектура растительного покрова. – Л.: Гидрометеоиздат, 1975а. – 344 с. (Ross J. The Radiation Regime and Architecture of Plant Stands. – The Hague et al.: Dr. W. Junk Publ., 1981. – 391 p.).
- Росс Ю.К.** Математическое моделирование продукционного процесса и урожая // Программирование урожая сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1975б. – С. 415-426.
- Росс Ю.К.** Проблемы математического моделирования продукционного процесса растений // Вестн. с.-х. науки. – 1988. – № 4. – С. 20-23.
- Росс Ю., Князихин Ю., Кууск А. и др.** Математическое моделирование переноса солнечной радиации в растительных средах. – Л.: Гидрометеоиздат, 1992. – 197 с.
- Рубин А.Б., Ризниченко Г.Ю.** Математические модели в экологии // Итоги науки и техники. Сер. Математическая биология и медицина. Т. 2. – М.: ВИНТИ, 1988. – С. 113-172.
- Рудерман С.Ю.** Вопросы надежности и поиска неисправностей в системах с учетом вероятностного режима использования элементов // Изв. АН СССР. Техн. киберн. – 1963. – № 6. – С. 131-138.
- Рудерман С.Ю.** Надежность системы при случайном режиме её использования // Изв. АН СССР. Техн. кибернетика. – 1965. – № 6. – С. 38-40.
- Рудерман С.Ю.** Надежность систем при случайных режимах использования их элементов // Анализ и синтез систем автоматического управления. – М.: Наука, 1968. – С. 129-135.
- Рудерман С.Ю.** Деление целого на части и их оптимальное разнообразие // Преодоление сложности в задачах организации и управления. Межвузовский научный сборник. – Уфа: Изд-во БГУ, 1983. – С. 5-11.
- Рудерман С.Ю.** О формировании «сообщений» в биополимерах. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – 21 с.
- Рузавин Г.И.** Гипотетико-дедуктивный метод // Логика и эмпирическое познание. – М.: Наука, 1972. – С. 86-113.
- Рулье К.Ф.** Избранные биологические произведения. – М.: АН СССР, 1954. – 688 с.
- Рухленко И.А.** Общие стратегии выживания организмов как причина возникновения биоразнообразия Земли // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Люблинские чтения). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. – С. 180-191.

- Рыбаков В.А., Покрышкин А.Л.** Совместима ли психология и естественнонаучная парадигма. – Томск: Дельтаплан, **2005**. – 28 с.
- Рябинина З.Н.** Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). – Оренбург: Изд-во ОГПУ, **2003**. – 224 с.
- Саати Т.** Математические методы исследования операций. – М.: Воениздат, **1963**. – 420 с.
- Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузицин К.В. и др.** Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. – **2007**. – Т. 47, № 3. – С. 296-302.
- Савельев А.А.** Моделирование пространственной структуры растительного покрова (геоинформационный аспект). – Казань: Каз. госуниверситет, **2004**. – 244 с.
- Савенко О.В.** Количественные показатели флор подрайонов Мелекесско-Ставропольского района, их свойства, способы сравнения // Экологический сборник 2: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, **2009**. – С. 161-168.
- Савин Ф.А., Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д.** Необходимый объем выборки при учете численности и таксономического разнообразия крупных почвенных беспозвоночных в разных природных зонах // Экология. – **2006**. – № 1. – С. 39-44.
- Саксонов С.В.** Новый вид рода *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) с Жигулей // Ботан. журн. – **1990**. – Т. 75, № 8. – С. 1168-1169.
- Саксонов С.В., Конева Н.В.** Карл Линней: параллели. – Тольятти: ИЭВБ РАН, **2007**. – 140 с.
- Самарский А.А.** Что такое вычислительный эксперимент? // Наука и жизнь. – **1979**. – № 3. – С. 27-33.
- Самарский А.А., Михайлов А.П.** Математическое моделирование. Идеи. Методы. Примеры. – М.: Наука, **1997**. – 320 с.
- Саранча Д.А.** Биомоделирование. – М.: ВЦ РАН, **1995**. – 102 с.
- Саранча Д.А.** Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. – М.: МФТИ, **1997**. – 283 с.
- Саранча Д.А.** Использование точных методов в описательных науках (на эколого-биологических примерах) // Международная конференция по прикладной математике и информатике, посвященная 100-летию со дня рождения академика А.А. Дородницына (ВЦ РАН, Москва, 7-11 декабря 2010 г.). Тезисы докладов. – М.: ВЦ РАН, **2010**. – С. 201-203. – <http://www.ccas.ru/dorodnicyn-100/paper/dorodnicyn100.pdf>.
- Саранча Д.А., Сорокин П.А., Фролова А.А.** Математическое моделирование динамики численности популяций животных. – М.: ВЦ РАН, **2005**. – 27 с.
- «Сбежавшая» трава для гольфа. – **2007**. – <http://www.cjx.ru/gmo/Sbezhavshaja-trav>. (New Scientist – 2006. – № 2564 – P. 9).
- Свентицкий Иг.И., Свентицкий И.И.** Антивещество, отрицательная энергия и энергетическая экстремальность самоорганизации. – **2004**. – <http://www.viesh.ru/Anti.htm>; <http://www.veinik.ru/science/fizmat/article/602.html>.
- Свирижев Ю.М.** О математических моделях биологических сообществ и связанных с ними задачах управления и оптимизации // Математическое моделирование в биологии. – М.: Наука, **1975**. – С. 30-52.
- Свирижев Ю.М.** Вито Вольтерра и современная математическая экология // Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, **1976**. – С. 245-286.
- Свирижев Ю.М.** Математические модели биологических сообществ // Итоги науки и техники. Математическая биология и медицина. – М.: ВИНТИ, **1978**. – Т. 1. – С. 117-165.



- Свирижев Ю.М.** Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М.: Наука, 1987. – 368 с.
- Свирижев Ю.М., Александров Г.А., Арманд А.Д. и др.** Математические модели экосистем. Экологические и демографические последствия ядерной войны. – М.: Наука, 1986. – 176 с. (английская версия: Svirezhev Y.M., Alexandrov G.A., Arkhipov A.D. et al. Ecological and Demographic Consequences of a Nuclear War (Simulation Approach). – Berlin: Akademie-Verlag, 1987. – 221 p.; немецкая версия: Svirezhev J.M., Aleksandrov G.A., Arkhipov P.L. et al. Gotterdammerung Globale Folgen eines atomaren Konflikts. – Berlin: Akademie-Verlag, 1990. – 261 p.).
- Свирижев Ю.М., Алатуни А.А., Барский И.Л. и др.** Модели пространственно распределенных двухуровневых экосистем с малой подвижностью на нижнем уровне // Статистический анализ и математическое моделирование фитоценологических систем. – Уфа: БФАН СССР, 1982. – С. 18-31.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических систем. – М.: Наука, 1978. – 352 с.
- Свирижев Ю.М., Сидорин А.П.** О вырождении популяций в случайной среде // Журн. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 6. – С. 851-859.
- Северный морской котик: систематика, морфология, экология, поведение / Под ред. В.Е. Соколова и др. – М.: ИПЭЭ РАН, 1998. – Ч. 1. – 405 с. – Ч. 2. – С. 406-942.
- Северцов С.А.** Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. Том 1. – М.: Изд-во АН СССР, 1951. – 172с.
- Селезнёв В.А.** Методология мониторинга и регулирования антропогенного воздействия на качество вод водохранилищ волжско-камского каскада: Автореф. дис. ... докт. техн. наук. – Н. Новгород, 1999. – 47 с.
- Селезнёв В.А., Рубцов М.Г., Купер В.Я., Розенберг Г.С.** Оценка пространственной неоднородности качества вод Саратовского водохранилища // Изв. СамНЦ РАН. – 1999. – Т. 1, № 2. – С. 204-211.
- Селезнёва А.В.** От мониторинга к нормированию антропогенной нагрузки на водные объекты. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2007. – 105 с.
- Селезнёва А.В., Селезнёв В.А.** От локального мониторинга к регулированию сброса загрязняющих веществ в водные объекты // Водное хозяйство России. – 2008. – № 2. – С. 4-20.
- Селютин В.В.** К вопросу адекватности экологических моделей // Математическое моделирование в проблемах рационального природопользования. – Ростов-на-Дону: Ростов. госун-т, 1987. – С. 118.
- Селютин В.В.** Математическое моделирование экосистемы Азовского моря: история и перспективы // Научно-общественные чтения по проблемам экологии и охраны природы Азовского моря: Тезисы докладов. – Мариуполь: Мариуп. гос. гуман. ун-т, 1991. – С. 21-22.
- Семенова Н.Н.** Эволюция математического описания в моделировании агроэкологических процессов // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010. – С. 24-28.
- Семовский С.В.** Стохастическая модель стаи рыб – от индивидуального поведения к групповому // Матем. моделир. – 1989. – Т. 1, № 6. – С. 49-55.
- Сенина И.Н., Тютюнов Ю.В.** Моделирование стаеобразования как следствия автотаксиса // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63, № 6. – С. 483-488.

- Сердюцкая Л.Ф.** Верификация экологических моделей круговорота азота (на примере Кременчугского водохранилища): Дис. ... канд. техн. наук. – Харьков, **1984**. – 134 с.
- Сердюцкая Л.Ф.** Многомерный подход к анализу модельных данных на примере водных объектов // Гидробиолог. журн. – **2004**. – Т. 40, № 2. – С. 104–112.
- Сеченов И.М.** Избранные произведения. Том I. Физиология и психология. – М.: Изд-во АН СССР, **1952**. – 772 с.
- Сёмкин Б.И.** Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств // Информационные методы в системе управления, измерения и контроля. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, **1972**. – Т. 1. – С. 208–213.
- Сидельников В.М.** Новые оценки для плотнейшей упаковки шаров в  $n$ -мерном евклидовом пространстве // Матем. сб. – **1974**. – Т. 95 (137), № 1 (9). – С. 148–158.
- Сидорина Т.Ю.** Регулятивные принципы // Философский словарь. – URL. – <http://filoslov.ru/text/r/page/18>.
- Сильвестров Д.С.** Программное обеспечение прикладной статистики. Обзор состояния. Тенденции развития. – М.: Финансы и статист., **1988**. – 240 с.
- Симак С.В.** Основы общей экологии: экологические конспекты. Учебное пособие. – Самара: Самар. гос. сельхоз. академия, **1995**. – 154 с.
- Синельников К.Ю.** Обзор многолетних газонных трав для зеленого строительства, дорожного строительства и рекультивации земель. – **1998**. – [http://www.vitusltd.ru/obzor\\_trav.html](http://www.vitusltd.ru/obzor_trav.html).
- Скворцов Г.Е.** Система законов природы. – СПб.: Петрополис, **2004**. – 116 с. – (Сер. Галерея миров).
- Скомаркова М.В., Ваганов Е.А., Вирт К., Кирдянов А.В.** Климатическая обусловленность радиального прироста хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири // Геогр. и природ. ресурсы. – **2009**. – № 2. – С. 80–85.
- Скурихин А.Н.** Генетические алгоритмы // Новости искусственного интеллекта. – **1995**. – № 4. – С. 6–46.
- Слоэн Н.Д.А.** Упаковка шаров // В мире науки – Scientific American. – **1984**. – № 3. – С. 72–82.
- Слуцкий Е.Е.** Теория корреляции и элементы учения о кривых распределения // Изв. Киев. коммерч. ин-та. – **1912**. – Кн. XVI. – С. 3–208.
- Слуцкий Е.Е.** О сложении случайных величин как причине циклических процессов // Вопросы конъюнктуры. – **1927**. – Т. 3, № 1. (см.: Слуцкий Е.Е. Избранные труды. Теория вероятности и математическая статистика. – М.; Л.: АН СССР, **1960**. – С. 99–132).
- Смелянский И.Э.** Механизмы сукцессии // Успехи совр. биол. – **1993**. – Т. 113, вып. 1. – С. 36–45.
- Сметанин М.М.** Статистические методы в экологии рыб. – Борок: ИБВВ РАН, **2003**. – 200 с.
- Смиряев А.В., Исачкин А.В., Харрасова Л.К.** Моделирование: от биологии до экономики. Учебное пособие. – М.: Изд-во МСХА, **2002**. – 122 с.
- Снедекор Д.У.** Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. – М.: Сельхозгиз, **1961**. – 503 с.
- Соколов В.Е.** Предисловие редактора перевода // Одум Ю. Экология: В 2-х т. – М.: Мир, **1986**. – Т. 1. – С. 5–9.
- Солдатова В.Ю.** Флуктуирующая асимметрия березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) как критерий качества городской среды и территорий, подверженных ан-

- тропогенному воздействию: на примере Якутии: Дисс. ... канд. биол. наук. – Якутск, 2006. – 139 с.
- Сонечкин Д.М.** Динамико-стохастический подход к задачам объективного анализа данных разнородных метеорологических наблюдений // Труды Гидрометцентра СССР. – 1976. – Вып. 181. – С. 59-76.
- Сорокин П.А.** Моделирование биологических популяций с учетом свойств отдельной особи // Электронный журнал «Исследовано в России». – 2002. – С. 1122-1136. – <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2002/103.pdf>.
- Сорокин П.А.** Классификация методов индивидуум-ориентированного моделирования // Электронный журнал «Исследовано в России». – 2003. – С. 574-588. – <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/050.pdf>.
- Сорокин П.А.** Моделирование биологических популяций с использованием комплексных моделей, включающих в себя индивидуум-ориентированные и аналитические компоненты: Дис. ... канд. физ.-мат. наук. – Долгопрудный, 2004. – 153 с.
- Сорокин П.А., Бугаев А.С.** Переход к энергетическому описанию процессов при построении индивидуум-ориентированных моделей // Электронный журнал «Исследовано в России». – 2003. – С. 227-244. – <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/023.pdf>.
- Сорокин П.А., Моралес Х.М.** Исследование механизмов пространственного перемещения популяции оленя Вапити // Электронный журнал «Исследовано в России». – 2004. – С. 547-576. – <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/052.pdf>.
- Сорокин П.А., Саранча Д.А.** Обоснование популяционных уравнений с помощью имитационного моделирования // Успехи соврем. радиоэлектроники. – 2000. – № 7. – С. 30-43.
- Сотник С.Л.** Идентификация колебательного звена методом группового учета аргументов и искусственной нейронной сетью с генетическим алгоритмом обучения. – URL. – [http://www.alicetele.com/~sergei/index\\_e.htm](http://www.alicetele.com/~sergei/index_e.htm).
- Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. – Новосибирск: Наука, 1978. – 320 с.
- Справочник по типовым программам моделирования / Под ред. А.Г. Ивахненко – Киев: Техника, 1980. – 184 с.
- Стабильность развития: еще раз о мнимой и реальной простоте методики / Коллектив авторов практического руководства для заповедников "Здоровье среды: методика оценки" // Заповедники и Национальные парки. – 2002. – № 37-38. – С. 40-44.
- Станчинский В.В.** О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Экология и биоценология. – 1931. – Т. 1. – № 1. – С. 88-98. (см., также: Природа. – 1991. – № 12. – С. 97-99; Антология экологии. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 225-230).
- Старостин Б.А.** Системный подход, параметры и сложность биологических объектов // Системные исследования. Ежегодник 1974. – М.: Наука, 1974. – С. 120-145.
- Стебаев И.В., Пивоваров Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В.** Общая биогеосистемная экология. – Новосибирск: Наука, 1993. – 288 с.
- Стечкин С.Б., Субботин Ю.Н.** Сплайны в вычислительной математике. – М.: Наука, 1978. – 248 с.
- Стивенс С.** Математика, измерение и психофизика // Экспериментальная психология. – М.: Иностранная литература, 1960. – Т. 1. – С. 5-78.
- Страшкраба М., Гнаука А.** Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. – М.: Мир, 1989. – 376 с. (Straškraba M., Gnauck A.H. Freshwater Ecosystems: Modeling and Simulation. – Amsterdam et al.: Elsevier, 1985. – 305 p.).

- Стриганова Б.Р.** Системный анализ биоценологических связей в почвенных сообществах // Чтения памяти академика М.С. Гилярова. 1-е чтения – 1 октября 2002 г., г. Йошкар-Ола. – М.: Т-во науч. изд. КМК. – 2006. – С. 16-38.
- Строгонов А.А.** Картографо-статистические моделирование в биоокеанологии. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2001. – 212 с.
- Строфы века. Антология русской поэзии / Сост. Е.А. Евтушенко. – Москва; Минск: Полифакт, 1994. – 1056 с. (Итоги века. Взгляд из России).
- Стругацкий А.Н., Стругацкий Б.Н.** Понедельник начинается в субботу; Сказка о Тройке: Фантаст. повести. – М.: Книжный сад; СПб.: ИНТЕРОКО, 1993. – 446 с. – (Сер. St. Petersburg).
- Сукачев В.Н.** Идея развития в фитоценологии // Сов. ботан. – 1942. – № 1-2. – С. 7-17.
- Сукачев В.Н.** О некоторых текущих вопросах теоретической фитоценологии (Доклад в изложении А.В. Калининой) // Сов. ботаника. – 1945. – № 2. – С. 68-71.
- Сукачев В.Н.** Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 1. – С. 291-309.
- Суппес П., Зинес Дж.** Основы теории измерений // Психологические измерения. – М.: Мир, 1967. – С. 9-110.
- Суслов В.И., Ибрагимов Н.М., Тальшева Л.П., Цыплаков А.А.** Эконометрия: Учебное пособие. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. – 744 с.
- Суханов В.В., Петропавловский Б.С.** Использование модели Гомпертца для аппроксимации хода роста (на примере ельников Приморского края) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1988. – Вып. 3. – С. 28-34.
- Сущенко Л.М., Алимов А.Ф.** Об организации "Нарочанских гидробиологических встреч" // Гидробиол. журн. – 1990. – Т. 26, № 5. – С. 108-109.
- Сущенко Л.М., Остапеня А.П.** Георгий Георгиевич Винберг (К 100-летию со дня рождения) // Изв. Нац. АН Беларуси. Сер. биол. наук. – 2005. – № 4. – С. 119-121.
- Таблицы планов эксперимента для факторных и полиномиальных моделей / Под ред. В.В. Налимова. – М.: Металлургия, 1982. – 752 с.
- Тарасевич Ю.Ю.** Перколяция: теория, приложения, алгоритмы. – М.: Едиториал УРСС, 2002. – 112 с.
- Тарко А.М.** Глобальная роль системы «атмосфера – растения – почва» в компенсации воздействий на биосферу // Докл. АН СССР (ДАН). – 1977. – Т. 237, № 1. – С. 234-237.
- Тарко А.М.** Модель глобального цикла углерода // Природа. – 1994. – № 7. – С. 27-32.
- Тарко А.М.** Устойчивость биосферных процессов и принцип Ле-Шателье // Докл. Академии наук (ДАН). – 1995. – Т. 343, № 3. – С. 393-395.
- Тарко А.М.** Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. – М.: Физматлит, 2005. – 231 с.
- Тарко А.М., Кузнецова М.В.** Пространственно распределенная модель глобального цикла углерода в биосфере // Матем. моделирование. – 2001. – Т. 13, № 9. – С. 45-54.
- Тарский А.** Введение в логику и методологию дедуктивных наук. – М.: Ин. лит-ра, 1948. – 328 с.
- Тарский А.** Истина и доказательство // Вопр. философии. – 1972. – № 8. – С. 136-145.
- Татаринов Л.П.** Очерки по теории эволюции. – М.: Наука, 1987. – 251 с. (Сер. Академические чтения).
- Татарников Д.В.** О методических аспектах постановки экологических экспериментов (Реплика на статью М.В. Козлова) // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 1. – С. 90-93.

- Тахтаджян А.Л.** Дарвин и современная теория эволюции // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / 2-е изд. – СПб.: Наука, **2001**. – С. 517-550.
- Тейл Г.** Экономические прогнозы и принятие решений. – М.: Статистика, **1971**. – 488 с.
- Теоретическая виртуалистика. Новые проблемы, подходы и решения / Отв. ред. Е.А. Мамчур. – М.: Наука, **2008**. – 314 с.
- Теоретические вопросы фитоиндикации / Отв. ред. А.А. Корчагин. – Л.: Наука, **1971**. – 216 с.
- Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. К 90-летию со дня рождения академика В.Н. Сукачева / Тр. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 38 / Отв. ред. Т.А. Работнов. – М.: Наука, **1970**. – 262 с.
- Терентьев П.В.** Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. – **1959**. – Т. 9, вып. 2. – С. 137-144.
- Терентьев П.В.** К истории биометрии // Методы современной биометрии. – М.: МГУ, **1978**. – С. 5-22.
- Терентьев П.В.** Биометрия. Ретроспективный указатель отечественной литературы за 1870-1970 гг. – М.: БЕН АН СССР, **1980**. – 126 с.
- Терехин А.Т.** Модели конкуренции: динамика численности и эволюция фенотипа (пособие по компьютерному практикуму) [Электронный ресурс]. – М.: МГУ, **2002**. – <http://www.library.biophys.msu.ru/Terekhin/>.
- Терехин А.Т.** Модели конкуренции: динамика численности и эволюция фенотипа (пособие по компьютерному практикуму) // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть VI: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, **2006**. – С. 251-273.
- Терехина А.Ю.** Анализ данных методами многомерного шкалирования. – М.: Наука, **1986**. – 168 с.
- Терехов С.А.** Лекции по теории и приложениям искусственных нейронных сетей. – Снежинск: ВНИИТФ, **1998**. – [http://alife.narod.ru/lectures/neural/Neu\\_index.htm](http://alife.narod.ru/lectures/neural/Neu_index.htm).
- Тимирязев К.А.** Избранные сочинения в 2-х томах. Т. 1. Солнце, жизнь и хлорофилл. – М.: Сельхозгиз, **1957**. – 721 с.
- Тимонин А.К.** О статье А.М. Гилярова "Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии" // Журн. общ. биол. – **1989**. – Т. 50, № 2. – С. 423-426.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.** Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – **1966**. – Т. 71, вып. 1. – С. 123-132.
- Тимохина А.Ф.** Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. – Тольятти: ИЭВБ РАН, **2000**. – 193 с.
- Тихонов А.Н.** О решении некорректно поставленных задач и методе регуляризации // Докл. АН СССР (ДАН). – **1963**. – Т. 151, № 3. – С. 501-504.
- Тихонов А.Н.** О методах регуляризации задач оптимального управления // Докл. АН СССР (ДАН). – **1965**. – Т. 162, № 4. – С. 763-765.
- Тихонов А.Н., Арсенин В.Я.** Методы решения некорректных задач. – М.: Наука, **1979**. – 285 с.
- Тооминг Х.Г.** Солнечная радиация и формирование урожая. – Л.: Гидрометеиздат, **1977**. – 200 с.
- Тооминг Х.Г.** Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеиздат, **1984**. – 264 с.

- Толмачев А.И.** Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 274 с.
- Толстова Ю.Н.** О сравнении некоторых подходов к проблеме адекватности в теории измерений // Экспертные методы в системных исследованиях. Сборник трудов ВНИИ системных исследований. Вып. 4. – М.: ВНИИСИ, 1979. – С. 78-83.
- Толстова Ю.Н.** Измерение в социологии. – М.: Инфра-М, 1998. – 222 с.
- Трапезников В.К.** Физиологические основы локального применения удобрений. – М.: Наука, 1983. – 176 с.
- Трапезников В. К., Иванов И. И., Тальвинская Н. Г.** Локальное питание растений. – Уфа: Гилем, 1999. – 259 с.
- Трасс Х.Х.** Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.
- Тропп Э.А., Егоров В.А., Морозов Ю.Г.** Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии. 1. Математические модели в биологии. Общий анализ // Рус. орнитол. журн. – 2002а. – Экспресс-вып. 177. С. 163-171.
- Тропп Э.А., Егоров В.А., Морозов Ю.Г.** Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии. 2. Уровни организации живого, математические языки их описания и корректность постановки задач математического моделирования // Рус. орнитол. журн. – 2002б. – Экспресс-вып. 190. С. 631-642.
- Тропп Э.А., Егоров В.А., Морозов Ю.Г.** Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии. 3. Математические модели экологических систем // Рус. орнитол. журн. – 2002в. – Экспресс-вып. 193. С. 723-735.
- Туганаев В.В.** Книга, ценная для экологов и... букинистов [Рецензия] // Биология в школе. – 2005. – № 3. – С. 61.
- Турчин П.В.** Есть ли общие законы в популяционной экологии? // Журн. общ. биол. – 2001. – Т. 62. – С. 3-14. (Turchin P. Does population ecology have general laws? // Oikos. – 2001. – V. 94. – P. 17-26).
- Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А. и др.** Математическое моделирование в экологии (Историко-методологический анализ) – М.: Языки русской культуры, 1999. – 208 с.
- Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Девяткова Г.Н., Угер Е.Г.** Оценка возможностей корреляционного и регрессионного анализа при установлении конкуренции между видами // Журн. общ. биол. – 1998. – Т. 59, № 4. – С. 433-444.
- Тэнсли А.** Использование и злоупотребление растительными концепциями и принципами // Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 123-154.
- Тютюнов Ю.В.** Построение, исследование и приложения математических моделей пространственно-временной динамики популяционных систем: Автореф. дис. ... докт. физ.-мат. наук. – Красноярск, 2010. – 50 с.
- Тютюнов Ю.В., Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И.** Оптимальное управление эксплуатируемой популяцией при минимизации риска ее вымирания в условиях стохастичности среды обитания // Обзор. прикл. и промышл. математ. – 1996. – Т. 3, вып. 3. – С. 412-433.
- Тютюнов Ю.В., Загребнева А.Д., Сурков Ф.А., Азовский А.И.** Микромасштабная пятнистость распределения веслоногих рачков как результат трофически обусловленных миграций // Биофизика. – 2009. – Т. 54, вып. 3. – С. 508-514.

- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Моргулис А.Б., Говорухин В.Н.** Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах // Журн. общ. биол. – 2001. – Т. 62, № 3. – С. 253-262.
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р.** Явная модель поискового поведения хищника // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63, № 2. – С. 137-148.
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р.** Таксис как фактор, стабилизирующий трофическую систему // Обзор. прикл. и промысл. математ. – 2005. – Т. 12, вып. 4. – С. 810-814.
- Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н.** Трофическая функция как результат активного пространственного поведения хищника // Проблемы проектирования и управления экономическими системами: инвестиционный аспект. – Ростов-на-Дону: РГЭА, 1998. – С. 132-135.
- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сурков Ф.А., Бакаева Е.Н.** Трофическая функция коловороток-фитофагов (Rotatoria). Эксперимент и моделирование // Журн. общ. биол. – 2010. – Т. 71, № 1. – С. 52-62.
- У фитопланктона соотношение размера и численности то же, что и у млекопитающих. – 2006. – <http://elementy.ru/news?discuss=430374>.
- Уатт К.** Экология и управление природными ресурсами. – М.: Мир, 1971. – 463 с.
- Удольская Н.И.** Введение в биометрию. – Алма-Ата: Наука, 1976. – 85 с.
- Уёмов А.И.** Системный подход и общая теория систем. – М.: Мысль, 1978. – 272 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- Уитфилд Д.** Большая и горячая // Компьютера. – 2005. – № 8 (03 марта). – <http://offline.computerra.ru/2005/580/37789/>. – (Whitfield J. Ecology's big, hot idea // PLoS Biol. – 2004. – V. 2, № 12).
- Уманская М.В.** Структура бактериопланктона малых бессточных озер национального парка «Самарская Лука» // Материалы Всероссийской конф. "Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем". – Саратов: Изд-во Саратов. гос. ун-та, 2001. – С. 160-164.
- Умнов А.А.** Математическая модель озера Мястро // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. – Минск: Белорус. госуниверситет, 1973. – С. 95-109.
- Умнов А.А.** Математическое моделирование биотических потоков вещества и энергии в водных экосистемах. – СПб.: Наука, 1997. – 134 с.
- Умнов А.А., Остапеня А.П.** Математическая модель миграции радионуклидов цезия 137 в экосистеме озера // Докл. Академии наук (ДАН). – 1998. – Т. 358, № 2. – С. 283-286.
- Уоддингтон К.Х.** Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. – М.: Мир, 1970а. – С. 11-38.
- Уоддингтон К.Х.** Замечания // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. – М.: Мир, 1970б. – С. 176-177.
- Уоссермен Ф.** Нейрокомпьютерная техника. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
- Уранова Т.А.** К вопросу о влиянии космических явлений на прирост древесины // Ботан. журн. – 1979. – Т. 64, № 11. – С. 1632-1641.
- Урбах В.Ю.** Математическая статистика для биологов и медиков. – М.: АН СССР, 1963. – 323 с.

- Урбах В.Ю.** Биометрические методы: (Статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). – М.: Наука, **1964**. – 415 с.
- Урбах В.Ю.** Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. – М.: Медицина, **1975**. – 296 с.
- Урманцев Ю.А.** Симметрия природы и природа симметрии. – М.: Мысль, **1974**. – 229 с. (Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии: Философские и естественно-научные аспекты / 2-е изд. – М.: КомКнига, **2006**. – 232 с.).
- Урманцев Ю.А.** Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Система, симметрия, гармония. – М.: Мысль, **1988**. – С. 38-124.
- Урманцев Ю.А.** Симметрия и асимметрия развития // Сознание и физическая реальность. – **1997**. – Т. 2, № 2. – С. 80-83. – <http://www.sci.aha.ru/ots/index.htm>.
- Урманцев Ю.А.** Эволюционика или общая теория развития систем природы, общества и мышления / 2-е изд. – М.: Изд-во: КД Либроком, **2009**. – 238 с.
- Усманов И.Ю.** К методике планирования числа наблюдений при определении морфологических структур растений // Сельхоз. биол. – **1984**. – № 1. – С. 113-116.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Усманова Н.Н., Янтурин С.И.** Адаптивные стратегии растений на солончаках Южного Урала. Распределение ресурсов в ценопопуляциях // Экология. – **1991**. – № 1. – С. 9-16.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Янтурин С.И.** Адаптивные стратегии растений на солончаках Южного Урала. Реакция на абиотический стресс // Экология. – **1989**. – № 4. – С. 20-27.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.** Экологическая физиология растений. – М.: Логос, **2001**. – 224 с.
- Усольцев В.А.** Русский космизм и современность. 3-е изд. – Екатеринбург: УГЛТУ, **2010**. – 570 с.
- Устименко А.А.** Компаративно-кластерный подход в исследованиях явления синергизма биологических динамических систем: Автореф. ... канд. физ.-мат. наук. – Сургут, **2010**. – 22 с. – <http://www.surgu.ru/upload/4849-1.pdf>.
- Федер Е.** Фракталы. – М.: Мир, **1991**. – 254 с. (Feder J. Fractals. – N.Y.: Plenum Pub. Corp., **1988**. – 283 p.).
- Федулов И.Н.** Теоретическое знание: проблема минимизации (философско-методологический аспект): Дисс. ... канд. философ. наук. – Волгоград, **2003**. – 115 с.
- Фейгенбаум М.** Универсальность в поведении нелинейных систем // Успехи физ. наук. – **1983**. – Т. 141, вып. 2. – С. 343-374.
- Фейеш Тот Л.** Расположения на плоскости, на сфере и в пространстве. – М.: Физматгиз, **1958**. – 364 с.
- Феллер В.** Введение в теорию вероятностей и её приложения / 2-е изд. В 2-х т. – М.: Мир. – Т. 1. – **1964**. – 498 с.; Т. 2. – **1967**. – 752 с.
- Фенёва И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю.** Имитационное моделирование стратегий выживания ветвистых ракообразных в условиях дефицита пищи // Экология. – **2006** – № 1. – С. 32-38.
- Фёдоров В.Д.** Концепция устойчивости экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды. – Л.: Гидрометеиздат, **1975**. – С. 207-217.
- Фёдоров В.Д.** Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. – **1977**. – № 3. – С. 8-22.
- Фёдоров В.Д.** Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС) // Человек и биосфера. Вып. 2. Устойчивость экологических систем / Под ред. В.Д. Фёдорова. – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1978**. – С. 17-41.



- Фёдоров В.Д.** К стратегии экологического прогноза // Человек и биосфера. Вып. 8. – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1983**. – С. 4-30.
- Фёдоров В.Д., Бродский Л.И., Голикова Т.И. и др.** Эколого-математическое моделирование биологической продуктивности внутренних морей СССР // Биологи МГУ – рыбному хозяйству. – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1984**. – С. 106-111.
- Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г.** Экология. – М.: Моск. ун-та, **1980**. – 464 с.
- Фёдоров В.Д., Левич А.П.** Откуда берутся индексы разнообразия? // Человек и биосфера. Вып. 4. – М.: Изд-во Моск. ун-та, **1980**. – С. 164-184.
- Фёдоров Е.С.** Симметрия и структура кристаллов. Основные работы. – М.: Изд-во АН СССР, **1949**. – 631 с. (Сер. Классики науки).
- Филатов М.А.** Моделирование в фазовом пространстве состояний психофизиологических функций учащихся Югры: Автореф. ... докт. биол. наук. – Сургут, **2010**. – 43 с.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки / Отв. ред. И.С. Трифонова. – СПб.: Наука, **2003**. – 232 с.
- Фишер Р.А.** Статистические методы для исследователей. – М.: Госстатиздат, **1958**. – 268 с.
- Флейшман Б.С.** О живучести сложных систем // Изв. АН СССР, сер. техн. киберн. – **1966**. – № 5. – С. 14-23.
- Флейшман Б.С.** Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. – М.: Сов. радио, **1971**. – 224 с.
- Флейшман Б.С.** Стохастические модели сообществ // Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность океана. – М.: Наука, **1977**. – Т. 2. – С. 276-288.
- Флейшман Б.С.** Системные методы в экологии // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. – Уфа: ИБ БФАН СССР, **1978**. – С. 7-28.
- Флейшман Б.С.** Основы системологии. – М.: Радио и связь, **1982**. – 368 с.
- Флейшман Б.С.** Системология, системотехника и инженерная экология // Кибернетика и ноосфера. – М.: Наука, **1986**. – С. 97-110.
- Флейшман Б.С., Агаджанян Ш.М.** О некоторых аналитических методах в теории случайных графов // Сб. науч. тр. аспирантов Армян. педагог. ин-та. Естественные науки. – **1975**. – № 7, вып. 4. – С. 251-262.
- Флейшман Б.С., Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** О методах математического моделирования сложных систем // Системные исследования. Методологические проблемы. Ежегодник 1982. – М.: Наука, **1982**. – С. 65-79.
- Флейшман Б.С., Букатова И.Л.** О некоторых аналитических оценках параметров эволюционного моделирования // Автоматика и вычисл. техника. – **1974**. – № 4. – С. 34-39.
- Флейшман Б.С., Вершинский А.Н., Гульдин А.Н.** Структурно-информационная теория стаеобразования // Тез. докл. XXXIII Всесоюз. юбилейной сессии НТОРЭИС им. А.С. Попова. – М.: НТОРЭИС, 1978. – С. 60.
- Флейшман Б.С., Гульдин А.Н., Сильянова С.А., Кибзун А.П.** Оптимизационные модели в экологии и мониторинге // XXXIV Всесоюзная научная сессия, посвященная Дню радио. – М.: НТОРЭИС, **1979**. – С. 92-94.
- Флейшман Б.С., Флейшман С.Б.** Некоторые оценки эффективности мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоиздат, **1978**. – Т. 1. – С. 57-63.
- Фляксбергер К.А.** Начало биометрических работ у нас и А.Я. Гордягин // Ученые зап. Казанского гос. ун-та им. В.И. Ульянова-Ленина. – **1933**. – Т. 93, кн. 6, вып. 1. – С. 43-45.

- Фогель Л., Оуэнс А., Уолш М.** Искусственный интеллект и эволюционное моделирование. – М.: Мир, 1969. – 230 с.
- Фок В.А.** Начала квантовой механики / 3-е изд. – М.: Наука, 1976. – 376 с.
- Форрестер Дж.** Основы кибернетики предприятия (Индустриальная динамика). – М.: Прогресс, 1971. – 340 с.
- Форрестер Д.** Динамика развития города. – М.: Прогресс, 1974. – 288 с.
- Форрестер Дж.** Антиинтуитивное поведение сложных систем // Современные проблемы кибернетики. Вып. 7. – М.: Знание, 1977. – С. 9-25.
- Форрестер Дж.** Мировая динамика. – М.: Наука, 1978. – 168 с.
- Фрей Т.Э.-А.** Обработка геоботанических описаний методом анализа скоплений с применением критерия *K* и фенограммы // Методы выделения растительных ассоциаций. – Л.: Наука, 1971. – С. 225-250.
- Фрейдлин М.И., Светлосанов В.А.** О влиянии малых случайных возмущений на устойчивость состояний экологических систем // Журн. общ. биол. – 1976. – Т. 37, № 5. – С. 715-721.
- Фрисман Е.Я.** Изменение характера динамики численности популяции: механизмы перехода к хаосу // Вестн. ДВО РАН. – 1995. – № 4. – С. 92-103.
- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В.** Динамическая неустойчивость промысловых популяций с возрастной структурой (на примере лососевых видов рыб // Докл. Академии наук (ДАН). – 2004. – Т. 394, № 4. – С. 569-573.
- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В.** Нелинейные эффекты в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла // Изв. РАН, сер. биол. – 2005. – № 5. – С. 517-530.
- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В., Лазуткин А.Н.** Механизмы и особенности сезонной и долговременной динамики популяций полевок *Clethrionomys rufocanus* и *Cl. rutilus*: количественный анализ и математическое моделирование // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. – 2010. – № 2. – С. 43-47.
- Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И.** Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обзорение прикладной и промышленной математики. – 1994. – Т. 1, вып. 6. – С. 988-1008.
- Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Кузин А.Е.** Математическое моделирование динамики численности северного морского котика. Простейшая модель локальной популяции // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41, № 2. – С. 270-277.
- Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Громова Н.П.** «Пятнистость» пространственных структур популяции и происхождение видов как следствие динамической неустойчивости // Вестн. ДВО РАН. – 1996. – № 4. – С. 120-129.
- Фролов Ю.П., Розенберг Г.С.** Управление биологическими системами. Надорганизменный уровень. – Самара: Изд-во "Самарский университет", 2002. – 192 с.
- Фурашев В.Н., Ландэ Д.В., Брайчевский С.М.** Моделирование информационно-электронных процессов. – Киев: НИЦПИ АПН Украины, 2007. – 182 с.
- Фурсова П.В., Левич А.П.** Математическое моделирование в экологии сообществ. Обзор литературы // Проблемы окружающей среды (обзорная информация). – М.: ВИНТИ, 2002. – № 9. – [http://www.chronos.msu.ru/RREPORTS/fursova\\_matematicheskoe/fursova\\_matematicheskoe.htm](http://www.chronos.msu.ru/RREPORTS/fursova_matematicheskoe/fursova_matematicheskoe.htm).
- Хайлов К.М.** Системы и систематизация в биологии // Проблемы методологии системного исследования. – М.: Мысль, 1970. – С. 127-145.
- Хакен Г.** Синергетика. Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах. – М.: Мир, 1985. – 424 с.

- Ханин М.А., Дорфман Н.Л.** Количественные аспекты роста организмов. – М.: Наука, 1975. – 154 с.
- Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Комаров А.С. и др.** Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 70-80.
- Хантемиров Р.М.** Динамика древесной растительности и изменение климата на севере Западной Сибири в голоцене: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 2009. – 42 с.
- Хармс Д.** Полет в небеса: Стихи. Проза. Драма. Письма. – Л.: Сов. писатель, 1988. – 560 с.
- Хармс Д.** О существовании, о времени, о пространстве // Хармс Д. Повесть. Рассказы. Молитвы. Поэмы. Сцены. Водевиль. Драмы. Статьи. Трактаты. Квазитрактаты / Сост. Р. Грищенко. – СПб.: Кристалл, 2000. – 512 с.
- Хармс Д.** – 2005. – [http://www.elib.org.ua/philosophy/ua\\_show\\_archives.php?subaction=showfull&id=1108499777&archive=0211&start\\_from=&ucat=1&](http://www.elib.org.ua/philosophy/ua_show_archives.php?subaction=showfull&id=1108499777&archive=0211&start_from=&ucat=1&).
- Хармс Д.** Дневниковые записи. – URL. – [http://lib.ru/HARMS/xarms\\_diaries.txt](http://lib.ru/HARMS/xarms_diaries.txt).
- Харпер Дж.** Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений // Механизмы биологической конкуренции. – М.: Мир, 1964. – С. 11-54.
- Хворова Л.А.** Методологические аспекты структурно-параметрической идентификации динамических моделей агроэкосистемы // Материалы Всероссийской конференции (с международным участием) "Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы". 14–15 октября 2010 г., Санкт-Петербург. – СПб.: АФИ, 2010. – С. 109-113.
- Хеджпет Д.В.** Модели в экологии и путаница вокруг них (некоторые философские соображения). // Биология моря. – 1978. – № 6. – С. 3–15.
- Херст Г.** Нил. Общее описание реки и использования ее вод. – М.: Изд-во ин. лит., 1954. – 328 с.
- Хлебопрос Р.Г.** Послесловие // Горбань А.Н., Охонин В.А., Садовский М.Г., Хлебопрос Р.Г. Простейшее уравнение математической экологии. Препринт ИЛИД СО АН СССР. – Красноярск, 1982. – С. 34-35.
- Холодный Н.Г.** Мысли натуралиста о природе и человеке // Избранные труды – Киев: Наукова думка, 1982. – С. 139-206.
- Хомяков Д.М., Искандарян Р.А.** Информационные технологии и математическое моделирование в задачах природопользования. – URL. – <http://fadr.msu.ru/rin/ecol/model.htm>.
- Хорн Р., Джонсон Ч.** Матричный анализ. – М. Мир, 1989. – 656 с.
- Храбров Ю.Б.** К вопросу о составлении прогнозов погоды комплексным методом // Тр. центр. ин-та погоды. – 1960. – Вып. 89. – С. 122-126.
- Храбров Ю.Б.** Прогноз погоды. – М.: Знание, 1974. – 62 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. наука о земле; вып. 9).
- Христофорова Н.К.** Основы экологии: Учебник для биол. и экол. факультетов университетов. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – 516 с.
- Царегородцев В.Г., Погребная Н.А.** Нейросетевые методы обработки информации в задачах прогноза климатических характеристик и лесорастительных свойств ландшафтных зон // Методы нейроинформатики (сборник научных трудов). – Красноярск: КрГТУ, 1998. – С. 65-110.
- Цейтлин Н.А.** Из опыта аналитического статистика. – М.: Аскери Информэйшн, 2007. – 912 с.

- Цесарский А.** Жереховый бой. Секретное оружие беззубого хищника // Рыбак рыбака. – 2004. – № 5. – [http://www.rybak-rybaka.ru/articles/a5\\_050404.shtml](http://www.rybak-rybaka.ru/articles/a5_050404.shtml).
- Цетлин М.Л.** Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. – М.: Наука, 1969. – 316 с.
- Цобель М.Р., Цобель К.Р.** Изучение временно-пространственной структуры фитоценозов – некоторые соображения // Перспективы теории фитоценологии: Тез. симпоз. Лазлуту – Пухту, 16-20 мая 1988. – Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1988. – С. 24-29.
- Цыпкин Я.З.** Адаптация и обучение в автоматических системах. – М.: Наука, 1968. – 399 с.
- Цыпкин Я.З.** Основы информационной теории идентификации. – М.: Наука, 1984. – 520 с.
- Цыпкин Я.З.** Информационная теория идентификации. – М.: Наука, 1995. – 336 с.
- Чайковский Ю.В.** О познавательных моделях // Исследования по математической биологии. Сборник научных трудов, посвященный памяти А.Д. Базыкина / Науч. ред. Э.Э. Шноль. – Пушкино: Пушин. НЦ РАН, 1996. – С. 170-185.
- Чайковский Ю.В.** Ламарк, Дарвин и устройство науки. К недавнему юбилею "Философии зоологии" и "Происхождения видов" // Вестн. РАН. – 2010. – Т. 80, № 8. – С. 716-725.
- Чебанов С.В.** Единство теоретизирования о способах упорядочивания // Теория и методология биологических классификаций. – М.: Наука, 1983. – С. 18-28.
- Чебураева А.Н.** Погодичная динамика ценопопуляций овсеца Шелля в северных луговых степях // Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. – М.: Наука, 1977. – С. 50-57.
- Черкашин А.К.** Математические задачи учения о геосистемах и возможные пути их решения // Геогр. и природ. ресурсы. – 1985. – № 2. – С. 34-44.
- Черкашин А.К.** Полисистемный анализ и синтез. – Polysystem analysis and synthesis. Приложение в географии. – Новосибирск: Наука, 1997. – 502 с.
- Черкашин А.К.** Полисистемное моделирование. – Новосибирск: Наука, 2005. – 280 с.
- Чернов А.А.** Гомо аквактикус / 2-е изд. – М.: Молодая гвардия, 1970. – 301 с.
- Чернов Г.Н.** Законы теоретической биологии. – М.: Знание, 1990. – 64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол.; вып. 1).
- Чернов Ю.И.** Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. – 1991. – Т. 111, вып.4. – С. 499-507.
- Чернов Ю.И., Пенев Л.Д.** Биологическое разнообразие и климат // Успехи совр. биол. – 1993. – Т. 113, вып. 5. – С. 515-531.
- Чернова Н.М., Былова А.М.** Экология. – М.: Просвещение, 1988. – 272 с.
- Чертов О.Г.** Математическая модель экосистемы одного растения // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44, № 3. – С. 406-414.
- Чертов О.Г.** Имитационная модель минерализации и гумификации лесного опада и подстилки // Журн. общ. биол. – 1985. – Т. 46, № 6. – С. 794-804.
- Чертов О.Г., Комаров А.С.** Имитационная модель динамики органического вещества почв // Вестн. СПб. ун-та. – 1996. – Сер. 3, вып. 1. – С. 104-109.
- Чертопруд М.В., Азовский А.И.** Размещение макробентоса беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биол. – 2000. – Т. 61, № 1. – С. 47-63.
- Чесноков В.И., Колищук В.Г.** Об использовании методов дендрохронологии в астрофизике. – Л.: ФТИ, 1991. – 8 с.
- Чесноков В.С.** Сергей Андреевич Подолинский. – М.: Наука, 2001. – 166 с. (Серия: Научно-биографическая литература).

- Чесноков С.В.** Детерминационный анализ социально-экономических данных. – М.: Наука, 1982. – 259 с.
- Четаев Н.Г.** Устойчивость и классические законы // Сборник научных трудов Казанского авиационного института. – 1936. – № 6. – С. 3-5.
- Четвериков Н.С.** О ложной корреляции // Применение методов корреляции в экономических исследованиях. – М.: Наука, 1969. – С. 203-229. (Ученые записки по статистике. Т. 16).
- Чижевский А.Л., Шишина Ю.Г.** В ритме Солнца. – М.: Наука, 1969. – 112 с.
- Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н.** Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: модель динамики лесных насаждений FORRUS-S. // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр. Вып. 314 (ФЦП Интеграция). – М.: МГУЛ, 2001. – С. 128-146.
- Чупрунов Е.В., Солдатов Е.А., Тархова Т.Н.** О количественных оценках симметричности кристаллических структур // Кристаллография. – 1988а. – Т. 33, № 3. – С. 759-761.
- Чупрунов Е.В., Хохлов А.Ф., Фадеев М.А.** Кристаллография. – М.: Высш. шк., 1988б. – 496 с.
- Шабанов Д.** О любви к простым объяснениям // Компьютера. – 2005. – № 8 (03 марта). – <http://offline.computerra.ru/2005/580/37790/>.
- Шайгура С.В.** Геоинформационные системы и методы их создания. – М.: 1998. – 252 с.
- Шамбадаль П.** Развитие и приложения понятия энтропии. М.: Наука, 1967. – 280 с. – <http://www.chronos.msu.ru/quotations/shambadal.html>.
- Шанин В.Н.** Имитационное моделирование динамики лесных экосистем при различных лесохозяйственных и климатических сценариях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2011. – 18 с.
- Шанин В.Н., Михайлов А.В., Быховец С.С., Комаров А.С.** Глобальные изменения климата и баланс углерода в лесных экосистемах бореальной зоны: имитационное моделирование как инструмент прогноза // Изв. РАН. Сер. биол. – 2010. – № 6. – С. 719-730.
- Шапиро А.П.** К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // Управление и информация. Вып. 3. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1972. – С. 96-118.
- Шапиро А.П., Луппов С.П.** Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. – М.: Наука, 1983. – 132 с.
- Шафаревич И.Р.** Доклад на собрании Японского математического общества от 28 сентября 1993 г. – 1993. – <http://www.doktor.ru/doctor/biometr/naukoved/mathem.htm>.
- Шашкин А.В., Ваганов Е.А.** Имитационная модель климатической изменчивости хвойных (на примере роста сосны в степной зоне) // Экология. – 1993. – № 5. – С. 3-9.
- Шварц С.С.** Принципы и методы современной экологии животных. Докл. на философском семинаре по вопросам биологии. – Свердловск: УФАН СССР, 1960. – 51 с.
- Шварц С.С.** Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42, вып. 3. – С. 417-433.
- Шварц С.С.** Стратегия жизни // Природа. – 1967. – № 8. – С. 37-49.
- Шварц С.С.** Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. – 1976. – № 2. – С. 61-72.
- Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.

- Шварц С.С., Большаков В.Н., Пястолова О.А.** Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоол. журн. – 1964. – Т. 43, вып. 4. – С. 483-487.
- Шварц С.С., Оленев В.Г., Жигальский О.А., Кряжимский Ф.В.** Изучение роли сезонных генераций мышевидных грызунов на имитационной модели // Экология. – 1977. – № 3. – С. 12-21.
- Шварц С.С., Оленев В.Г., Кряжимский Ф.В., Жигальский О.А.** Исследование динамики численности и возрастной структуры популяции мышевидных грызунов на имитационной модели // Докл. АН СССР (ДАН). – 1976. – Т. 228, № 6. – С. 1482-1484.
- Шенников А.П.** Теоретическая геоботаника за последние 20 лет // Сов. ботаника. – 1937. – № 5. – С. 58-94.
- Шенников А.П.** Введение в геоботанику. – Л.: ЛГУ, 1964. – 447 с.
- Шеннон К.** Работы по теории информации и кибернетике. – М.: Иностран. лит., 1963. – 829 с.
- Шеннон Р.** Имитационное моделирование систем – искусство и наука. – М.: Мир, 1978. – 420 с.
- Шеффе Г.** Дисперсионный анализ. – М.: Наука, 1980. – 512 с.
- Шильников Л.П.** Теория бифуркаций и модель Лоренца // Марсден Дж., Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и её приложения. – М.: Мир, 1980. – С. 317-335.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д.** Создание базы данных и алгоритм обработки информации // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. – С. 145-152.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Абросимова Э.В.** Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса // Журн. общ. биол. – 2010. – Т. 71, № 3. – С. 256-267.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В.** Нейросетевые методы оценки качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям // Изв. СамНЦ РАН. – 2002. – Т. 4, № 2. – С. 280-289.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В.** Структура базы данных и алгоритмы обработки информации // Биоиндикация экологического состояния равнинных рек. – М.: Наука, 2007. – С. 86-104.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.** Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 256 с.
- Шитиков В.К., Коппа Ю.В., Курляндский Б.А., Тихонов В.Н.** Прогнозирование токсикологических показателей химических веществ методом самоорганизации моделей // Автоматика. – 1986. – № 4. – С. 85-87.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С.** Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – С. 91-129.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.** Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.** Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. – М.: Наука, 2005. – Кн. 1. – 281 с.; Кн. 2. – 337 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Крамаренко С.С., Якимов В.Н.** Современные подходы к статистическому анализу экспериментальных данных // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). – Тольятти: СамНЦ РАН; «Кассандра», 2008а. – С. 212-250.

- Шитиков В.К., Цейтлин Н.А., Якимов В.Н.** Мифы и реальность мнимых повторностей С. Хёлберга // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). – Тольятти: СамНЦ РАН; «Кассандра», **2008б**. – С. 89-112.
- Шишов В.В.** Визуализация и анализ дендроклиматической информации на основе интерактивной системы дендроклиматического мониторинга: Автореф. дис. ... докт. техн. наук. – Братск, **2009**. – 45 с.
- Шишов В.В., Ивановский А.Б.** Сравнительный анализ скользящих коэффициентов при анализе временных рядов // Вестн. СибГАУ – **2006**. – Вып. 2(9). – С. 29-33.
- Шиятов С.Г.** К методике расчета индексов прироста деревьев // Экология. – **1970**. – № 3. – С. 85-87.
- Шиятов С.Г.** Дендрохронология, её принципы и методы // Записки Свердл. отд. ВБО. – **1973**. – Вып. 6. – С. 53-81.
- Шиятов С.Г.** Дендрохронология верхней границы леса на Урале. – М.: Наука, 1986. – 137 с.
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В. и др.** Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. – Красноярск: КрасГУ, **2000**. – 80 с.
- Шкидченко А.Н.** Совместное действие лимитирующего и ингибирующего факторов на рост дрожжей в проточной культуре // Микробиология. – **1977**. –Т. 45, № 3. – С. 456-463.
- Шмидт В.М.** Статистические методы в сравнительной флористике. – Л.: ЛГУ, **1980**. – 176 с.
- Шредер М.** Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. – М.; Ижевск: Ин-т компьютер. иссл., **2001**. – 528 с. (Schröder M. Fractals, Chaos, Power Laws: Minutes from an Infinite Paradise. – N.Y.: Freeman, **1991**. – 512 p.).
- Шрейдер Ю.А.** Что такое расстояние? – М.: Физматгиз, **1963**. – 76 с. (Популярные лекции по математике. Вып. 38).
- Шрейдер Ю.А.** Об одной модели семантической теории информации // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, **1965**. – Вып. 13. – С. 234-240.
- Шрейдер Ю.А.** Равенство, сходство, порядок. – М.: Наука, **1971**. – 256 с.
- Шрёдингер Э.** Что такое жизнь с точки зрения физики? – М.: Изд-во иностр. лит-ры, **1947**. – 146 с. (2-е изд. – М.: Атомиздат, **1972**. – 88 с.).
- Шурганова Г.В.** Динамика видовой структуры зоопланктона речной части Чебоксарского водохранилища в условиях антропогенного пресса // Изв. СамНЦ РАН. – **2005**. – Т. 7, № 1. – С. 225-229.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В.** Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги // Изв. СамНЦ РАН. – **2006**. – Т. 8, № 1. – С. 241-247.
- Шустер Г.** Детерминированный хаос: введение. – М.: Мир, **1988**. – 250 с.
- Шустов М.В., Полянский Ю.В., Биктимиров Т.З., Розенберг Г.С.** База данных "REGION-ULAYANOVSK" как объект рационального природопользования Ульяновской области // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. междунар. конф. – Тольятти: ИЭВБ РАН, **1993**. – С. 277.
- Эдмондсон Т.** Практика экологии. Об озере Вашингтон и не только о нем. – М.: Мир, **1998**. – 299 с.
- Эйнштейн А.** Принципы научного исследования // Физика и реальность. – М.: Наука, **1965**. – С. 8-10.

- Эйнштейн А.** О современном кризисе теоретической физики // Собрание научных трудов. – М.: Наука, 1967. – Т. 4. – С. 55-60.
- Экологическая система Нарочанских озер / Под ред. Г.Г. Винберга. – Минск: Изд-во "Университетское", 1985. – 302 с.
- Экологические и эволюционные аспекты поведения животных / Отв. ред. Б.П. Мантейфель. – М.: Наука, 1974. – 140 с.
- Энгельс Ф.** Диалектика природы // Маркс К., Энгельс Ф. Сочинения. – М.: Гос. изд. пол. лит. лит., 1961. – Т. 20. – С. 339-626.
- Энергия и эксергия / Под ред. В.М. Бродянского. – М.: Мир, 1968. – 192 с.
- Эфрон Б.** Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 263 с.
- Эшби У.Р.** Введение в кибернетику. – М.: Изд-во ин. лит-ры, 1959. – 430 с.
- Эшби У.Р.** Несколько замечаний // Общая теория систем. – М.: Мир, 1966. – С. 171-178.
- Юл Д.Э., Кендэл М.Д.** Теория статистики. 14 изд. – М.: Госстатиздат, 1960. – 778 с.
- Юрачковский Ю.П.** Метод группового учета аргументов: статистические предпосылки и теоретические аспекты применения // Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М. Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – С. 161-170.
- Юрцев Б.А., Сумерина И.Ю.** Памяти Веры Даниловны Александровой (30.VIII.1910-6.I.1989) // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75, № 8. – С. 1198-1203.
- Якимов В.Н.** Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация: разработка концепции и верификация: Дис. ... канд. биол. наук. – Нижний Новгород, 2007. – 125 с.
- Ямпольский М.** Беспамятство как исток (Читая Хармса). – М.: Новое литературное обозрение, 1998. – 384 с. (Научное приложение. Вып. XI).
- Янтурин С.И.** Опыт количественного анализа влияния удобрений и погодных условий на горизонтальную структуру луга // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. – Уфа: БФАН СССР, 1978. – С. 149-165.
- Янтурин С.И.** Фитомелиорация солонцовых комплексов // Сельские узоры. – 1998. – № 4. – С. 17-19.
- Янтурин С.И.** Оптимизация использования природного комплекса юго-востока Республики Башкортостан в целях устойчивого развития экорегиона: Дис. ... д-ра биол. наук. – Сибай, 2004. – 378 с. (Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Тольятти, 2004. – 32 с.).
- Яценко Н.Е.** Толковый словарь обществоведческих терминов. – СПб.: Лань, 1999. – 528 с. (Сер. "Учебники для вузов").
- 50 лет заповедному делу в Республике Татарстан: Альбом. – Казань: Изд-во «Фолиант», 2009. – 96 с.
- 80 лет кафедре гидробиологии. – М.: Т-во науч. изд-ий КМК, 2004. – 262 с.
- Abrams P.A., Ginzburg L.R.** The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – 2000. – V. 15, № 8. – P. 337-341.
- Advances in Fisheries Science: 50 Years on from Beverton and Holt / Ed. by A. Payne, J. Cotter, T. Potter. – N.Y.: Wiley-Blackwell, 2008. – 568 p.
- Аксакава Н.Р., Burgman M.A., Ginzburg L.R.** Applied Population Ecology: principles and computer exercises using RAMAS EcoLab 2 / 2<sup>nd</sup> ed. – Sunderland (MA): Sinauer Ass. Inc., 1999. – 285 p.



- Allee W.C.** Animal Aggregations: A Study in General Sociology. – Chicago: Univ. Press, **1931**. – 431 p.
- Allee W.C.** A review of Chapman's "Animal Ecology" // Ecology. – **1932**. – V. 13. – P. 405-407.
- Allee W.C.** The Social Life of Animals. – N.Y.: W.W. Norton, **1938**. – 293 p.
- Allen T.F.H., Starr T.B.** Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. – Chicago: Univ. of Chicago Press, **1982**. – 310 p.
- Altman D.G.** Statistics and ethics in medical research. Misuse of statistics is unethical. // British Med. J. – **1980**. – V. 281. – P. 1182-1184.
- Altman D.G.** Statistics in medical Journals: some recent trends. // Statistics in Medicine. – **2000**. – V. 19. – P. 3275-3289.
- Altshuller G.S.** Creativity as an Exact Science: The Theory of the Solution of Inventive Problem Solving. – N.Y.: Gordon & Breach Sci. Publ., **1988**. – 319 p.
- Altshuller G.** The Innovation Algorithm. TRIZ, Systematic Innovation and Technical Creativity. – Worcester (MA): Technical Innovation CTR, Inc, **1999**. – 312 p.
- An Application Science for Multi-Agent Systems (Multiagent Systems, Artificial Societies and Simulated Organizations) / Ed. by T.A. Wagner. – N.Y.: Springer, **2004**. – 285 p.
- Anway J.C., Brittain E.G., Hunt H.W. et al.** ELM: Version 1.0. US/IBP Grassland Biome Tech. Rept. № 156. – Fort Collins: Colorado State Univ., **1972**. – 285 p.
- Arditi R., Ginzburg L.R.** Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence // J. Theor. Biol. – **1989**. – V. 139, № 3. – P. 311-326.
- Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A. et al.** Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models // Theor. Popul. Biol. – **2001**. – V. 59, № 3. – P. 207-221.
- Arrhenius O.** Species and area // J. Ecol. – **1921**. – V. 9. – P. 95-99.
- Arrhenius O.** Statistical investigations in the constitution of plant associations // Ecology. – **1923**. – V. 4. – P. 68-73.
- Ashikhmina E.V., Frisman E.Y., Skaletskaya E.I.** Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of Manchurian squirrels // Ecol. Modelling. – **1985**. – V. 30. – P. 145-156.
- Azovsky A.I.** Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // Web Ecol. – **2000**. – № 1. – P. 28-34. – <http://www.oikos.ekol.lu.se/we/we.html>.
- Azovsky A.I., Chertoprood M.V., Kucheruk N.V. et al.** Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // Marine Biol. – **2000**. – V. 136, № 3. – P. 581-590.
- Bak P., Chen K.** Self-organized criticality // Scientific American. – **1991**. – V. 264. – P. 46-53.
- Bak P., Tang C., Wiesenfeld K.** Self-organized criticality // Phys. Rev. – **1988**. – V. A-38. – P. 364-374.
- Banks J.E.** Book review – Population Ecology: First Principles // Environmental Entomology. – **2006**. – V. 35, № 3. – P. 811.
- Banks H.T., Banks J.E., Dick L.K., Stark J.D.** Estimation of Dynamic Rate Parameters in Insect Populations Undergoing Sublethal Exposure to Pesticides. – Raleigh (North Carolina): N.C. St. Univ. Press, **2006**. – 49 p.
- Bardossy A.** Notes on the robustness of kriging systems // Math. Geology. – **1988**. – V. 20, № 3. – P. 189-203.
- Barnsley M.F.** SuperFractals: Patterns of Nature. – N.Y.: Cambridge Univ. Press, **2006**. – 464 p.
- Barrow J.** The Constants of Nature: From Alpha to Omega – the Numbers That Encode the Deepest Secrets of the Universe. – London: Jonathan Cape, **2002**. – 368 p.

- Barrow J.D., Webb J.K.** Inconstant Constants. Do the inner workings of nature change with time? // *Scientific American*. – 2005. – V. 292, № 6. – P. 32-39.
- Bartsev S.I., Degermendzhi A.G., Erokhin D.V.** Principle of the worst scenario in the modeling past and future of biosphere dynamics // *Ecol. Modelling*. – 2008. – V. 216, № 2. – P. 160-171.
- Bassingthwaighte J.B.** Physiological heterogeneity: Fractals link determinism and randomness in structure and function // *News in Physiolog. Sci.* – 1988. – V. 3. – P. 5-10.
- Bayes T.** Studies in the history of probability and statistics. IX. Thomas Bayes's essay towards solving a problem in the doctrine of chances (Reproduced from *Philos. Trans. London*, 1763, 53), with a biographical note G.A. Barnard // *Biometrika*. – 1958. – V. 45, № 3-4. – P. 296-315.
- Bazilevich N.I., Tishkov A.A.** A conceptual-balance model of chemical element cycles in a mesotrophic bog ecosystem // *Ecosystem Dynamics in Freshwater Wetlands and Shallow Water Bodies* / Ed. by D.O. Logofet, N.K. Luckyanov. – M.: UNEP/ SCOPE, USSR Academy of Sciences, 1982. – V. 2. – P. 236-272.
- Beamish R.J., Noakes D.J., Noakes D.L.G., Beamish F.W.H.** William Edwin Ricker, OC, FRSC, LLD, DSc // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2003. – V. 60. – P. III-V.
- Beck M.B.** Preface // *Environmental Foresight and Models: A Manifesto* / Ed. by M.B. Beck – Amsterdam et al.: Elsevier Sci., 2002a. – P. XIII-XVI.
- Beck M.B.** We have a problem // *Environmental Foresight and Models: A Manifesto* / Ed. by M.B. Beck – Amsterdam et al.: Elsevier Sci., 2002b. – P. 11-33.
- Beck M.B.** The Manifesto // *Environmental Foresight and Models: A Manifesto* / Ed. by M.B. Beck – Amsterdam et al.: Elsevier Sci., 2002c. – P. 61-94.
- Beddington J.R.** Age distribution and the stability of simple discrete time population models // *J. Theor. Biol.* – 1974. – V. 47, № 1. – P. 65-74.
- Beddington J.R.** Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // *J. Anim. Ecol.* 1975. – V. 44, № 1. – P. 331-340.
- Begon M.E., Harper J.L., Townsend C.R.** *Ökologie*. – Heidelberg; Berlin: Spektrum Akad. Verlag, 1998. – 756 S.
- Bellman R.E.** *Dynamic Programming*. – N.Y.: Dover Pubns, 2003. – 340 p.
- Berdnikov S.V., Selyutin V.V., Vasilchenko V.V., Caddy J.F.** A mathematical model of the marine food web and its use in simulation of the biological invasion into Black and Azov Seas // *Books of abstracts of the conference "Environmental Mathematical Modeling and Numerical Analysis" (EMMNA'99)*, Rostov-on-Don, May 24-31, 1999. – Ростов-на-Дону: РГУ, 1999. – P. 3-13.
- Berezovskaya F., Karev G., Arditi R.** Parametric analysis of the ratio-dependent predator-prey model // *J. Math. Biol.* – 2001. – V. 43. – P. 221-246.
- Berezovskaya F.S., Karev G.P., Kisliuk O.S. et al.** Fractal approach to computer-analytical modeling of tree crown // *J. Trees*. – 1997. – V. 11. – P. 323-327.
- Bernardelli H.F.** Population waves // *J. of the Burma Res. Soc.* – 1941. – V. 31, № 1. – P. 1-18.
- Berntson G.M., Stoll P.** Correcting for finite spatial scales of self-similarity when calculating the fractal dimensions of real-world structures // *Proc. R. Soc. Lond.* – 1997. – V. B-264. – P. 1531-1537.
- Berrio L.M.G., Gonzalez-Olivares E., Gonzalez-Yañez B.** The May-Holling-Tanner predation model with Allee effect on prey // *International Symposium on Mathematical and Computational Biology (BIOMAT 2007, 24-29 November)*. – Buzios (Brazil), 2007. – CP28. – [http://www.biomat.org/biomat7/program\\_2007.html](http://www.biomat.org/biomat7/program_2007.html).

- Berryman A.A.** Principles of Population Dynamics and Their Application. – Cheltenham (UK): Stanley Thornes Publ., **1999**. – 243 p.
- Bertalanffy L. von.** Theoretische Biologie. Band 1: Allgemeine Theorie, Physikochemie, Aufbau und Entwicklung des Organismus. Band 2: Stoffwechsel, Wachstum. – Berlin-Zehlendorf: Gebr. Borntraeger, **1932**. – Bd. 1. – 349 S.; **1942**. – Bd. 2. – 363 S.
- Bertalanffy L. von.** Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. – **1964**. – V. 9, № 1-4. – P. 5-37.
- Betti E.** Teoria Generale della Interpretazione. 2 Vols. – Milano: Giuffrè, **1955**. – 982 p.
- Beverton R.J.H.** Raymond J.H. Beverton Lectures at Woods Hole, Massachusetts: Three Lectures on Fisheries Science Given May 2-3, 1994 / Ed. by Anderson E.D. – Massachusetts: Commerce Dept.; NOAA; Nat. Marine Fish. Service, **2002**. – 167 p.
- Beverton R.J.H., Holt S.J.** On the Dynamics of Exploited Fish Populations (Reprint, **1957**). – Caldwell (NJ): Blackburn Press, **2005**. – 533 p. (Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. – М.: Пищ. пром-сть, **1969**. – 248 с.).
- Biometrisches Wörterbuch. Bd 1, 2. – Berlin: Deutsche Landwirtschaftsverlag, **1968**. – 1047 S.
- Biosfera. 11. Pensar la biosfera. Index. – Barcelona: Enciclopedia Catalana, S.A., **1998**. – 299 p.
- Bjorksten T.A., Fowler K., Pomiakowski A.** What does sexual trait FA tell us about stress? // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – **2000**. – V. 15. – P. 163-166.
- Bliss C.J.** Statistics in Biology. – N.Y.: McGraw-Hill. – **1967**. – V. 1. – 558 p.; – **1970**. – V. 2. – 369 p.
- Bloomfield P.** Fourier Analysis of Time Series. An Introduction / 2<sup>nd</sup> Ed. – N.Y.: John Wiley & Sons, **2000**. – 288 p.
- Bock W., Salski A.** A fuzzy knowledge-based model of population dynamics of the Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in a beech forest // Ecol. Modelling. – **1998**. – V. 108. – P. 155-161.
- Bokma F.** Evidence against universal metabolic allometry // Funct. Ecol. – **2004**. – V. 18. – P. 184-187.
- Bolshakov V.N., Kryazhimskii F.V.** Ecology of populations and communities // Our Fragile World. Challenges and Opportunities for Sustainable Development. V. 2. – Oxford: EOLSS Publ. Co, **2001**. – P. 1313-1326.
- Bombelli R.** L'Algebra. Opera di Rafael Bombelli da Bologna, Libri IV e V comprendenti «La parte geometrica» inedita: Tratta dal manoscritto B. 1569: Pubblicata a cura di E. Bortolotti. – Bologna: Nicola Zanichelli, **1929**. – 303 s.
- Borda-de-Agua L., Hubbell S. P., McAllister M.** Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis // Amer. Naturalist. – **2002**. – V. 159. – P. 138-155.
- Borges J.-L.** El idioma analítico de John Wilkins // Otras inquisiciones. – Buenos-Aires: Sur, **1952**. – p. 121-125. [Борхес Х.Л. Аналитический язык Джона Уилкинса / Пер. с исп. Е. Лысенко. – **2004**. – <http://rusland.bip.ru/library/global.phtml?mode=10&dirname=borges&filename=jlb14018.phtml>].
- Borshchev A., Filippov A.** From system dynamics and discrete event to practical agent based modeling: reasons, techniques, tools // The 22<sup>nd</sup> International Conference of the System Dynamics Society. – Oxford (England): System Dynamics Society, **2004**. – 22 p. – [http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS\\_2004/PAPERS/381\\_BORSH.pdf](http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS_2004/PAPERS/381_BORSH.pdf).
- Bossel H.** Modeling and Simulation. – Wellesley (MA); Wiesbaden: A.K. Peters, Vieweg Braunschweig, **1994**. – 484 p. + diskette (with SIMPAS simulation software and systems zoo with 50 models).

- Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R.** Some ecological consequences of a computer model of forest growth // *J. Ecol.* – **1972.** – V. 60. – P. 849-872.
- Box G.E.P.** Robustness in scientific model building // *Robustness in Statistics* / Ed. by Launer R.L., Wilkinson G.N. – N.Y.: Acad. Press, **1979.** – P. 201-236.
- Bradbury R.H., Reichelt R.E.** Fractal dimension of a coral reef at ecological scales // *Mar Ecol. Prog. Ser.* – **1983.** – V. 10. – P. 169-171.
- Bradbury R.H., Reichelt R.E., Green D.G.** Fractals in ecology: methods and interpretation // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – **1984.** – V. 14. – P. 295-296.
- Bradbury R.H., Van der Laan J.D., Green D.G.** The idea of complexity in ecology // *Senckenbergiana maritime.* – **1996.** – V. 27. – P. 89-96.
- Breder C.M. Jr.** The locomotion of fishes // *Zoologica.* – **1926.** – V. 4. – P. 159-191, 291-293.
- Breder C.M. Jr.** Studies on social groupings in fishes // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* – **1959.** – V. 117, № 3. – P. 397-481.
- Breder C.M. Jr.** Atlantis Expedition, 1934 / Ed. by Cantillo A.Y. et al. – Silver Spring (MD) et al.: Woods Hole Oceanographic Inst., **2004.** – 40 p.
- Breder C.M. Jr., Nigrelli R.F.** The influence of temperature and other factors on the winter aggregations of the sunfish, *Lepomis auritus*, with critical remarks on the social behavior of fishes // *Ecology.* – **1935.** – V. 16, № 1. – P. 33-47.
- Bremermann H.J.** Mathematische Modells von biologischen Systemen // *Bull. Soc. Fribourg. Sci. Natur.* – **1971.** – V. 6, № 2. – S. 112-113.
- Broadbent S.R., Hammersley J.M.** Percolation processes. I. Crystals and mazes // *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society.* – **1957.** – V. 53. – P. 629-641
- Brooks F.P., Jr.** The Mythical Man-Month (Essays on Software Engineering) / 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: Addison-Wesley Professional, **1995.** – 336 p.
- Brown J.H., Gibson A.C.** Biogeography. – St. Louis (USA): Mosby, **1983.** – 643 p.
- Brown J.H., Gupta V.K., Li B.-L. et al.** The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* – **2002.** – V. B-357. – P. 619-626.
- Brown J.H., Sax D.F.** An essay on some topics concerning invasive species // *Austral Ecol.* – **2004.** – V. 29. – P. 530-536.
- Brown J.H., West, G.B., Enquist B.J.** Yes, West, Brown and Enquist's model of allometric scaling is both mathematically correct and biologically relevant // *Functional Ecol.* – **2005.** – V. 19. – P. 735-738.
- Budilova E.V., Drogalina J.A., Teriokhin A.T.** Principal trends in modern ecology and its mathematical tools: an analysis of publications // *Scientometrics.* – **1997.** – V. 39, № 2. – P. 147-157.
- Budilova E.V., Teriokhin A.T.** A bibliographic data base // *Neural Networks and Neurocomputers. IEEE Symposium on Neuroinformatics and Neurocomputers.* – Rostov-on-Don; N.Y.: Inst. of Electrical and Electronics Engineers, **1992.** – V. 2. – P. 1125-1126.
- Budyko M.I., Golitsyn G.S., Izrael Y.A.** Global Climatic Catastrophes. – N.Y.: Springer, **1988.** – 99 p.
- Bunnell F.L.** Theological ecology or models and real world // *Forest. Chron.* – **1973a.** – V. 49, № 1. – P. 167-171.
- Bunnell F.L.** Computer Simulation of Nutrient and Lemming Cycles in an Arctic Tundra Wet Meadow Ecosystem / Ph.D. dissertation. – Berkeley: Univ. of California, **1973b.** – 312 p.
- Bunnell F.L., Dowding P.** ABISKO – a generalized decomposition model for comparisons between tundra sites // *Soil Organisms and Decomposition in Tundra: Proceedings of the Microbiology, Decomposition and Invertebrate Working Groups Meeting, University of*

- Alaska, Fairbanks, Alaska, USA, August 1973. – Stockholm: Tundra Biome Steering Committee, **1974**. – P. 227-247.
- Bunnell F.L., Scoullar K.A.** ABISKO-II. A computer simulation model of carbon flux in tundra ecosystems. Structure and function of tundra ecosystems // *Ecol. Bull.* – **1975**. – V. 20. – P. 425-448.
- Bunnell F.L., Scoullar K.A.** Between-site comparisons of carbon flux in tundra by using simulation models // *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis (International Biological Programme; 25)*. – N.Y.: Cambridge Univ. Press, **1981**. – P. 685-715.
- Burgin G.H.** In Memoriam: Dr. Lawrence J. Fogel // *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*. – **2007**. – V. 11, № 3. – P. 290-293.
- Camazine S., Deneubourg J.-L., Franks N. et al.** Self-Organization in Biological Systems. – Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, **2003**. – 560 p.
- Campbell R.C.** Statistics for Biologists. – L.: Cambridge Univ. Press, **1974**. – 585 p.
- Cao G.** The definition of the niche by fuzzy set theory // *Ecol. Modelling*. – **1995**. – V. 77. – P. 65-71.
- Carpenter S., Walker B., Anderies J.M., Abel N.** From metaphor to measurement: resilience of what to what? // *Ecosystems*. – **2001**. – V. 4. – P. 765-781.
- Carrasco-Espinoza P., Mena-Lorca J., González-Olivares E.** Qualitative analysis of continuous predator-prey model considering the Allee effect and Malthusian growth on prey // *International Symposium on Mathematical and Computational Biology (BIOMAT 2007, 24-29 November)*. – Buzios (Brazil), **2007**. – PS-2.35. – [http://www.biomat.org/biomat7/program\\_2007.html](http://www.biomat.org/biomat7/program_2007.html).
- Carter W.** Royal Norton Chapman // *Science. New Series*. – **1940**. – V. 91, № 2359. – P. 255-256.
- Caswell H.** Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. – Sunderland (MA): Sinauer Associates, **1989**. – 328 p. [2<sup>nd</sup> ed., 2001].
- Chalupsky H., MacGregor R.** STELLA – a Lisp-like language for symbolic programming with delivery in Common Lisp, C++ and Java // *Proc. of the 1999 Lisp User Group Meeting*. – Berkeley (CA): Franz Inc., **1999**. – 8 p. – <http://www.isi.edu/isd/LOOM/Stella/index.html>.
- Chapman D.G.** Statistical problems in population dynamics // *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. – Berkeley (California): Univ. of California Press, **1961**. – P. 153-168.
- Chapman R.N.** Animal Ecology, with Especial Reference to Insects. – N.Y.; London: McGraw-Hill, **1931**. – 464 p.
- Chapman S.B.** Production ecology and nutrient budgets // *Methods in Plant Ecology*. – Oxford: Blackwell Sci. Publ., **1976**. – P. 157-228.
- Chaui-Berlinck J.G.** A critical understanding of the fractal model of metabolic scaling // *J. Exp. Biol.* – **2006**. – V. 209. – P. 3045-3054.
- Chertov O.G., Komarov A.S.** SOMM: a model of soil organic matter dynamics // *Ecol. Modelling*. – **1997**. – V. 94. – P. 177-189.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Karev G.P.** Modern Approaches in Forest Ecosystem Modeling. – Leiden et al.: Brill, **1999**. – 116 p.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Mikhailov A. et al.** Geovisualization of forest simulation modelling results: a case study of carbon sequestration and biodiversity // *Computers and Electronics in Agriculture*. – **2005**. – V. 49. – P. 175-191.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A. et al.** ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // *Ecol. Modelling*. – **2001**. – V. 138. – P. 289-308.

- Chitty D.** Population process in the vole and their relevance to general theory // *Canad. J. Zool.* – 1960. – V. 38, № 1. – P. 99-113.
- Christensen V., Walters C.J., Pauly D.** *Ecopath and Ecosim: a User's Guide.* – Vancouver: Univ. British Columbia, 2000. – 130 p.
- Christian J.J.** Population density and reproductive efficiency // *Biol. Reprod.* – 1971. – V. 4, № 3. – P. 248-294.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V.** Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous-broadleaved forests // *Ecol. Modelling.* – 2003. – V. 170. – P. 345-361.
- Clark J.S., Carpenter S.R., Barber M. et al.** Ecological forecast: An emerging imperative // *Science.* – 2001. – № 293. – P. 657-660.
- Cole J.J., Carpenter S.R., Pace M.L. et al.** Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon // *Ecol. Letters.* – 2006. – V. 9, № 5. – P. 558-568.
- Cole L.C.** A theory for analyses contagiously distributed populations // *Ecology.* – 1946. – V. 27, № 4. – P. 329-341.
- Cole L.C.** The measurement of interspecific association // *Ecology.* – 1949. – V. 30, № 4. – P. 411-424.
- Cole L.C.** The population consequences of life history phenomena // *Q. Rev. Biol.* – 1954. – V. 29. – P. 103-137.
- Coleman D.C., Swift D.M., Mitchell J.E.** A brief history of the USIBP Grasslands Biome program and its impacts on scientific research in North America // *Rangelands.* – 2004. – V. 26, № 4. – P. 8-15
- Collier J.D.** Critical notice: Paul Thompson, *The Structure of Biological Theories* // *Canad. J. of Philosophy.* – 1992. – V. 22. – P. 287-298.
- Connell J.H., Slatyer R.O.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Amer. Naturalist.* – 1977. – V. 111. – P. 1119-1144.
- Costanza R.** Star Trek, Ecotopia, Big Government or Mad Max? // *Futurist.* – 1999. – № 2. – P. 23-38.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R. et al.** The value of the world's ecosystem services and natural capital // *Nature.* – 1997. – V. 387. – P. 253-260. [рус. перевод: Костанца Р. и др. Стоимость мировых экосистемных услуг и природного капитала / Пер. с англ. А.Г. Розенберг // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. – 2011. – Т. 20, № 1. – С. 184-193].
- Costanza R., Daly H.E.** Natural capital and sustainable development // *Conservation Biol.* – 1992. – V. 6. – P. 37-46.
- Costanza R., Neill C., Leibowitz S.G. et al.** Ecological models of the Mississippi Deltaic Plain Region: data collection and presentation. – Washington (DC): FWS/OBS-82/68, U.S. Fish and Wildlife Service, Division of Biological Services, 1983. – 342 p.
- Costanza R., Sklar F.H.** Articulation, accuracy and effectiveness of mathematical models: a review of freshwater wetland applications // *Ecol. Modelling.* – 1985. – V. 27. – P. 45-68.
- Cottenie K., De Meester L.** Comment to Oksanen (2001): reconciling Oksanen (2001) and Hurlbert (1984) // *Oikos.* – 2003. – V. 100. – P. 394-396.
- Creed R.P. Jr., Miller J.R.** Interpreting animal wall-following behavior // *Experientia.* – 1990. – V. 46. – P. 758-761.
- Crowcroft P.** *Elton's Ecologists: A History of the Bureau of Animal Population.* – Chicago: Univ. Chicago Press, 1991. – 198 p.

- Csetenyi A.I., Logofet D.O.** Leslie model revisited: Some generalizations for block structures // *Ecol. Modelling*. – 1989. – V. 48. – P. 277-290.
- Cunningham G.L., Reynolds J.F.** A simulation model of primary production and carbon allocation in the creosotebush (*Larrea tridentata* [DC] Cov.) // *Ecology*. – 1978. – V. 59, № 1. – P. 37-52.
- Cushing J.M., Costantino R.F., Dennis B. et al.** Chaos in Ecology: Experimental Nonlinear Dynamics. – San Diego (California): Academic Press, 2003. – 225 p.
- Dagnelie P.** Quelques méthodes statistiques d'étude de l'homogénéité et de caractérisation de la végétation // *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*. – Paris: UNESCO, 1968. – P. 481-486.
- Damuth J.D.** Population density and body size in mammals // *Nature*. – 1981. – V. 290. – P. 699-700.
- Davis H.G., Taylor C.M., Civille J.C., Strong D.R.** An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary // *J. Ecol.* – 2004. – V. 92. – P. 321-327.
- Davis R., King J.** The origin of rule-based systems in AI // *Rule Based Expert Systems: The MYCIN Experiments of the Stanford Heuristic Programming Project* / Ed. by G. Buchanan, E.H. Shortliffe. – Reading (MA): Addison-Wesley, 1984. – P. 20-52.
- DeAngelis D.L.** Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs. – London: Chapman and Hall, 1992. – 270 p.
- DeAngelis D.L., Goldstein R.A., O'Neill R.V.** A model for trophic interaction // *Ecology*. – 1975. – V. 56, № 4. – P. 881-892.
- DeAngelis D.L., Mooij W.M.** Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes // *Annual Reviews of Ecology and Evolutionary Systematics*. – 2005. – V. 36. – P. 147-168.
- Debussche M., Gordon M., Lepart J., Romane F.** An account of the use of a transition matrix // *Agro-Ecosyst.* – 1977. – V. 3, № 2. – P. 81-92.
- Degermendzhi A.** The theory of microorganism coexistence in continuous-flow systems and autostabilization of density-dependent growth-controlling factors: theory, theorems and experiments // *ECEM'07: The 6<sup>th</sup> European Conference on Ecological Modelling "Challenges for Ecological Modelling in a Changing World: Global Changes, Sustainability and Ecosystem Based Management"*, Trieste (Italy). November, 27-30, 2007. – Trieste (Italy): Istituto Nazionale di Oceanografia e di Geofisica Sperimentale, 2007. – P. 135-136.
- Degermendzhi A., Bartsev S., Erokhin D.** Forecast of biosphere dynamics using small-scale models // *ECEM'07: The 6<sup>th</sup> European Conference on Ecological Modelling "Challenges for Ecological Modelling in a Changing World: Global Changes, Sustainability and Ecosystem Based Management"*, Trieste (Italy). November, 27-30, 2007. – Trieste (Italy): Istituto Nazionale di Oceanografia e di Geofisica Sperimentale, 2007. – P. 137-138.
- Degermendzhi N.N.** Cost-effectiveness model of water ecosystem self-purification // *ECEM'07: The 6<sup>th</sup> European Conference on Ecological Modelling "Challenges for Ecological Modelling in a Changing World: Global Changes, Sustainability and Ecosystem Based Management"*, Trieste (Italy). November, 27-30, 2007. – Trieste (Italy): Istituto Nazionale di Oceanografia e di Geofisica Sperimentale, 2007. – P. 139-140.
- De Jong G.F., Waltz D.L.** Understanding novel language // *Computational Linguistics* / Ed. by N. Cercone. – Oxford (UK): Pergamon Press, 1983. – p. 131-147.
- De Jong K.A.** Genetic algorithms: A 10 year perspective // *Proceedings of the 1<sup>st</sup> International Conference on Genetic Algorithms*. – Pittsburgh (PA): Lawrence Erlbaum Associates, 1985. – P. 169-177.

- De Jong K.A.** An Introduction to evolutionary computation and its applications // *Fuzzy Days*. – 1994. – V. 2. – P. 323-331
- Delignieres D., Ramdani S., Lemoine L. et al.** Fractal analyses for «short» time series: A re-assessment of classical methods // *J. of Math. Psychology*. – 2006. – V. 50. – P. 525-544.
- Deneubourg J.-L., Grégoire J.-C., Le Fort E.** Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae) // *J. Insect Behav.* – 1990. – V. 3. – P. 169-182.
- Denmead J.K.** Accuracy without precision – an introduction to the analogue computer // *Mathematical Models in Ecology*. – Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1972. – P. 215-235.
- Dennis B.** Allee effects and stochastic populations // *Oikos*. – 2002. – V. 96. – P. 389-401.
- Dennis B., Desharnais R., Cushing J., Costantino R.** Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical methods, and biological experiments // *Ecol. Monogr.* – 1995. – V. 65, № 3. – P. 261-281.
- Deutschman D.H., Levin S.A., Devine C., Buttell L.A.** Scaling from trees to forests: analysis of a complex simulation model // *Science*. – 1997. – V. 277, № 5332. – P. 1684. – <http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm>.
- Deutschman D.H., Levin S.A., Pacala S.W.** Error propagation in a forest succession model: the role of fine-scale heterogeneity in light // *Ecology*. – 1999. – V. 80. – P. 1927-1943.
- Deutschman D.H., Devine C., Buttell L.A.** The role of visualization in understanding a complex forest simulation model // *Computer Graphics*. – 2000. – V. 34, № 1. – P. 51-55.
- Diamond P.** Fuzzy kriging // *Fuzzy Sets and Systems*. – 1989. – V. 33, № 3. – P. 315-332.
- Dice L.R.** Measures of the amount of ecological association between species // *Ecology*. – 1945. – V. 267. – P. 297-392.
- Diggle P.J.** A spatial stochastic model of inter-plant competition // *J. Appl. Probab.* – 1976. – V. 13, № 4. – P. 662-671.
- Dodds P.S., Rothman D.H., Weitz J.S.** Re-examination of the «3/4 law» of metabolism // *J. Theor. Biol.* – 2001. – V. 209. – P. 9-27.
- Dorta R., Rabinovich J.E.** ECOL: a computer language for ecological simulations with an example from pest population management // *Systems Analysis and Modelling Approaches in environment systems*. – Warsaw: Pol. Acad. Sci. Publ., 1974. – P. 133-160.
- Dawkins R.** *The Selfish Gene*. – Oxford (England): Oxford Univ. Press, 1976. – 224 с. [Докинз Р. Эгоистичный ген. – М.: Мир, 1993. – 317 с.]
- Draper N.R., Smith H.** *Applied Regression Analysis* / 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: Wiley, 1967. – 407 p. [Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. В 2-х кн. – М.: Финансы и статистика, 2007. – Кн. 1. – 366 с.; Кн. 2. – 352 с.]
- Dupré J.** Review of Rosenberg's "Instrumental Biology or the Disunity of Science" // *Canadian Philosophical Rev.* – 1995. – V. 15. – P. 283-285.
- Durbin J., Watson G.S.** Testing for serial correlation in least squares regression, I // *Biometrika*. – 1950. – V. 37. – P. 409-428.
- Durbin J., Watson G.S.** Testing for serial correlation in least squares regression, II // *Biometrika*. – 1951. – V. 38. – P. 159-179.
- Efron B.** Bootstrap methods: another look at the jackknife // *Ann. Statist.* – 1979. – V. 7, № 1. – P. 1-26.
- Efroymson M.A.** Multiple regression analysis // *Mathematical Methods for Digital Computers* / Ed. by Ralson A., Wilf H.S. – N.Y.: Wiley, 1960. – P. 191-203.
- Eke A., Herman P., Bassingthwaighte J.B. et al.** Fractal analysis of physiological time series // *Eur. J. Physiol.* – 2000. – V. 439. – P. 403-415.



- Eldredge N., Gould S.J.** Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in Paleobiology* / Ed. by T.J.M. Schopf. – San Francisco: Freeman Cooper, **1972**. – P. 82-115. (Reprinted in: Eldredge N. *Time Frames*. – Princeton: Princeton Univ. Press, **1985**).
- Ellenberg H.** Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten // *Ber. Deut. Botan. Ges.* – **1953**. – Bd. 65. – S. 351-362.
- Elton C.S.** Periodic fluctuations in the number of animals: Their causes and effects // *Brit. J. Exp. Biol.* – **1924**. – V. 2. – P. 119-163.
- Elton C.S.** *Animal Ecology*. – London: Sidgwick & Jackson, **1927**. – 209 p.
- Elton C.S.** *Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics*. – London: Oxford Univ. Press, **1942**. – 496 p.
- Embrechts P., Maejima M.** *Self-similar Processes*. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **2002**. – 152 p.
- Encyclopedia of Computer Science* / 4<sup>th</sup> ed. / Ed. by A. Ralston et al. – N.Y.: Grove's Dictionaries, **2000**. – 2034 p.
- Environmental Foresight and Models: A Manifesto* / Ed. by M.B. Beck – Amsterdam et al.: Elsevier Sci., **2002**. – 490 p. (Ser. *Developments in Environmental Modelling*).
- Eskov V.M., Filatova O.E.** Computer diagnostics of the compartmentation of dynamic systems // *Measurement Techniques*. – **1994**. – V. 37, № 1. – P. 114-119.
- Fassò A.** Statistical sensitivity analysis and water quality // *Recreational Beaches: Statistical Framework for Water Quality Criteria and Monitoring*. – N.Y.: Wiley, **2006**. (GRASPA Working Paper n. 23). – <http://www.graspa.org/allegatiWP>.
- Fassò A., Esposito A., Porcu E. et al.** Nonlinear Multivariate Statistical Sensitivity Analysis of Environmental Models with Application on Heavy Metals Adsorption from Contaminated Wastewater. – **2002**. – <http://ingegneria.unibg.it/fasso>.
- Fath B., Jørgensen S.E.** *Fundamentals of Ecological Modelling. Applications in Environmental Management and Research*. – Amsterdam et al.: Elsevier, **2011**. – 350 p.
- Fath B.D., Jørgensen S.E., Patten B.C., Straškraba M.** Ecosystem growth and development // *BioSystems*. – **2004**. – V. 77. – P. 213-228.
- Faubert P., Lindner M., Thürig E. et al.** Comparison of soil carbon stocks and stock changes simulated with four soil models // Meyer J., Vilén T., Peltoniemi M. et al. *Uncertainty Estimate of the National Level Biomass and Soil Carbon Stock and Stock Change*. – Graz (Austria): Joanneum research, **2005**. – P. 31-57.
- Feigenbaum M.J.** Universal behavior in nonlinear systems // *Los Alamos Science*. – **1980**. – V. 1, № 1. – P. 4-27.
- Ferber J.** *Multi-Agent Systems: An Introduction to Distributed Artificial Intelligence*. – N.Y.: Addison-Wesley, **1999**. – 512 p.
- Final Program for the 49<sup>th</sup> Annual Meeting of the American Institute of Biological Sciences*. – Baltimore (Maryland): AIBS, **1998**. – 278 p.
- Fisher R.A.** *Statistical Methods for Research Workers* / 2<sup>nd</sup> ed. – Edinburgh: Oliver and Boyd, **1925**. – 269 p.\*
- Fisher R.A.** The wave of advance of advantageous genes // *Ann. Eugenics*. – **1937**. – V. 7. – P. 353-369.
- Fishwick P.** *Simulation Model Design and Execution: Building Digital Worlds*. – N.Y.: Prentice Hall, **1995**. – 432 p.
- Fleishman B.S.** Philosophy of systemology // *Cybernetica*. – **1976**. – V. 19, № 4. – P. 261-272.

\* Известно более 20 изданий этой книги.

- Fleishman B.S.** Stochastic theory of complex ecological systems // *Complex Ecology* / Ed. by B. Patten, S. Jorgenson. – Englewood Cliffs (New Jersey): Prentice Hall PTP; A. Simon & Schuster, **1995**. – P. 166-224.
- Florek K., Lukaszewicz J., Perkal J., Zubrzycki S.** Taksonomia Wroclawska // *Przeglad Antropol.* – **1951**. – V. 17. – P. 193-211.
- Fogel L.J.** Intelligence through Simulated Evolution: Forty Years of Evolutionary Programming. – N.Y.: Wiley, **1999**. – 162 p.
- Fogel L.J., Owens A.J., Walsh M.J.** Artificial Intelligence through Simulated Evolution. – N.Y.: John Wiley & Sons, Inc., **1966**. – 170 p.
- Forrester J.W.** *Industrial Dynamics*. – Waltham (MA): Pegasus Communications, **1961**. – 464 p.
- Forrester J.W.** *Urban Dynamics*. – Waltham (MA): Pegasus Communications, **1969**. – 285 p.
- Forrester J.W.** *World Dynamics*. – Waltham (MA): Pegasus Communications, **1971**. – 144 p.
- Forrester J.W.** *Collected Papers of Jay W. Forrester*. – Waltham (MA): Pegasus Communications, **1975**. – 284 p.
- Forrester J.W.** System dynamics and the lessons of 35 years // *The Systemic Basis of Policy Making in the 1990s* / Ed. by De Greene K.B. – Massachusetts: Sloan School of Management MIT, **1991**. – 35 p. – <http://sysdyn.clexchange.org/sdep/papers/D-4224-4.pdf>.
- Forrester J.W.** System Dynamics: the Foundation under Systems Thinking [HTML format]. – Sloan School of Management MIT, **1999**. – <http://sysdyn.clexchange.org/sdep/papers/D-4828.html>.
- Fourcassie V., Coughlin D., Trainello J.F.A.** Fractal analysis of search behavior in ants // *Naturwissenschaften*. – **1992**. – V. 79. – P. 87-89.
- Frisman E.Y., Last E.V., Skaletskaya E.I.** Population dynamics of harvested species with complex age structure (for Pacific salmon fish stocks as an example) // *Ecol. Modelling*. – **2006**. – V. 198. – P. 463-472.
- Frisman E.Y., Skaletskaya E.I.** A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur-seal herd // *Ecol. Modelling*. – **1982**. – V. 16. – P. 151-172.
- Fritts H.C., Blasing T.J., Hayden B.P., Kutzbach J.E.** Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate // *J. Appl. Meteorol.* – **1971**. – V. 10, № 5. – P. 845-864.
- Fritts H.C., Wu X.** A comparison between response-function analysis and other regression techniques // *Treering Bull.* – **1986**. – V. 46. – P. 31-46.
- Fuzzy Logic in Ecological Modeling / Ed. by Salski A., Franzle O., Kandzia P. // *Ecol. Modelling* (Special Issue). – **1996**. – V. 85. – P. 1-98.
- Fuzzy Logic in Environmental Sciences: A Bibliography. – URL. – [http://www.chebucto.ns.ca/Science/AIMET/fuzzy\\_environment/](http://www.chebucto.ns.ca/Science/AIMET/fuzzy_environment/).
- Fuzzy Modelling in Ecology / Ed. Li B.-L. // *Ecol. Modelling*. (Special Issue). – **1996**. – V. 90, № 2. – P. 1-96.
- Fuzzy Modelling: Paradigms and Practice / Ed. by Pedrycz W. – Boston: Kluwer Acad. Publ., **1996**. – 416 p. (Series: International Series in Intelligent Technologies, V. 7).
- Gabor D.** Cybernetics and the future of industrial civilization // *J. Cybernetics*. – **1971**. – V. 2, № 1. – P. 1-4.
- Gabriel J.-P., Saucy F., Bersier L.-F.** Paradoxes in the logistic equation // *Ecol. Modelling*. – **2005**. – V. 185. – P. 147-151.
- Garfinkel D.** Digital computer simulation of ecological systems // *Nature*. – **1962**. – V. 194, № 4831. – P. 856-857.

- Garifullin M., Borshchev A., Popkov T.** Using anylogic and agent-based approach to model consumer market. – 2007. – <http://www.xjtek.com/support/download/papers/>.
- Gasparski W.** On praxiology of preparatory actions // *Int. J. of General Systems*. – 1987. – № 13. – P. 345-353.
- Gauch H.G.** ORDIFLEX a Flexible Computer Program for Four Ordination techniques: Weighted Averages, Polar ordination, Principal Component Analysis and Reciprocal Averaging: Release B. – Ithaca; N.Y.: Cornell Univ., 1977. – 195 p.
- Gauch H.G.** *Multivariate Analysis in Community Ecology*. – Cambridge: Univ. Press, 1982. – 314 p.
- Gause G.F.** Experimental studies of the struggle for existence // *J. Exp. Biol.* – 1932. – V. 9, № 4. – P. 389-402.
- Gause G.F.** Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of struggle for existence // *Science*. – 1934a. – V. 79. – P. 16-17.
- Gause G.F.** *The Struggle for Existence*. – Baltimore: The Williams & Wilkins Co., 1934b. – 163 p. (Reprint. – N.Y.: Dover Publ., 1971. – 163 p.).
- Gause G.F.** Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals // *J. Exp. Biol.* – 1935. – V. 12, № 1. – P. 44-48.
- Gautestad A.O., Mysterud I.** Physical and biological mechanisms in animal movement processes // *J. Appl. Ecol.* – 1993. – V. 30. – P. 523-535.
- Gautestad A.O., Mysterud I.** Are home ranges fractals? A comment to: Loehle, C. 1990. Home range: a fractal approach / *Landscape Ecology* 5: 39-52 // *Landscape Ecol.* – 1994a. – V. 9, № 2. – P. 143-146.
- Gautestad A.O., Mysterud I.** Fractal analysis of population ranges: methodological problems and challenges // *Oikos*. – 1994b. – V. 69. – P. 154-157.
- Gelovani V.A., Dubovsky S.V., Yurchenko V.V.** Methodological problems in global models // *Simulation*. – 1979. – V. 33, № 1. – P. 19-23.
- Getz W.M.** A hypothesis regarding the abruptness of density dependence and the growth rate of populations // *Ecology*. – 1996. – V. 77. – 2014-2026.
- Getz W.M.** An introspection on the art of modeling in population ecology // *BioScience*. – 1998. – V. 48. – P. 540-552.
- Getz W.M., Haight R.C.** *Population Harvesting: Demographic Models of Fish, Forest and Animal Resources*. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, 1989. – 391 p.
- Gilbert E.N.** Random graphs // *Ann. Math. Statistics*. – 1959. – V. 30, № 4. – P. 1141-1144.
- Gilbert R.O.** *Statistical Methods for Environmental Pollution Monitoring*. – Reinhold: Van Nostrand, 1987. – 320 p.
- Gillman M.** *An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution: Time and Space* / 2<sup>nd</sup> ed. – Oxford et al.: Wiley-Blackwell, 2009. – 158 p. (Ser. Ecological methods and concepts).
- Gillman M.P., Dodd M.E.** The variability of orchid population size // *Bot. J. Linnean Soc.* – 1998. – V. 126, № 1-2. – P. 65-74.
- Gillooly J.F., Allen A.P., Brown J.H., West G.B.** The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock // *Proc. National Acad. of Sci. USA*. – 2005. – V. 102. – P. 140-145.
- Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B. et al.** Effects of size and temperature on metabolic rate // *Science*. – 2001. – V. 293. – P. 2248-2251.
- Gillooly J.F., Charnov E.L., West G.B. et al.** Effects of size and temperature on developmental time // *Nature*. – 2002. – V. 417. – P. 70-73.

- Gilpin M.E.** Do hares eat lynx? // Amer. Naturalist. – 1973. – V. 107, № 957. – P. 727-730. [рус. перевод: Гилпин М. Едят ли зайцы рысей? / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. – 2010. – Т. 19, № 3. – С. 177-179.].
- Gilpin M.E.** Group Selection in Predator–Prey Communities. – N.Y.; Princeton: Princeton Univ. Press, 1975. – 124 p. (Monographs in Population Biology. V. 9).
- Ginzburg L.** The theory of population dynamics: 1. Back to first principles // J. Theoretical Biol. – 1986. – V. 122. – P. 385-399.
- Ginzburg L.** Evolutionary consequences of basic growth equations // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – 1992a. – V. 7, № 4. – P. 133.
- Ginzburg L.** Reply from L. Ginzburg // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – 1992b. – V. 7, № 9. – P. 316-317.
- Ginzburg L.** Reply from L. Ginzburg // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – 1993. – V. 8, № 2. – P. 70-71.
- Ginzburg L., Colyvan M.** Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow. – N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. – 184 p.
- Ginzburg L.R., Jensen C.X.J.** Rules of thumb for judging ecological theories // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – 2004. – V. 19, № 3. – P. 121-126.
- Glazier D.S.** Beyond the «3/4-power law»: variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals // Biol. Rev. – 2005. – V. 80. – P. 611-662.
- Gleason H.A.** On the relation between species and area // Ecology. – 1922. – V. 3. – P. 158-162.
- Gnauck A.H.** Time series analysis of water quality data // Process Modelling. – Berlin: Springer, 1999. – P. 509-525.
- Godron M.** Comparison of a species area curve with its model // Oecol. Plant. – 1971. – V. 6, № 2. – P. 189-195.
- Goel N.S., Maitra S.C., Montroll E.W.** On the Volterra and other nonlinear models of interacting populations // Rev. Modern Phys. – 1971. – V. 43, № 2, part 1. – P. 231-276.
- Goldberg D.E.** Genetic Algorithms for Search, Optimization, and Machine Learning. – Reading (MA): Addison-Wesley Professional, 1989. – 432 p.
- Goldberg D.E.** The Design of Innovation (Genetic Algorithms and Evolutionary Computation). – Norwell (Massachusetts): Kluwer Acad. Publ., 2002. – 272 p.
- Goldberg D.E., Holland J.H.** Genetic algorithms and machine learning // Machine Learning. – 1988. – V. 3. – P. 95-99.
- Goldstein R.A.** Reality and models: difficulties associated with applying general ecological models to specific situations // Lect. Notes Biomath. – 1977. – V. 13, № 1. – P. 207-215.
- Golub V.B., Mirkin B.M.** Grassland of the Lower Volga Valley // Folia Geobot. et Phytotax. – 1986. – V. 21, № 4. – P. 337-395.
- Gomatam J.** A new model for interacting populations two species systems // Bull. Math. Biol. – 1974. – V. 36. – P. 347-353.
- González-Olivares E., Meneses-Alcay H., Mena-Lorca J. et al.** Allee effect, emigration and immigration in a class of predator–prey models // International Symposium on Mathematical and Computational Biology (BIOMAT 2007, 24-29 November). – Buzios (Brazil), 2007. – CP18. – [http://www.biomat.org/biomat7/program\\_2007.html](http://www.biomat.org/biomat7/program_2007.html).
- Goodall D.W.** Bibliography of statistical plant sociology // Excerpta Botanica. Sect. B. Sociologica. – 1962. – V. 4, № 4. – P. 253-322.
- Goodall D.W.** Computer simulation of changes in vegetation subject to grazing // J. Ind. Bot. Soc. – 1967. – V. 46, № 4. – P. 356-362.

- Goodall D.W.** Building and testing ecosystem models // *Mathematical Models in Ecology*. 12<sup>th</sup> Symp. – Oxford: Blackwell Sci. Publ., **1972**. – P. 173-194.
- Goodall D.W.** The hierarchical approach to model building // *Critical Evaluation of Systems Analysis in Ecosystems Research and Management*. – Wageningen: Centre for Agric. Publ. and Document., **1976**. – P. 10-21.
- Goodman D.** The theory of diversity–stability relationships in ecology // *The Quart. Rev. Biol.* – **1975**. – V. 50, № 3. – P. 237-266.
- Goodman L.A.** The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics*. – **1969**. – V. 25. – P. 659-681.
- Gordon G.** A general purpose systems simulation program // *Proceedings of EJCC*. – Washington (DC): McMillan NY, **1961**. – P. 87-104.
- Gordon G.** *System Simulation* / 2<sup>nd</sup> ed. – Upper Saddle River (NJ): Prentice Hall, **1978**. – 324 p.
- Gorshkov V.G., Gorshkov V.V., Makarieva A.M.** Biotic Regulation of the Environment: Key Issue of Global Change. – London: Springer-Verlag, **2000**. – 367 p. (Springer-Praxis Series in Environmental Sciences).
- Gotelli N.J., Ellison A.M.** Biogeography at a regional scale: determinants of ant species density in New England bogs and forests // *Ecology*. – **2002**. – V. 83. – P. 1604-1609.
- Gotelli N.J., McGill B.J.** Null versus neutral models: what's the difference? // *Ecography*. – **2006**. – V. 29, № 5. – P. 793-800.
- Graham S.A.** Royal Norton Chapman, 1889-1939 // *Ann. Entomolog. Soc. America*. – **1941**. – V. 34, № 3. – P. 521-524.
- Grassland Simulation Model* / Ed. by Innis G.S. – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – 298 p.
- Green J.L., Harte J., Ostling A.** Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland // *Ecol. Letters*. – **2003**. – V. 6. – P. 919-928.
- Greig-Smith P.** *Quantitative Plant Ecology*. – N.Y.; London: Acad. Press; Butter Worths Scientific Publ., **1957**. – 198 p. (2<sup>nd</sup> ed. – London: Butter Worths Scientific Publ., **1964**. – 256 p.; 3<sup>rd</sup> ed. – Berkeley: Univ. of California Press, **1983**. – 359 p.).
- Grime J.P.** *Plant Strategies and Vegetation Processes*. – Chichester; N.Y.: Wiley, **1979**. – 222 p.
- Grimm V.** Mathematical models and understanding in ecology // *Ecol. Model.* – **1994**. – V. 75/76. – P. 641-651.
- Grimm V.** Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? // *Ecol. Modelling*. – **2002**. – V. 115, № 2-3. – P. 129-148.
- Grimm V., Berger U.** Seeing the forest for the trees, and vice versa: pattern-oriented ecological modeling // *Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology* / Ed. by Seuront L., Strutton P.G. – Boca Raton: CRC Press, **2003**. – P. 411-428.
- Grimm V., Berger U., Bastiansen F. et al.** A standard protocol for describing individual-based and agent-based models // *Ecol. Modelling*. – **2006**. – V. 198. – P. 115-126.
- Grimm V., Railsback S.F.** *Individual-Based Modeling and Ecology*. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **2005**. – 428 p. (Princeton Series in Theoretical and Computational Biology)
- Grimm V., Revilla E., Berger U. et al.** Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology // *Science*. – **2005**. – V. 310, № 5750. – P. 987-991.
- Grimm V., Uchmanski J.** Individual variability and population regulation: a model of the significance of within-generation density dependence // *Oecologia*. – **2002**. – V. 131. – P. 196-202.
- Grimm V., Wyszomirski T., Aikman D., Uchmanski J.** Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop // *Ecol. Modelling*. – **1999**. – V. 115. – P. 275-282.
- Grinnell J.** The niche relationships of the California Thrasher // *Auk*. – **1917**. – V. 34. – 427-433.

- Grünbaum D.** Translating stochastic density dependent individual behavior with sensory constraints to an Eulerian model of animal swarming // *J. Math. Biol.* – **1994**. – V. 33. – P. 139-161.
- Gustafson J.D.** Appendix 1.A. SIMCOMP 3.0 // *Grassland Simulation Model*. – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – P. 22-30.
- Gustafson J.D., Innis G.S.** SIMCOMP Version 3.0. User's Manual. – US/IBP Grassland Biome Techn. Rep. № 218. – Fort Collins: Col. State Univ. Press, **1973**. – 149 p.
- Haeckel E.** *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Deszendenz-Theorie.* – Berlin: Druck und Verlag von Georg Reimer, **1866**. – Bd. 2: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entsenden Formen der Organismen, begründet durch die Deszendenz-Theorie. – 462 s.
- Håkanson L., Boulion V.V.** The Lake Foodweb – Modelling Predation and Abiotic / Biotic Interactions. – Leiden (The Netherlands): Backhaus Publ., **2002a**. – 344 p.
- Håkanson L., Boulion V.V.** Empirical and dynamical models to predict the cover, biomass and production of macrophytes in lakes // *Ecological Modeling*. – **2002b**. – V. 151, № 2-3. – P. 213-243.
- Haken H.** *Synergetics, an Introduction. Nonequilibrium Phase-Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry and Biology* – Berlin; N.Y.: Springer, **1977**. – 355 p. (Хакен Г. Синергетика. – М.: Мир, **1980**. – 406 с.).
- Hale J.** *Theory of Functional Differential Equations.* – N.Y. et al.: Springer Verlag, **1977**. – 360 p.
- Halley J.M.** Comparing aquatic and terrestrial variability: at what scale do ecologists communicate? // *Marine Ecol. Progress Ser.* – **2005**. – V. 304. – P. 274-280.
- Hammersley J.M.** Percolation processes. II. The connective constant // *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*. – **1957a**. – V. 53. – P. 642-645.
- Hammersley J.M.** Percolation processes: Lower bounds for the critical probability // *Annals of Mathematical Statistics*. – **1957b**. V. 28. – P. 790-795.
- Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology* / Ed. by Seuront L., Strutton P.G. – Boca Raton: CRC, **2003**. – 600 p.
- Hannon B.** The structure of ecosystems // *J. Theor. Biol.* – **1973**. – V. 41. – P. 535-546.
- Hannon B., Ruth M.** *Modeling Dynamic Biological System.* – N.Y. et al.: Springer Verlag, **1997**. – 398 p.
- Hansen P.E.** Leslie matrix models // *Mathematical Population Studies*. – 1989. – V. 2, № 1. – P. 37-67.
- Harper J.L.** *Population Biology of Plants.* – L.: Acad. Press, **1977**. – 892 p.
- Harper J.L., Clatworthy J.N.** The comparative biology of closely related species. VI. Analysis of the growth of *Trifolium repens* and *T. fragiferum* in pure and mixed population // *J. Exp. Bot.* – **1973**. – V. 14, № 2. – P. 172-190.
- Harte J., Kinzig A.P., Green J.L.** Self-similarity in the distribution and abundance of species // *Science*. – **1999**. – V. 284. – P. 334-336.
- Hartvigsen G., Kinzig A., Peterson G.** 1998. Use and analysis of complex adaptive systems in ecosystem science: Overview of special section // *Ecosystems*. – **1998**. – V. 1. – P. 427-430.
- Harvey B.** *Computer Science Logo Style* (V. 1: Symbolic Computing; V. 2: Advanced Techniques; V. 3: Beyond Programming). – Cambridge (MA): MIT Press, **1997**. – 1068 p.

- Hassell M.P., Comins H.N., May R.** Spatial structure and chaos in insect population dynamics // *Nature*. – 1991. – V. 353. – P. 255-258.
- Hastings A.** Review of time lags in biological models by Norman MacDonald // *Quarterly Rev. Biol.* – 1979. – V. 54. – P. 496.
- Hastings A.** *Population Biology: Concepts and Models*. 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: Springer Verlag, 1997. – 320 p.
- Hayes D.B.** A biological reference point based on the Leslie matrix // *Fish. Bull.* – 2000. – V. 98. – P. 75-85.
- Heffner R.A., Butler M.J. IV, Reilly C.K.** Pseudoreplication revisited // *Ecology*. – 1996. – V. 77, № 8. – P. 2558-2562.
- Heinrich R., Gnauck A.H.** Visualization of surface water quality data – an interpolation method using cellular automata in GIS // *Proceedings, InterCarto-InterGIS 12, Berlin 2006* / Ed. by H. Kremers, V. Tikunov. – Berlin; Brandenburg: Deutsche Gesellschaft für Kartographie e.V. Sektion, 2006. – P. 174-181.
- Hemmingsen A.M.** Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution // *Rep. Steno. Mem. Hosp. Nord. Insulin Lab. (Copenhagen)* – 1960. – V. 9. – P. 6-110.
- Hennekens S.M.** TURBO (VEG). Software Package for Input, Processing, and Presentation of Phytosociological Data. Version 1.0. IBNDLO. – Lancaster, 1996. – 52 p.
- Hilborn R., Mangel M.** *The Ecological Detective: Confronting Models with Data*. – Princeton (NJ, USA), Princeton Univ. Press, 1997. – 330 p. (Monographs in Population Models. V. 28).
- Hill M.O.** TWINSPLAN a FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two Way Table by Classification of the Individuals and the Attributes. *Ecology and Systematic*. – Ithaca: Cornell Univ. Press, 1979. – 48 p.
- Hjeljord O., Sundstol F., Haagenrud H.** The nutritional value of browse to moose alces-alces // *J. of Wildlife Manag.* – 1982. – V. 46. – P. 333-343.
- Holland J.H.** Genetic algorithms and the optimal allocation of trials // *SIAM J. Comput.* – 1973. – V. 2, № 2. – P. 88-105.
- Holland J.H.** *Adaptation in Natural and Artificial Systems*. – Ann Arbor (MI): Univ. of Michigan Press, 1975. – 183 p. (2<sup>nd</sup> ed. – Boston (MA): MIT Press, 1992).
- Holland J.H.** A derived Markov process for modeling reaction networks // *Evolutionary Computation*. – 2003. – V. 11, № 4. – P. 339-362.
- Holling C.S.** Some characteristics of simple types of predation and parasitism // *Canad. Entomologist*. – 1959. – V. 91. – P. 385-398.
- Holling C.S.** The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // *Mem. Ent. Soc. Can.* – 1965. – V. 45. – P. 1-60.
- Hopfield J.J.** Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities // *Proceedings of National Academy of Sciences*. – 1982. – V. 79, № 8. – P. 2554-2558.
- Hopkins B.** The species-area relations of plant communities // *J. Ecol.* – 1955. – V. 43. – P. 409-426.
- Hubbell S.P.** *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. – Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press, 2001. – 375 p.
- Hubbell S.P.** Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecol.* – 2005. – V. 19. – P. 166-172.
- Hurlbert S.H.** Pseudoreplication and the design of ecological field experiments // *Ecol. Monographs*. – 1984. – V. 54. – P. 187-211. [рус. перевод: Хёлберт С. Мнимые повторности

- и планирование экологических полевых экспериментов // Планирование экологического эксперимента. – Тольятти: СамНЦ РАН; Кассандра, **2008**. – С. 9-45].
- Hurlbert S.H.** On misinterpretations of pseudoreplication and related issues: A reply to Ok-  
sanen // *Oikos*. – **2004**. – V. 104. – P. 591-597.
- Hurst H.E.** The Elements of Computation. – Cairo: Schindler's Press, **1941**. – 141 p.
- Hurst H.E.** Long term storage capacity of reservoirs // *Transact. Amer. Soc. Civil Engineers*. –  
**1951**. – V. 116. – P. 770-808.
- Hurst H.E.** Methods of using long-term storage in reservoirs // *Proc. Inst. Civil Engineers*. –  
**1955**. – V. 5. – P. 519-590.
- Hurst H.E., Black R., Simaika Y.M.** Long-Term Storage in Reservoirs: An Experimental  
Study. – London: Constable, **1965**. – 145 p.
- Hutchinson G.E.** Circular causal mechanisms in ecology // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – **1948**. –  
V. 50. – P. 221-246.
- Hutchinson G.E.** Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*.  
– **1957**. – V. 22, № 2. – P. 415-427.
- Hutchinson G.E.** An Introduction to Population Ecology. – New Haven: Yale Univ. Press, **1978**.  
– 271 p.
- Ihaka R., Gentleman R.** R: A language for data analysis and graphics // *J. Comp. & Graph.*  
*Stat. (Amer. Stat. Ass.)*. – **1996**. – V. 5, № 3. – P. 299-314.
- Improvement of Desert Ranges in Soviet Central Asia / Ed. by N.T. Nechaeva. – London: Tay-  
lor & Francis, **1985**. – 328 p.
- Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosys-  
tems / Ed. by DeAngelis D.L., Gross L.J. – N.Y.: Chapman & Hall, **1992**. – 525 p.
- Individual-Based Models in Ecology / Eds. Uchmanski J., Aikman D., Wyszomirski T.,  
Grimm V. – Special Issue in "Ecological Modelling". – **1999**. – V. 115. – P. 109-290.
- Innis G.S.** Objectives and structure for a grassland biome study // *Grassland Simulation Model* /  
Ed. by Innis G.S. – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – P. 1-21.
- Innis G.S.** Letter to the Editor // *Bull. Ecol. Soc. Amer.* – **1979a**. – V. 60. – P. 142.
- Innis G.S.** Statistical quality // *Science*. – **1979b**. – V. 204, № 4390. – P. 242.
- Iudin D.I., Gelashvili D.B.** Multifractality in ecological monitoring // *Nucl. Instr. Meth. Phys.*  
*Res.* – **2003**. – V. 502. – P. 799-801.
- Iudin D.I., Kas'yanov D.A.** Percolation model of seismic activity // *Atmospheric and Iono-*  
*spheric Electromagnetic Phenomena Associated with Earthquakes* / Ed. by M. Hayakawa.  
– Tokyo: Terra Sci. Pub. Co., **1999**. – P. 911-917.
- Ivakhnenko A.G., Savchenko E., Ivakhnenko G.A.** GMDH algorithm for optimal model  
choice by the external error criterion with the extension of definition by model bias and its  
applications to the committees and neural networks // *Pattern Recognition and Image*  
*Analysis*. – **2002**. – V. 12, № 4. – P. 347-353.
- Ivlev V.S.** Transformation of energy by aquatic animals // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hy-*  
*drogr.* – **1939**. – V. 38. – P. 449-454.
- Jacquez J.A.** Compartmental Analysis in Biology and Medicine. Kinetics of Distribution of  
Tracer-Labeled Materials. – Amsterdam et al.: Elsevier, **1972**. – 237 p.
- Jeanson R., Rivault C., Deneubourg J.-L. et al.** Self-organized aggregation in cockroaches //  
*Animal Behaviour*. – **2005**. – V. 69, № 1. – P. 169-180.
- Jeffers J.N.R.** An Introduction to Systems Analysis: with Ecological Applications. – London:  
Edward Arnold, **1978**. – 198 p.
- Jenkinson D.S., Adams D.E., Wild A.** Model estimates of CO<sub>2</sub> emissions from soil in response  
to global warming // *Nature*. – **1991**. – V. 351. – P. 304-306.



- Johnson A.R., Milne B.T., Wiens J.A.** Diffusion in fractal landscapes: simulations and experimental studies of tenebrionid beetle movements // *Ecology*. – **1992**. – V. 73. – P. 1968-1983.
- Johnson A.T.** *Biological Process Engineering: An Analogical Approach to Fluid Flow, Heat Transfer, and Mass Transfer Applied to Biological Systems*. – N.Y.: John Wiley and Sons, **1999**. – 752 p.
- Jones G.S.** Asymptotic behavior and periodic solutions of a non-linear differential-difference equation // *Proc. National Acad. of Sci. USA*. – **1961**. – V. 47. – P. 879-882.
- Jørgensen S.E.** An eutrophication model for a lake // *Ecol. Modeling*. – **1976**. – V. 2. – P. 147-165.
- Jørgensen S.E.** Eutrophication models of lakes // *Application of Ecological Modelling in Environmental Management. Part A* / Ed. by S.E. Jørgensen. – Amsterdam: Elsevier Sci. Publ., **1983**. – P. 227-282.
- Jørgensen S.E.** *Integration of Ecosystem Theories: a Pattern 2<sup>nd</sup>*. – Dordrecht: Kluwer, **1997**. – 400 p.
- Jørgensen S.E.** *Thermodynamics and Ecological Modeling*. – Boca Raton (Florida): CRC Press LLC, **2000**. – 384 p. [Ser.: Environmental & Ecological (Math) Modeling, V. 4].
- Jørgensen S.E.** *Eco-exergy as Sustainability*. – Southampton (UK); Boston (USA): WIT Press, **2006**. – 220 p. (Ser.: The Sustainable World, V. 16).
- Jørgensen S.E., Fath B.D., Bastianoni S. et al.** *A New Ecology. Systems Perspective*. – Amsterdam et al.: Elsevier, **2007**. – 275 p.
- Jørgensen S.E., Mejer H.F.** Ecological buffer capacity // *Ecol. Modelling*. – **1977**. – V. 3. – P. 39-61.
- Jørgensen S.E., Mejer H.F.** A holistic approach to ecological modelling // *Ecol. Modelling*. – **1979**. – V. 7. – P. 169-189.
- Jørgensen S.E., Mejer H., Nielsen S.N.** Ecosystem as self-organizing critical systems // *Ecol. Modelling*. – **1998**. – V. 111. – P. 261-268.
- Jørgensen S.E., Nielsen S.N.** Application of exergy as thermodynamic indicator in ecology // *Energy*. – **2007**. – V. 32, № 5. – P. 673-685.
- Jørgensen S.E., Nielsen S.N., Mejer H.** Emergy, environ, exergy and ecological modelling // *Ecol. Modelling*. – **1995**. – V. 77. – P. 99-109.
- Jørgensen S.E., Svirezhev Y.M.** *Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems*. – Amsterdam et al.: Elsevier, **2004**. – 366 p.
- Jovani R., Tella J.L.** Fractal bird nest distribution produces scale-free colony sizes // *Proc. R. Soc. B*. – **2007**. – V. 274. – P. 2465-2469.
- Juhasz-Nagy P.** Some theoretical problems of synbotany. 1. Primary considerations on a conceptual network // *Acta Univ. Debrecen, ser. Biol.* – **1966a**. – V. 4. – P. 59-66.
- Juhasz-Nagy P.** Some theoretical problems of synbotany. 2. Preliminaries on an axiomatic model building // *Acta Univ. Debrecen, ser. Biol.* – **1966b**. – V. 4. – P. 67-81.
- Juhasz-Nagy P.** Some theoretical problems of synbotany. 3. The importance of methodology // *Acta Univ. Debrecen, ser. Biol.* – **1968**. – V. 6. – P. 65-77.
- Kakutani S.** *Shizuo Kakutani: Selected Papers. 2 Vols* / Ed. by Kallman R.R. – Boston (MA): Birkhauser Verlag AG, **1986**. – V. I. – 448 p.; V. II. – 438 p.
- Kakutani S., Marcus L.** On the non-linear difference-differential equations  $y'(t) = [A+By(t-\tau)]y(t)$  // *Contributions to the Theory of Nonlinear Oscillations. IV. Annals of Mathematics Study*. V. 41. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **1958**. – P. 1-18.
- Kamp-Nielsen L.** Mud-water exchange of phosphate and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates // *Arch. Hydrobiol.* – **1974**. – V. 73. – P. 218-237.

- Kareiva P., Odell G.** Swarms of predators exhibit preytaxis if individual predators use area restricted search // *Amer. Naturalist.* – **1987.** – V. 30. – P. 233-270.
- Karkach A.S.** Trajectories and models of individual growth // *Demographic Res.* – **2006.** – V. 15, № 12. – P. 347-400. – <http://www.demographic-research.org/Volumes/Vol15/12/>.
- Karplus W.J.** The place of systems ecology models in the spectrum of mathematical models // *Simulat. Counc. Proc. Ser.* – **1975.** – V. 5, № 2. – P. 225-228.
- Keitt T.H., Stanley H.E.** Dynamics of North American breeding bird populations // *Nature.* – **1998.** – V. 393, № 5. – P. 257-260.
- Keller E.F.** Mathematical aspects of chemotaxis // *Chemotaxis: its Biology and Biochemistry (Antibiotics and Chemotherapy)* / Ed. by E. Sorkin. – Basel: S. Karger, **1974.** – V. 19. – P. 79-93.
- Kerns G.J.** Introduction to Probability and Statistics Using R /PDF-Book. – **2010.** – 386 p. – <http://stat.ethz.ch/CRAN/web/packages/IPSUR/vignettes/IPSUR.pdf>.
- Kershaw K.A., Harris G.P.** Simulation studies in ecology: a simple defined system model // *Statistical Ecology.* – Philadelphia: Univ. Pennsylvania Press, **1969.** – V. 3. – P. 1-21.
- Kershaw K.A., Loonly J.H.** Quantitative and Dynamic Plant Ecology. – London: Ed. Arnold (Publ.) Limited, **1985.** – 282 p.
- Kettenring K.M., Martinez B.T., Starfield A.M., Getz W.M.** Good practices for sharing ecological models // *BioScience.* – **2006.** – V. 56, № 1. – P. 59-64.
- Keulen H. van.** Evaluation of models // *Critical Evaluation of Systems Analysis in Ecosystems Research and Management.* – Wageningen: Centre for Agricult. Publ. and Document, **1976.** – P. 22-29.
- Keulen H. van, Seligman N.G., Benjamin R.W.** Simulation of water use and herbage growth in arid regions – A re-evaluation and further development of the model "Arid Crop" // *Agricultural systems.* – **1981.** – V. 6. – P. 159-193.
- Keulen H. van, Wit C.T. de, Lof H.** The use of simulation models for productivity studies in arid region // *Ecol. Stud.* – **1976.** – V. 19, № 2. – P. 408-420.
- Keulen H. van, Wolf J.** Modeling of agricultural production: weather, soils, and crops. – Wageningen: Pudoc, **1986.** – 479 p.
- Khusniyarova A.** Об острове Барро-Колорадо. – **2009.** – [http://www.panama.ru/content/articles/index.php?ELEMENT\\_ID=1903](http://www.panama.ru/content/articles/index.php?ELEMENT_ID=1903).
- Kindler E.** COSMO, Compartmental System Modelling, description of a programming system // *Simulation Programming Languages* / Ed. by J.N. Buxton. – Amsterdam: North-Holland Publ., **1968.** – P. 402-424.
- King A.W., O'Neill R.V., DeAngelis D.L.** Using ecosystem models to predict regional CO<sub>2</sub> exchange between the atmosphere and the terrestrial biosphere // *Glob. Biogeochem. Cycles.* – **1989.** – V. 3, № 4. – P. 337-362.
- King A.W., Post W.M., Wullschleger S. D.** The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO<sub>2</sub> // *Climatic Change.* – **1997.** – V. 35. – P. 199-227.
- Kingsland S.E.** Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology (Science & Its Conceptual Foundations). 2<sup>nd</sup> ed. – Chicago: Univ. Press, **1995.** – 315 p.
- Kleiber M.** Body size and metabolism // *Hilgardia.* – **1932.** – V. 6. – P. 315-353.
- Klevanny K.A., Matveyev G.V., Voltzinger N.E.** An integrated modeling system for coastal area dynamics // *Internat. J. Numer. Methods in Fluids.* – **1994.** – V. 19. – P. 181-206.
- Kohonen T.** Self-organized formation of topologically correct feature maps // *Biological Cybernetics.* – **1982.** – № 43. – P. 59-69.

- Kohonen T.** Self-Organizing Maps. 3<sup>rd</sup> Ed. Springer Series in Information Sciences, V. 30. – Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, **2001**. – 501 p.
- Kolasa J., Rollo C.D.** Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary // Ecological Heterogeneity / Ed. by J. Kolasa, S.T.A. Pickett. – N.Y.: Springer Verlag, **1991**. – P. 1-23.
- Kolmogoroff A.N.** Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza // Giornale dell' Inst. Italiano degli attuari. – **1936**. – V. 7. – P. 74-80.
- Komarov A., Chertov O., Andrienko G. et al.** DESCARTES & EFIMOD: An integrated system for simulation modelling and exploration data analysis for decision support in sustainable forestry // Integrated Modelling and Assessment / Ed. by A. Rizzoli. – Norwell (Massachusetts): Kluwer Acad. Publ., **2002**. – P. 239-244.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L. et al.** EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecol. Modelling. – **2003**. – V. 170. – P. 373-392.
- Kondratyev K.Ya.** Multidimensional Global Change. – Chechester: Wiley/Praxis, **1998**. – 771 p.
- Kondratyev K.Ya., Ivlev L.S., Krapivin V.F., Varotsos C.A.** Atmospheric Aerosol Properties: Formation, Processes and Impacts. – Chechester: Springer/Praxis, **2005**. – 572 p.
- Kondratyev K.Ya., Krapivin V.F., Phillips G.W.** Global Environmental Change: Modelling and Monitoring. – Heidelberg et al.: Springer, **2002**. – 316 p.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Degermendzhi N.N. et al.** Phytoplankton, bacterial production and protozoan bacterivory in stratified, brackish-water Lake Shira (Khakasia, Siberia) // Aquatic Ecol. – **2002**. – V. 36, № 2. – P. 205-218.
- Kostitzin V.A.** Symbiose, Parasitisme et Évolution. (Étude Mathématique). – Paris: Hermann et Cie, **1934**. – 40 p.
- Kot M.** Elements of Mathematical Ecology. – Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press, **2001**. – 453 p. (2<sup>nd</sup> corrected printing in **2003**).
- Kozhova O.M., Silov E.A.** Principles and results of ecological monitoring of Lake Baikal // Partnerships for Sustainable Life in Lake Environments. – Otsu (Japan), **2001**. – V. 5. – P. 532-536.
- Kozlov M.V., Wilsey B.J., Koricheva J., Haukioja E.** Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // J. Appl. Ecol. – **1996**. – V. 33. – P. 1489-1495.
- Kozłowski J., Konarzewski M.** Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? // Functional Ecol. – **2004**. – V. 18. – P. 283-289.
- Kozłowski J., Konarzewski M., Gawelczyk A.T.** Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling // Proc. National Acad. of Sci. USA. – **2003**. – V. 100. – P. 14080-14085.
- Krapivin V.F., Kelley J.J.** Model-based method for the assessment of global change in a nature/society system // Problems of Global Climatology and Ecdynamics: Anthropogenic Effects on the State of Planet Earth. – Chichester (UK): Springer/PRAXIS, **2008**. – P. 267-289.
- Krebs C.J.** Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 3<sup>rd</sup> Ed. – N.Y.: Harper and Row, **1985**. – 800 p. (6<sup>th</sup> Ed. – Menlo Park [California]: Benjamin-Cummings Publ. Co., **2008**. – 678 p.).
- Krebs C.J.** The Message of Ecology. – N.Y.: Harper and Row, **1988**. – 195 p.
- Kubasova T.S., Loukianov A.M.** Modelling of soil organic matter dynamics after forest fires using ROMUL model // European Conference on Ecological Modelling. Proceedings: The

- Fifth European Conference on Ecological Modelling-ECEM. – Pushino: RAS, **2005**. – P. 102-103.
- Kuhn T.S.** The Structure of Scientific Revolutions. – Chicago: Univ. Press, **1962**. – 172 p. [рус. перевод: Кун Т. Структура научных революций. – М.: АСТ, **2003**. – 608 с.]
- Lake Baikal: Evolution and Biodiversity. 2<sup>nd</sup> ed. / Ed. Kozhova O.M., Izmet'eva L.R. – Leiden (The Netherlands): Backhaus Publ., **1998**. – 447 p.
- Lasch P., Badeck F.-W., Lindner M., Suckow F.** Sensitivity of simulated forest growth to changes in climate and atmospheric CO<sub>2</sub> // Forstwiss Centralblatt. – **2002**. – V. 121, № 1. – P. 155-171.
- Laurie H., Perrier E.** A multi-fractal model for the species–area relationship. – **2006**. – 18 p. – [www.mth.uct.ac.za/~henri/multfrac6par.pdf](http://www.mth.uct.ac.za/~henri/multfrac6par.pdf).
- Law A., Kelton W.** Simulation Modeling and Analysis / 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: McGraw Hill, **1991**. – 800 p.
- Law R.** A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size // Ecology. – **1983**. – V. 64. – P. 224-230.
- Lawton J.H.** Are there general laws in ecology? // Oikos. – **1999**. – V. 84. – P. 177-192.
- Lawton J.H.** Community Ecology in a Changing World. – Oldendorf (Germany); Ascot (UK): Ecol. Inst. Nordbunde, **2000**. – 227 p. (Excellence in Ecology Series, 11).
- Leeuwen C.G. van.** A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation // Wentia. – **1966**. – V. 15, № 1. – P. 25-46.
- Lefkovich L.P.** The study of population growth in organisms grouped by stages // Biometrics. – **1965**. – V. 21. – P. 1-18.
- Leigh G.** The ecological role of Volterra's equations // Some of Mathematical Problems of Biology. Proc. Sympos. Math. Soc. – Washington: Providence, **1968**. – P. 1-61.
- Leoni G., van Erp J.B.** Analog Computer Models for the Safety Evaluation of the Cart Fuel Test Facility. – Technical Report UNCL-CISE-R-259. – Milan (Italy): Centro Informazioni Studi Esperienze, **1967**. – 29 p.
- Leontief W.** Input-Output Economics. – N.Y.: Oxford Univ. Press, **1966**. – 257 p. [рус. перевод: Леонтьев В. Межотраслевая экономика. Серия Экономисты – лауреаты Нобелевской премии. – М.: Экономика, **1997**. – 479 с.]
- Leslie P.H.** On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. – **1945**. – V. 33. – P. 183-212.
- Leslie P.H.** Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. – **1948**. – V. 35. – P. 213-245.
- Levich A.P.** What are the possible theoretical principles in the biology of communities? // Lectures in Theoretical Biology. – Tallinn: Valgus, **1988**. – P. 121-128.
- Levich A.P.** Toward a dynamic theory // Lectures in Theoretical Biology. V. 2. – Tallinn: Eston. Acad. Sci., **1993**. – P. 33-50.
- Levin S.A.** Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems // Ecosystems. – **1998**. – V. 1. – P. 431-436.
- Levins R.** The strategy of model building in population biology // Amer. Scientist. – **1966**. – V. 54. – P. 421-431.
- Levins R.** Evolution in Changing Environments. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **1968**. – 132 p.
- Levins R., Lewontin R.** Dialectics and reductionism in ecology // Conceptual Issues in Ecology / Ed. by E. Saarinen. – Dordrecht; Boston; London: Dordrecht Reidel Publ. Co., **1982**. – P. 107-138.

- Lewis E.G.** On the generation and growth of a population // *Sankhya*. – 1942. – V. 6, № 1. – P. 93-96.
- Li B.-L.** Editorial // *Ecol. Complexity*. – 2004. – V. 1. – P. 1-2.
- Li B.-L., Gorshkov V.G., Makarieva A.M.** Allometric scaling as an indicator of ecosystem state: a new approach // *Use of Landscape Sciences for the Assessment of Environmental Security*. – London: Springer-Verlag, 2008. – P. 107-117.
- Li T.-Y., Yorke J.A.** Period three implies chaos // *Amer. Mathem. Monthly*. – 1975. – V. 82, № 10. – P. 985-992.
- Lindeman R.L.** The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology*. – 1942. – V. 23. – № 4. – P. 399-418. [рус. перевод: Линдеман Р.Л. Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании // *Успехи совр. биол.* – 1943. – Т. 16. – Вып. 5. – С. 552-570; см., также: *Антология экологии*. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 231-262].
- Lippman R.P.** An introduction to computing with neural nets // *IEEE ASSP Magazine*. – 1987. – V. 3. – P. 4-22.
- Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievänen R.** Carbon and decomposition model Yasso for forest soils // *Ecol. Modelling*. – 2005. – V. 189, № 1-2. – P. 168-182.
- Loehle C.** Home range: a fractal approach. *Landscape Ecol.* – 1990. – V. 5. – P. 39-52.
- Loehle C.** Challenges of ecological complexity // *Ecol. Complexity*. – 2004. – V. 1. – P. 3-6.
- Loeuille N., Loreau M.** Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? // *Ecol. Letters*. – 2006. – V. 9. – P. 171-178/
- Logofet D.O.** *Matrices and Graphs – Stability Problems in Mathematical Ecology*. – Boca Raton: CRC Press, 1993. – 308 p.
- Logofet D.O., Belova I.N.** Nonnegative matrices as a tool to model population dynamics: classical models and contemporary expansions // *J. Math. Sci.* – 2008. – V. 155, № 6. – P. 894-907.
- Lorenz E.N.** Deterministic nonperiodic flow // *J. Atmosph. Sci.* – 1963. – V. 20. – P. 130-141.
- Lorenz E.N.** *The Essence of Chaos*. – London: U.C.L. Press Ltd., 1993. – 240 p.
- Lotka A.J.** Contribution to the theory of periodic reactions // *J. Phys. Chem.* – 1910. – V. 14. – P. 271-274.
- Lotka A.J.** Undamped oscillations derived from the law of mass action // *J. Amer. Chem. Soc.* – 1920. – V. 27. – P. 1595-1599.
- Lotka A.J.** Natural selection as a physical principle // *Proc. National Acad. of Sci. USA*. – 1922. – V. 8. – P. 151-154.
- Lotka A.J.** *Elements of Physical Biology*. – Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1925. – 460 p.
- Ludwig D., Walker B.H., Holling C.S.** Models and metaphors of sustainability, stability, and resilience // *Resilience and the Behavior of Large-Scale Systems*. – Washington (DC): Island Press, 2002. – P. 21-48.
- Lundberg G.A.** *Can Science Save Us?* – N.Y.: Longmans, Green & Co., 1947. – 123 p.
- Maarel E. van der, Westhoff V.** The vegetation of the dunes near Oostvoorne (The Netherlands) with a vegetation map // *Wentia*. – 1963. – V. 12, № 1. – P. 15-48.
- MacArthur R.H.** On the relation between reproductive value and optimal predation // *Proc. National Acad. of Sci. USA*. – 1960a. – V. 46. – P. 144-145.
- MacArthur R.H.** On the relative abundance of species // *Amer. Naturalist*. – 1960b. – V. 94. – P. 25-36.
- MacArthur R.H.** Patterns of species diversity // *Biol. Rev.* – 1965. – V. 40, № 4. – P. 510-533. [рус. перевод: Мак-Артур Р. Модели видового разнообразия // *Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга*. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 297-330].

- MacArthur R.H.** Geographical Ecology. Pattern in the Distribution of Species. – N.Y.: Harper Row Publ., **1972**. – 269 p.
- MacArthur R.H., Connell J.W.** The Biology of Populations. – N.Y. et al.: John Wiley & Sons, Inc., **1966**. – 200 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.** The Theory of Island Biogeography. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **1967**. – 203 p. [2<sup>nd</sup> ed. – Princ. Univ. Press, **2001**. – 203 p.].
- MacDonald N.** Simple aspects of foodweb complexity // J. Theor. Biol. – **1979**. – V. 80, № 4. – P. 577-588.
- MacDonald N.** Trees and Networks in Biological Models. – Chichester; N.Y.: John Wiley, **1983**. – 215 p.
- Madala H.R., Ivakhnenko A.G.** Inductive Learning Algorithms for Complex Systems Modeling. – London; Tokyo: CRC Press Inc., Boca Raton, **1994**. – 384 p.
- Magurran A.E.** Ecological Diversity and its Measurement. – Princeton (New Jersey): Univ. Press, **1988**. – 179 p. [рус. перевод: Мэгарран Э. Экологическое многообразие и его измерение. – М.: Мир, **1992**. – 184 с.].
- Magurran A.E., McGill B.J.** Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment – Oxford: Univ. Press, **2011**. – 368 p.
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Li B.-L.** Revising the distributive networks models of West, Brown and Enquist (1997) and Banavar, Maritan and Rinaldo (1999): Metabolic inequity of living tissues provides clues for the observed allometric scaling rules // J. Theor. Biol. – **2005**. – V. 237. – P. 291-301.
- Makela A., Valentine H.T.** The quarter-power scaling model does not imply size-invariant hydraulic resistance in plants // J. Theor. Biol. – **2006**. – V. 243. – P. 283-285.
- Makridakis S.G., Wheelwright S.C., McGee V.E.** Forecasting: Methods and Applications. 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: John Wiley & Sons, **1983**. – 926 p.
- Mandelbrot B.** Les objets fractals: forme, hasard et dimension. – Paris: Flammarion, **1975**. – 192 p. (4 издания во Франции – **1975** [192 p.], **1984** [204 p.], **1989** [268 p.], **1995** [209 p.]; книга переведена на английский [1977], итальянский, испанский [1987], португальский [1991], баский [1992], болгарский [1996], румынский, китайский [1998], чешский языки [2003]).
- Mandelbrot B.** Fractals: Form, Chance and Dimension. – San Francisco (CA): W.H. Freeman and Co., **1977**. – 265 p.
- Mandelbrot B.** The Fractal Geometry of Nature. – N.Y.: W.H. Freeman and Co., **1982**. – 461 p. (книга переведена на японский [1984], немецкий [1987], испанский, [1997], китайский [1998], русский языки [2002]).
- Mandelbrot B.B.** Is nature fractal? // Science. – **1998**. – V. 279. – P. 783-784.
- Mandelbrot B.B.** Multifractals and 1/f Noise: Wild Self-Affinity in Physics. – N.Y.: Springer, **1999**. – 442 p.
- Mandelbrot B.B.** Fractals and Chaos: The Mandelbrot Set and Beyond. – N.Y.: Springer, **2004**. – 308 p. (книга переведена на русский язык [2009]).
- Mandelbrot B.B., Wallis J.R.** Noah, Joseph, and operational hydrology // Water Resources Res. – **1968**. – V. 4. – P. 909-918.
- Mann H.B., Whitney D.R.** On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // Ann. of Mathem. Statistics. – **1947**. – V. 18. – P. 50-60.
- Margalef R.** Information theory in biology // Trans. Soc. Gen. Syst. Res. – **1958a**. – V. 3. – P. 36-71.
- Margalef R.** Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton // Perspectives in Marine Biology. – Berkeley: Univ. California Press, **1958b**. – P. 323-347.

- Margalef R.** Perspectives in Ecological Theory. – Chicago: Univ. Chicago Press, **1968**. – 111 p.
- Margalef R.** Our Biosphere. – Oldendorf; Luhe: Ecol. Inst., 1997. – 176 p. (Ser. Excellence in Ecology).
- Mark D.M.** Fractal dimension of a coral reef at ecological scales: discussion // *Mar Ecol. Prog. Ser.* – **1984**. – V. 14. – P. 293-294.
- Marsili-Libelli S.** Fuzzy clustering of ecological data // *Coenoses.* – **1989**. – V. 4, № 2. – P. 95-106.
- Matthen M.P.** What sort of science is evolutionary biology? (Critical notice of Paul Thompson, *The Structure of Biological Theories*) // *Dialogue.* – **1991**. – V. 30, № 1. – P. 129-141.
- Maurer B.A., McGill B.J.** Non-neutral macroecology // *Basic and Appl. Ecol.* – **2004**. – V. 5. – P. 413-422.
- Maximov V.N., Bulgakov N.G., Levich A.P.** Quantitative methods of ecological control: Diagnostics, standardization, and prediction // *Environmental Indices: Systems Analysis Approach.* – London: EOLSS Publishers, **1999**. – P. 363-381.
- May R.M.** Stability and Complexity in Model Ecosystems. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **1973**. – 292 p.
- May R.M.** Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos // *Science.* – **1974**. – V. 186. – P. 645-647.
- May R.M.** Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos // *J. Theor. Biol.* – **1975**. – V. 51, № 2. – P. 511-524.
- May R.M.** Simple mathematical models with very complicated dynamics // *Nature.* – **1976**. – V. 261. – P. 459-467. – [http://nedwww.ipac.caltech.edu/level5/Sept01/May/May\\_contents.html](http://nedwww.ipac.caltech.edu/level5/Sept01/May/May_contents.html).
- May R.M.** The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats (The Robert H. MacArthur Award Lecture, 19 June 1985, Minneapolis, Minnesota) // *Ecology.* – **1986**. – V. 67, № 5. – P. 1116-1126.
- Maynard Smith J.** Models in Ecology. – Cambridge: Univ. Press, **1974**. – 146 p. [рус. перевод: Смит Дж. Модели в экологии. – М.: Мир, **1976**. – 184 с.].
- Mazalov V.V., Rettieva A.N.** A fishery game model with age distributed population: reserved territory approach // *Game Theory and Applications.* – **2003**. – V. 9. – P. 56-72.
- Mazalov V.V., Rettieva A.N.** A fishery game model with migration: reserved territory approach // *Game Theory and Applications.* – **2004**. – V. 10. – P. 97-108.
- Mazalov V.V., Rettieva A.N.** Bioresource management problem with changing area for fishery // *Game Theory and Applications.* – **2008**. – V. 13. – P. 101-110.
- Mazalov V.V., Rettieva A.N.** Fish wars and cooperation maintenance // *Ecol. Modelling.* – **2010**. – V. 221. – P. 1545-1553.
- McGill B.J.** A test of the unified neutral theory of biodiversity // *Nature.* – **2003a**. – V. 422. – P. 881-885.
- McGill B.J.** Does Mother Nature really prefer rare species or are log-leftskewed SADs a sampling artifact? // *Ecology Letters.* – **2003b**. – V. 6. – P. 766-773.
- McGill B.J.** Strong and weak tests of macroecological theory // *Oikos.* – **2003c**. – V. 102, № 3. – P. 679-685.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S. et al.** Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecol. Letters.* – **2007**. – V. 10, № 10. – P. 995-1015.
- McGill B.J., Maurer B.A., Weiser M.D.** Empirical evaluation of neutral theory // *Ecology.* – **2006**. – V. 87, № 6. – P. 1411-1423.

- McIntosh R.** A continuum concept of vegetation: reply // *Bot. Rev.* – **1968.** – V. 34, № 3. – P. 253-332.
- McIntosh R.** Plant ecology, 1947-1972 // *Ann. Mo. Bot. Gard.* – **1974.** – V. 61, № 1. – P. 132-165.
- McIntosh R.P.** H.A. Gleason – «individualistic ecologist». 1882-1975: His contribution to ecological theory // *Bull. of the Torrey Bot. Club.* – **1975.** – V. 102. – P. 253-273.
- McIntosh R.** The Background of Ecology. Concept and Theory. – L.: Cambridge Univ. Press, **1985.** – 383 p.
- McIntosh R.** Concept and terminology of homogeneity in ecology // *Ecological Heterogeneity* / Ed. by J. Kolasa, S.T.A. Pickett. – N.Y.: Springer Verlag, **1991.** – P. 24-46.
- Meadows D.H., Meadows D.L., Randers J., Behrens III W.W.** The Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind. N.Y.: Universe Books, **1972.** – 205 p. [рус. перевод: Меадоуз Д. и др. Пределы роста. Доклад по проекту Римского клуба "Сложное положение человечества". – М.: МГУ, **1991.** – 206 с.].
- Mealy G.H.** A method for synthesizing sequential circuits // *Bell System Tech. J.* – **1955.** – V. 34. – P. 1045-1079.
- Mealy G.H.** Another look at data base // *Proc. AFIPS.* – Montvale (NJ): AFIPS Press, **1967.** – V. 31. – P. 525-534.
- Meehan T.D.** Mass and temperature dependence of metabolic rate in litter and soil invertebrates // *Physiological and Biochemical Zool.* – **2006.** – V. 79, № 5. – P. 878-884.
- Melbourne B.A., Cornell H.V., Davies K.F. et al.** Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? // *Ecol. Lett.* – **2007.** – V. 10. – P. 77-94.
- Mendelssohn R.** Optimization problems associated with a Leslie matrix // *Amer. Naturalist.* – **1976.** – V. 110, № 973. – P. 339-349.
- Menhinick E.F.** A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects // *Ecology.* – **1964.** – V. 45. – P. 859-861.
- Menhinick E.F.** The Freshwater Fishes of North Carolina. – Bethania (NC): North Carolina Wildlife Resources Commission, **1991.** – 227 p.
- Metropolis N., Stein M.L., Stein P.R.** On finite limit sets for transformations on the unit interval // *J. Combin. Theory.* – **1973.** – V. 15. – P. 25-44.
- Meyen S.V.** On the structure of theoretical biology // *Lectures in Theoretical Biology.* – Tallinn: Valgus, **1988.** – P. 15-21.
- Meyer K.** Energy functions for Morse-Smale systems // *Amer. J. Math.* – **1968.** – V. 90, № 4. – P. 1031-1040.
- Mills F.C.** Statistical Methods / 3<sup>rd</sup> ed. – N.Y.: Henry Holt & Company, **1955.** – 842 p.
- Milne B.T.** The utility of fractal geometry in landscape design // *Landscape Ecol.* – **1991.** – V. 21. – P. 81-90.
- Milne B.T.** Applications of fractal geometry on wildlife biology // *Wildlife and Landscape Ecology* / Ed. J.A. Bissonette. – N.Y.: Springer, **1997.** – P. 32-69.
- Miramontes O., Rohani P.** Intrinsically generated colored noise in laboratory insect populations // *Proc. R. Soc. Lond.* – **1998.** – Ser. B, V. 265. – P. 785-792.
- Mirkin B.M.** Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* – **1994.** – V. 5. – P. 283-284.
- Mitchell R., Mayer R.A., Downhower J.** An evaluation of three Biome programs // *Science.* – **1976.** – V. 192, № 4242. – P. 859-865.
- Modellierung pflanzlicher Systeme aus historischer und aktueller Sicht / Symposium zu Ehren von Prof. Dr. Dr. h. c. Eilhard Alfred Mitscherlich. – Potsdam; Frankfurt (Oder): Landesamt für Verbraucherschutz, Landwirtschaft und Flurneuordnung, **2006.** – 73 S.



- Moen R., Pastor J., Cohen Y.** A spatially explicit model of moose foraging and energetics // *Ecology*. – 1997. – V. 78. – P. 505-521.
- Moiseev N.N.** Man, Nature and the Future of Civilization: "Nuclear Winter" and the Problem of a "Permissible Threshold". – M.: Novosti Press Agency Pub. House, 1986. – 92 p.
- Mole P.** Ockham's Razor Cuts Both Ways: the Uses and Abuses of Simplicity in Scientific Theories. – Altadena (CA): Skeptics Society & Skeptic Magazine, 2003. – 40 p.
- Molofsky J., Bever J.D.** 2004. A new kind of ecology? // *BioScience*. – 2004. – V. 54. – P. 440-446.
- Montgomery D.C., Johnson L.A., Gardiner J.S.** Forecasting and Time Series Analysis / 2<sup>nd</sup> ed. – N.Y.: McGraw-Hill Inc., 1990. – 381 p.
- Moraczewski I.R.** Fuzzy logic for phytosociology. I. Syntaxa as vague concepts // *Vegetatio*. – 1993. – V. 106. – P. 1-11.
- Morin P.J.** Community Ecology. – Malden (MA) et al.: Blackwell Sci. Inc., 2006. – 424 p.
- Mosimanegape I.M.** Leslie Matrix Model in Population Dynamics. – Cape Town (South Africa): African Inst. for Mathem. Sci., 2007. – 35 p.
- Murray B.G.** Universal laws and predictive theory in ecology and evolution // *Oikos*. – 2000. – V. 89. – P. 403-408.
- Murray J.D.** *Mathematical Biology* / 2<sup>nd</sup> ed. – Berlin et al.: Springer-Verlag, 1993. – 767 p. (Ser. *Biomathematics*. V. 19).
- Murray J.D.** *Mathematical Biology* / 3<sup>rd</sup> ed. in 2 vol. – N.Y. et al.: Springer-Verlag. – V. I. An Introduction. 2002. – 551 p.; V. II. Spatial Models and Biomedical Applications. 2003. – 811 p. (Ser. *Interdisciplinary Applied Mathematics*).
- Murray J.L.S., Jumars P.A.** Clonal fitness of attached bacteria predicted by analog modeling // *BioScience*. – 2002. – V. 52, № 4. – P. 343-355.
- Nabi I.** An evolutionary interpretation of the English sonnet (First annual Piltdown Lecture on Man and Nature) // *Science and Nature*. – 1980. – № 3. – P. 70-74.
- Nabi I.** On the tendencies of motion // *Science and Nature*. – 1981a. – № 4. – P. 62-66. – Reprinted in: *The Dialectical Biologist* / Ed by Levins R., Lewontin R. – Cambridge (MA): Harvard Univ. Press, 1985. – P. 123-127.
- Nabi I.** Ethics of genes // *Nature*. – 1981b. – V. 290. – P. 183.
- Nakano S.** Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat // *J. Anim. Ecol.* – 1995. – V. 64. – P. 75-84.
- Nalimov V.V.** *Realms of Unconscious: The Enchanted Frontiers*. – Philadelphia: ISI Press, 1982. – 320 p.
- Nalimov V.V.** *Space, Time and Life. The Probabilistic Pathways of Evolution*. – Philadelphia: ISI Press, 1985. – 112 p.
- Nicholson A.J.** The balance of animal populations // *J. Anim. Ecol.* – 1933. – V. 2. – P. 131-178.
- Nicholson A.J.** Compensatory reactions of populations to stresses, and their evolutionary significance // *Austral. J. Zool.* – 1954. – V. 2. – P. 1-8.
- Nickolaenko A.P., Price C., Iudin D.I.** Hurst exponent derived for natural terrestrial radio noise in Schumann resonance band // *Geophys. Res. Lett.* – 2000. – V. 27. – P. 3185-3188.
- Nicolson C.R., Starfield A.M., Kofinas G.P., Kruse J.A.** Ten heuristics for interdisciplinary modeling projects // *Ecosystems*. – 2002. – V. 5. – P. 376-384.
- Noy-Meir I.** Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs // *J. Ecol.* – 1975. – V. 63, № 2. – P. 459-481.
- Nyholm N.** A simulation model for phytoplankton growth and nutrient cycling in eutrophic, Shallow Lakes // *J. Ecol. Modelling*. – 1978. – V. 4. – P. 279-310.

- Odeh I.O.A., McBratney A.B., Chittleborough D.J.** Soil pattern recognition with fuzzy-c-means: application to classification and soil-landform interrelationship // *Soil Sci. Soc. Am. J.* – **1992**. – V. 56. – P. 505-516.
- Odum H.T.** *Environment, Power and Society*. – N.Y. et al.: John Wiley & Sons, **1971**. – 331 p.
- Odum H.T.** *Energy, ecology and economics* // *Ambio*. – **1973**. – V. 2, № 6. – P. 220-227.
- Odum H.T.** *System Ecology: an Introduction*. – N.Y. et al.: John Wiley & Sons, **1983**. – 644 p.
- Odum H.T.** *Environmental Accounting: Energy and Environmental Decision Making*. – N.Y.: John Wiley & Sons, Inc., **1996**. – 384 p.
- Odum H.T.** *Environment, Power and Society for the Twenty-First Century: The Hierarchy of Energy*. – N.Y.: Columbia Univ. Press, **2007**. – 432 p.
- Odum H.T., Pinkerton R.C.** Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum output in physical and biological systems // *Scientific American*. – **1955**. – V. 43. – P. 331-343.
- Oksanen L.** Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? // *Oikos*. – **2001**. – V. 94. – P. 27-38.
- Okubo A.** *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. – Berlin: Springer-Verlag, **1980**. – 254 p. (Biomathematics. – V. 10).
- Olson J.S.** Analog computer models for movement of nuclides through ecosystems // *Radioecology* / Ed. by V. Schultz, A. W. Klements. – Cincinnati (Ohio, USA): Van Nostrand Reinhold Publ., **1963**. – P. 121-125.
- Olson M.H., Watkinson A., Mackenzie A. et al.** Intuition and the logistic equation // *Trends in Ecology & Evolution (TREE)*. – **1992**. – V. 7, № 9. – P. 314.
- Orlói L.** *Multivariate Analysis in Vegetation Research*. – The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., **1975**. – 276 p. [2<sup>nd</sup> ed., 1978. – 451 p.]
- Pacala S.W., Canham C.D., Silander J.A. Jr.** Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator // *Can. J. For. Res.* – **1993**. – V. 23, № 10. – P. 1980-1988.
- Pacala S.W., Deutschman D.H.** Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function // *Oikos*. – **1995**. – V. 74. – P. 357-365.
- Pace M.L.** Prediction and the aquatic sciences // *Canad. J. of Fish. and Aquatic Sci.* – **2001**. – V. 58. – P. 63-72.
- Pachepsky Y.A., Giménez D., Crawford J.W., Rawls W.J.** Conventional and fractal geometry in soil science // *Fractals in Soil Science* / Ed. by Pachepsky Ya., Crawford J., Rawls W. – Amsterdam; N.Y.: Elsevier, **2000a**. – P. 7-18.
- Pachepsky Y.A., Giménez D., Crawford J.W., Rawls W.J.** Bibliography on applications of fractals in soil science // *Fractals in Soil Science* / Ed. by Pachepsky Ya., Crawford J., Rawls W. – Amsterdam; N.Y.: Elsevier, **2000b**. – P. 273-295.
- Pachepsky Y.A., Ritchie J.C.** Seasonal changes in fractal landscape surface roughness estimated from airborne laser altimetry data // *Int. J. Remote Sensing*. – **1998**. – V. 19. – P. 2509-2516.
- Pachepsky Y.A., Timlin D.** Water transport in soils as in fractal media // *J. Hydrology*. – **1998**. – V. 204, № 1. – P. 98-107.
- Palmer A.R.** Waltzing with asymmetry: is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step? // *BioScience*. – **1996**. – V. 46, № 7. – P. 518-532.
- Palmer A.R., Strobeck C.** Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*. – **1986**. – V. 17. – P. 391-421.

- Palmer A.R., Strobeck C.** Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited. – Edmonton (Alberta, Canada): Univ. Alberta, **2001**. – 77 p. – [http://www.biology.ualberta.ca/palmer.hp/pubs/03BookChapt/Palmer StrobeckChapt.pdf](http://www.biology.ualberta.ca/palmer.hp/pubs/03BookChapt/Palmer%20StrobeckChapt.pdf) (Development Instability. Causes and Consequences / Ed. by M. Polak. – Oxford [United Kingdom]: Oxford Univ. Press, **2003**. – P. 279-319).
- Parr A.E.** A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes // *Occass. Papers Bingham Oceanographic Collec.* – **1927**. – № 1. – p. 1–32.
- Partridge B.L., Pitcer T.J.** The sensory basis of fish schools // *J. Compar. Physiol.* – **1980**. – V. 135. – P. 315-325.
- Patten B.C.** A primer for ecological modeling and simulation with analog digital computers. // *System Analysis and Simulation in Ecology. V. 1* / Ed. by B. Patten. – N.Y.: Academic Press, **1971**. – P. 4-21.
- Patten B.C.** A simulation of the short grass prairie ecosystem // *Simulation*. – **1972**. – V. 19, № 6. – P. 177-186.
- Patton D.R.** A diversity index for quantifying habitat «edge» // *Wildlife Soc. Bull.* – **1975**. – V. 3, № 4. – P. 171-173.
- Pearl R.** *The Biology of Population Growth*. – N.Y.: Alfred A. Knopf, **1925**. – 260 p.
- Pearl R.** *Introduction to Medical Biometry and Statistics* / 2<sup>nd</sup> ed. – Philadelphia (PA): W.B. Saunders Co., **1930**. – 537 p.
- Pearl R., Reed L.J.** On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation // *Proc. National Acad. of Sci. USA*. – **1920**. – V. 6. – P. 275-288.
- Peierls R.** Model-making in physics // *Contemp. Phys.* – **1980**. – V. 21, № 1. – P. 3-17.
- Pennington L.A., Meehan T.D.** Influence of body size and environmental temperature on carbon dioxide production by forest centipedes from Southwestern North America // *Environmental Entomology*. – **2007**. – V. 36, № 4. – P. 673-680.
- Peters R.H.** *The Ecological Implications of Body Size*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, **1983**. – 329 p.
- Peters R.H.** *A Critique for Ecology*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, **1991**. – 384 p.
- Pianka E.R.** Сайт: [www.zo.utexas.edu/faculty/pianka/eric.html](http://www.zo.utexas.edu/faculty/pianka/eric.html). – URL.
- Pickett S.T.A., Collins S.L., Armesto J.T.** Models, mechanism and pathways of succession // *Bot. Rev.* – **1987**. – V. 53, № 3. – P. 335-371.
- Pielou E.C.** The concept of randomness in the patterns on mosaics // *Biometrics*. – **1965**. – V. 21, № 4. – P. 908-920.
- Pielou E.C.** *An Introduction to Mathematical Ecology*. – N.Y.: Wiley-Intersci. Publ., **1969**. – 286 p.
- Pielou E.C.** *Population and Community Ecology: Principles and Methods*. – N.Y.: Gordon and Breach, **1974**. – 424 p.
- Pielou E.C.** *Mathematical Ecology*. – N.Y. et al.: John Wiley & Sons, Ltd, **1977**. – 385 p.
- Pielou E.C.** The usefulness of ecological models: a stock-taking // *Q. Rev. Biol.* – **1981**. – V. 56. – P. 17-31.
- Plant Contamination. Modeling and Simulation of Organic Chemical Processes* / Ed. by Trapp S. & Mc Farlane J.C. – Boca Raton (Florida): Lewis Pub., **1995**. – 272 p.
- Polhill G.J., Parker D.C., Brown D.G., Grimm V.** Using the ODD protocol for describing three agent-based social simulation models of land use change // *J. of Artificial Societies and Social Simulation*. – **2008**. – V. 11, № 2/3. – <http://jasss.soc.surrey.ac.uk/11/2/3.html>.
- Polishchuk L.V.** Conservation priorities for Russian mammals // *Science*. – **2002**. V. 297. – P. 1123.

- Pool R.** Periodic, pseudoperiodic and chaotic population fluctuations // *Ecology*. – 1977. – V. 58, № 1. – P. 210-213.
- Pool R.** Is it healthy to be chaotic? // *Science*. – 1989. – V. 243, № 4891. – P. 604-607.
- Post H.R.** Simplicity in scientific theories // *British J. Philosophy of Sci.* – 1960. – V. 11, № 41. – P. 32-41.
- Post W.M., Emanuel W.R., Zinke P.J., Stangenberger A.G.** Soil carbon pools and world life zones // *Nature*. – 1982. – V. 298. – P. 156-159.
- Pounds J.A., Puschendorf R.** Clouded futures // *Nature*. – 2004. – V. 427. – P. 107-109.
- Preston F.W.** The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. – 1962. – V. 43, № 2. – P. 185-215.
- Proctor J.D., Larson B.M.H.** Ecology, complexity and metaphor // *BioScience*. – 2005. – V. 55, № 12. – P. 1065-1068.
- Pugh A.L. III.** DYNAMO. User's Manual. – Cambridge (MA); L.: MIT Press, 1970. – 73 p.
- Pykh Yu.A., Malkina-Pykh I.G.** The Method of Response Function in Ecology. – Southampton; Boston (UK): WIT Press, 2000. – 288 p. (Ser. Ecology. V. 7).
- Qian Wang, Meng Fan, Ke Wang.** Dynamics of a class of nonautonomous semi-ratio-dependent predator-prey systems with functional responses // *J. Math. Anal. Appl.* – 2003. – V. 278. – P. 443-471.
- Quetelet A., Verhulst P.F.** *Annuaire de l'Académie royale des sciences de Belgique*. – 1850. – V. 16. – S. 97-124.
- Quinn T.J., Deriso R.B.** *Quantitative Fish Dynamics*. – N.Y.: Oxford Univ. Press, 1999. – 560 p. [Biological Resource Management Series].
- Railsback S.F., Lytinen S.L., Jackson S.K.** Agent-based simulation platforms: review and development recommendations // *Simulation*. – 2006. – V. 82, № 9. – P. 609-623. – <http://www.humboldt.edu/~ecomodel/documents/ABMPlatformReview.pdf>.
- Rashevsky N.** *Mathematical Biophysics: Physico-Mathematical Foundations of Biology*. – Chicago: Univ. Press, 1938. – 340 p.
- Rechenberg I.** *Evolutionstrategie: Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution*. – Stuttgart: Fromman-Holzboog Verlag, 1973. – 170. (2<sup>nd</sup> ed. – 1993).
- Redetzke K.A., Van Dyne G.M.** A matrix model of a rangeland grazing system // *J. Range Manag.* – 1976. – V. 29, № 5. – P. 425-430.
- Redfield A.C.** On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton // *James Johnstone Memorial Volume / Ed. Daniel R.J.* – Liverpool (UK): Univ. Press, 1934. – P. 176-192.
- Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A.** The influence of organisms on the composition of seawater // *The Sea / Ed. M.N. Hill.* – N.Y.: Wiley Intersci., 1963. – V. 2. – P. 26-79.
- Renshaw E.** *Modelling Biological Populations in Space and Time*. – N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1991. – 350 p. (Cambridge Studies in Mathematical Biology).
- Rescigno A., Richardson I.W.** On the competitive exclusion principle // *Bull. Math. Biophysics*. – 1965. – V. 27. – P. 85-89.
- Resnick M.** *Turtles, Termites, and Traffic Jams: Explorations in Massively Parallel Microworlds (Complex Adaptive Systems)*. – Cambridge (MA): MIT Press, 1997. – 181 p.
- Resnick M., Wilensky U.** Diving into complexity: developing probabilistic decentralized thinking through role-playing activities // *J. of the Learning Sciences*. – 1998. – V. 7, № 2. – P. 153-171.
- Richards F.J.** A flexible growth function for empirical use // *J. Exp. Bot.* – 1959. – V. 10. – P. 290-300.

- Richardson G.P., Pugh A.L., III.** Introduction to System Dynamics Modeling with DYNAMO. – Waltham (MA): Pegasus Communications, **1981**. – 413 p.
- Ricker W.E.** Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Board Can.* – **1954**. – V. 11. – P. 559-623.
- Robock A., Oman L., Stenchikov G.L.** Nuclear winter revisited with a modern climate model and current nuclear arsenals: Still catastrophic consequences // *J. Geophys. Res.* – **2007a**. – V. 112. – D13107. – <http://www.agu.org/pubs/crossref/2007/2006JD008235.shtml> [рус. перевод: Робок А. и др. Ядерная зима в современной модели климата при существующих ядерных арсеналах: последствия по-прежнему катастрофичны. – [www.armscontrol.ru/pubs/nuclear-winter-revisited.pdf](http://www.armscontrol.ru/pubs/nuclear-winter-revisited.pdf)].
- Robock A., Oman L., Stenchikov G.L. et al.** Climatic consequences of regional nuclear conflicts // *Atm. Chem. Phys.* – **2007b**. – V. 7. – P. 2003-2012.
- Rogova T.V., Chizhikova N.A., Lyubina O.E. et al.** Spatial modelling of forest community features in the Volzhsko-Kamsky reserve // *Analyzing Ecological Data (Statistics for Biology and Health)*. – Berlin et al.: Springer, **2007**. – P. 633-646.
- Rosenberg A.** Instrumental Biology, or the Disunity of Science. – Chicago: Univ. of Chicago Press, **1994**. – 204 p.
- Rosenberg A.** Darwinian Reductionism, or How to Stop Worrying and Love Molecular Biology. – Chicago: Univ. of Chicago Press, **2006**. – 272 p.
- Rosenzweig M., MacArthur R.H.** Graphical representation of stability conditions of predator-prey interactions // *Amer. Naturalist*. – **1963**. – V. 97. – P. 209-223.
- Rozenberg G.S., Krestin S.V.** System of analytical models of processes of eutrophication in the reservoir (block approach) // Programme and Abstracts. 3<sup>rd</sup> Internat. Conf. on Reservoir Limnology and Water Quality. – České Budějovice (Czech Republic), **1997**. – P. 151.
- Rozenberg G.S., Shitikov V.K.** Expert system "REGION" as instrument of simulation of a large-scale ecosystems and reservoirs // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Междунар. конф. – Тольятти: ИЭВБ РАН, **1993**. – С. 264.
- Rozenberg G.S., Shitikov V.K., Morozov V.G.** Expert systems "RESERVOIR": methodology, methods and results // Programme and Abstracts. 3<sup>rd</sup> Internat. Conf. on Reservoir Limnology and Water Quality. – České Budějovice (Czech Republic), **1997**. – P. 152.
- Rozenblueth A., Wiener N., Bigelow J.** Behaviour, purpose and teleology // *Phil. Science*. – **1943**. – V. 10, № 1. – P. 18-24.
- Rübel E.A.** The replicability of ecological factors and the law of minimum // *Ecology*. – **1935**. – V. 16. – P. 336-341.
- Ruelle D., Takens F.** On the nature of turbulence // *Commun. Math. Phys.* – **1971**. – V. 20. – P. 167-192.
- Salski A.** Fuzzy knowledge-based models in ecological research // *Ecol. Modelling*. – **1992**. – V. 63. – P. 103-112.
- Salski A.** Fuzzy logic approach to data analysis and ecological modelling // Proc. of EUFIT99. – Aachen (Germany): Springer, **1999**. – [http://www.erudit.de/erudit/events/esit99/12571\\_p.pdf](http://www.erudit.de/erudit/events/esit99/12571_p.pdf).
- Salski A., Kandzia P.** Modelling support system for ecological application based on fuzzy logic // *Uncertainty in Intelligent Systems / Ed. by Bouchon-Meunier B. et al.* – Saint Louis (Missouri, USA); Amsterdam (North-Holland): Springer, **1993**. – P. 269-275.
- Salski A., Kandzia P.** Fuzzy sets and fuzzy logic in ecological modelling // *EcoSys*. – **1996**. – Bd. 4. – P. 85-98.
- Saltelli A., Tarantola S., Campolongo F., Ratto M.** Sensitivity Analysis in Practice: A Guide to Assessing Scientific Models. – N.Y.: John Wiley and Sons, **2004**. – 232 p.

- Sauer R.H.** A simulation model for grassland primary producer, phenology and biomass dynamics // Grassland Simulation Model / Ed. by Innis G.S. – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – P. 55-87.
- Savage V.M., Enquist B.J., West G.B.** Comment on "A critical understanding of the fractal model of metabolic scaling" // J. Exp. Biol. – **2007**. – V. 210, № 21. – P. 3873-3874.
- Savage V.M., Gillooly J.F., Woodruff W.H. et al.** The predominance of quarter-power scaling in biology // Functional Ecol. – **2004**. – V. 18. – P. 257-282.
- Saveliev A.A., Mukharamova S.S., Zuur A.F.** Analysis and modelling of lattice data // Analyzing Ecological Data (Statistics for Biology and Health). – Berlin et al.: Springer, **2007a**. – P. 321-338.
- Saveliev A.A., Mukharamova S.S., Chizhikova N.A. et al.** Spatially continuous data analysis and modelling // Analyzing Ecological Data (Statistics for Biology and Health). – Berlin et al.: Springer, **2007b**. – P. 341-363.
- Schaffer W.M., Ellner S., Kot M.** Effects of noise on some dynamical models in ecology // J. Math. Biol. – **1986**. – V. 24. – P. 479-523.
- Schieritz N., Milling P.** Modeling the forest or modeling the trees – a comparison of system dynamics and agent-based simulation // The 21<sup>st</sup> International Conference of the System Dynamics Society. – N.Y.: System Dynamics Society, **2003**. – 15 p. – <http://iswww.bwl.uni-mannheim.de/Forschung/pr/sd03/p-na.pdf>.
- Schneider D.C.** Quantitative Ecology: Spatial and Temporal Scaling. – San Diego (CA): Acad. Press, **1994**. – 395 p.
- Schneider D.C.** Applied scaling theory // Ecological Scale. Theory and Applications. – N.Y.: Columbia Univ. Press, **1998**. – P. 253-269.
- Schneider D.C.** Quantitative Ecology: Measurement, Models, and Scaling. 2<sup>nd</sup> Ed. – L.; San Diego (CA): Elsevier Inc., **2009**. – 432 p.
- Schreiberg M.M., Miles G.E., Holt D.A., Bula R.J.** Sensitivity analysis of SIMED // Agron. J. – **1978**. – V. 70, № 1. – P. 105-108.
- Schwartz J.** The pernicious influence of mathematics on science // Logic, Methodology and Philosophy of Science. Proc. 1960 Inter. Cong. / Ed. by E. Nagel et al. – Stanford: Univ. Press, **1962**. – P. 356-360.
- Schwefel H.-P.** Numerische Optimierung von Computer-Modellen mittels der Evolutionsstrategie: mit einer vergleichenden Einführung in die Hill-Climbing und Zufallsstrategie. – Basel (Switzerland): Birkhaeuser Verlag, **1977**. – 390 p.
- Scienceman D.M.** Energy and emergy // Environmental Economics: The Analysis of a Major Interface / Ed. by G. Pillet, T. Murota. – Geneva: R. Leimgruber, **1987**. – P. 257-276.
- Scienceman D.M.** Letters to the Editor: Emergy definition // Ecol. Engineering. – **1997**. – V. 9. – P. 209-212.
- Self-organizing Methods in Modeling: GMDH Type Algorithms / Ed. by S.J. Farlow. – N.Y.; Basel: Marcel Decker Inc., **1984**. – 350 p. (Statistics: Textbooks and Monographs, V. 54).
- Seligman N.G.** A critical appraisal of some grassland models // Critical Evaluation of systems Analysis in Ecosystems Research and Management. – Wageningen: Centre for Agricult. Publ. and Document., **1976**. – P. 60-97.
- Shannon C.** Mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. – **1948**. – V. 27. – P. 379-423, 623-656.
- Shannon R.E.** Systems Simulation: The Art and Science. – N.Y.: Prentice Hall, **1975**. – 368 p.
- Shannon R.E.** Introduction to the art and science of simulation // Proceedings of 1998 Winter Simulation Conference (WSC '98), December 13-16, 1998. – Washington (DC): ACM, **1998**. – P. 7-14.

- Shapiro A.P., Frisman E.Y., Skaletskaya E.I.** Modelling dynamics and optimal exploitation of the population of the deer *Cervus nippon* // Ecol. Modelling. – **1984**. – V. 26. – P. 41-44.
- Shaw C., Chertov O., Komarov A. et al.** Application of the forest ecosystem model EFIMOD 2 to jack pine along the Boreal Forest Transect Case Study // Canad. J. Soil Sci. – **2006**. – V. 86, № 2 – P. 171-185.
- Sheppard C.W.** The theory of the study of transfer within a multicompartment system using isotropic tracers // J. Appl. Physiol. – **1948**. – V. 19. – P. 70-76.
- Shugart H.H.** Terrestrial Ecosystems in Changing Environments. – Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press, **1998**. – 551 p. (Ser. Cambridge Studies in Ecology).
- Shugart H.H., Hett J.M.** Succession: similarities of species turnover rates // Science. – **1973**. – V. 180, № 4093. – P. 1379-1381.
- Shugart H.H., West D.C.** Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the Chestnut Blight // J. Environ. Manag. – **1977**. – V. 5. – P. 161-179.
- Silov E.A.** The use of two lumped models for the analysis of consequences of external influences on the lake Baikal ecosystem // Ecol. Modelling. – **1999**. – V. 121. – P. 103-113.
- Silov E.A., Oh I.H.** Exergy: Preliminary results of a experimental laboratory verification of its applicability in applied ecology // J. Natural Sci. – **2002**. – V. 12. – P. 61-67.
- Silov E.A., Oh I.H.** Aquatic ecosystem assessment using exergy // Ecol. Indicators. – **2004**. – V. 4. – P. 189-198.
- Silva J.F., Raventos J., Caswell H.** Population responses to fire in a tropical savanna grass *Andropogon semiberis*: A matrix model approach // J. Ecol. – **1991**. – V. 79. – P. 345-356.
- Simberloff D.** A succession of paradigms in ecology: Essentialism to materialism and probabilism // Synthese (Springer Netherlands). – **1980**. – V. 43, № 1. – P. 3-39.
- Simberloff D.** The sick science of ecology: symptoms, diagnosis and prescription // Eidema. – **1981**. – V. 1. – P. 49-54.
- Simpson E.H.** Measurement of diversity // Nature. – **1949**. – V. 163. – P. 688. [рус. перевод: Симпсон Э.Х. Измерение разнообразия / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Самарская Лука: Бюл. – **2007**. – Т. 17, № 3(21). – С. 585-587].
- Slutsky E.** Ueber stochastische Asymptoten und Grenzwerte // Metron (Padova). – **1925**. – V. 5, № 3. – P. 3-89.
- Smit P.** The zoological dissertations of Linnaeus // Svenska Linnésällskapets Årsskrift for 1978. – **1979**. – P. 118-136.
- Smith N.F., Street D.J.** The use of Balanced Incomplete Block designs in designing randomized response surveys // Austral. & New Zealand J. Statist. – **2003**. – V. 45, № 6. – P. 181-194.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.** Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. – N.Y.: Freeman, **1981**. – 887 p.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A.** Principles of Numerical Taxonomy. – San Francisco; L.: Freeman, **1963**. – 359 p.
- Souissi S., Ginot V., Seuront L., Shin-Ichi Uy.** Using MultiAgent systems to develop individual-based models for Copepods: consequences of individual behavior and spatial heterogeneity on the emerging properties at the population scale // Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology / Ed. by Seuront L., Strutton P.G. – Boca Raton: CRC Press, **2003**. – P. 523-542.
- Starfield A.M.** Qualitative, rule-based modeling // BioScience. – **1990**. – V. 40. – P. 601-604.
- Starfield A.M.** A pragmatic approach to modeling for wildlife management // J. Wildl. Manage. – **1997**. – V. 61. – P. 261-270.

- Starfield A.M., Bleloch A.L.** Expert systems. An approach to problems in ecological management that are difficult to quantify // *J. Environ. Manage.* – **1983**. – V. 16, № 3. – P. 261-268.
- Starfield A.M., Bleloch A.L.** *Building Models for Conservation and Wildlife Management.* – N.Y.: MacMillan; London: Collier Macmillan, **1986**. – 253 p. (Ser. Biological Resource Management; 2<sup>nd</sup> ed. Edina (MN): Burgess, 1991. – 253 p.).
- Starfield A.M., Farm B.P., Taylor R.H.** A rule-based ecological model for the management of an estuarine lake // *Ecol. Modelling.* – **1989**. – V. 46. – P. 107-119.
- Starfield A.M., Owen-Smith N., Bleloch A.L.** A rule-based population model for adaptive management // *S. Afr. J. Wildl. Res.* – **1985**. – V. 15, № 2. – P. 59-62.
- Starfield A.M., Roth J.D., Ralls K.** "Mobbing" in Hawaiian monk seals: the value of simulation modeling in the absence of apparently crucial data // *Conserv. Biol.* – **1995**. – V. 9, № 1. – P. 166-174.
- Starfield A.M., Smith K.A., Bleloch A.L.** How to Model it: Problem Solving for the Computer Age. – N.Y.: McGraw-Hill, **1990**. – 206 p.
- Stauffer D., Aharony A.** *Introduction to Percolation Theory.* – London: Taylor & Francis, **1992**. – 91 p.
- Steiguer J.E. de.** *The Age of Environmentalism.* – Boston (USA): WCB/McGraw-Hill, **1997**. – 202 p.
- Steinhorst R.K.** Parameter identifiability, validation, and sensitivity analysis of large system models // *Systems Analysis of Ecosystems* / Ed. Innis G.S., O'Neill R.V. – Fairland; Maryland: Int'l Cooperative Publ. House, **1979**. – P. 33-58.
- Steinhorst R.K., Hunt H.W., Innis G.S., Haydock K.P.** Sensitivity analysis of the ELM model // *Grassland Simulation Model.* – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – P. 231-255.
- Stevens S.S.** On the theory of scales of measurement // *Science.* – **1946**. – V. 103. – P. 677-680.
- Stevens S.S.** *Mathematics, measurement, and psychophysics* // *Handbook of Experimental Psychology.* – N.Y.: Wiley, **1950**. – P. 1-49.
- Svirezhev Y.M., Voinov A.A.** A shallow lake as a dynamic system // *Ecosystem Dynamics in Freshwater Wetlands and Shallow Water Bodies* / Ed. by D.O. Logofet, N.K. Luckyanov. – M.: UNEP/ SCOPE, U.S.S.R. Academy of Sciences, **1982**. – V. 2. – P. 156-173.
- Suarez M.L., Ghermandi L., Kitzberger T.** Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends // *J. Ecol.* – **2004**. – V. 92. – P. 954-966.
- Sugihara G., May R.M.** Applications of fractals in ecology // *Trends in Ecol. and Evol.* – **1990**. – V. 5. – P. 79-86.
- Sutrop U., Kull K.** *Theoretical Biology in Estonia.* – Tallin: Valgus, **1985**. – 28 p.
- Systems Analysis of Ecosystems / Ed. by Innis G.S., O'Neill R.V. – Totnes (Devon, UK): Internat. Co. Pub. House, **1979**. – 402 p. (Statistical Ecology Series).**
- Tanner J.T.** The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations // *Ecology.* – **1975**. – V. 56. – P. 855-867.
- Tansley A.G.** The classification of vegetation and the concept of development // *J. Ecol.* – **1920**. – V. 8. – P. 118-144.
- Terna P.** Agent based artificial experiments in social science with jESOF // *J. Social Complexity.* – **2007**. – V. 3. – P. 75-84. – <http://www.bancaditalia.it/studiricerche/seminari/2007/0020307>.
- Tester J.R., Starfield A.M., Frelich L.E.** Modeling for ecosystem management in Minnesota pine forests // *Biol. Conserv.* – **1997**. – V. 80. – P. 313-324.



- The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940. A Collection of Works by Volterra, Kostitzin, Lotka and Kolmogoroff / Eds. Scudo F.M., Ziegler J.R. – Berlin; N.Y.: Springer Verlag, **1978**. – 420 p.
- The Philosophy of Ecology: from Science to Synthesis / Ed. by D.R. Keller, F.B. Golley. – Athens: Univ. Georgia Press, **2000**. – 392 p.
- The Structure of Scientific Theories Ed. by F. Suppe. – London; Urbana: Univ. of Illinois Press, **1974**. – 660 p.
- Thompson P.** The Structure of Biological Theories. – Albany; N.Y.: State Univ. of New York Press, **1989**. – 148 p. (SUNY Series in Philosophy and Biology).
- Tilman D.** Niche tradeoff, neutrality and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion and community assembly // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – **2004**. – V. 101, № 30. – P. 10854-10861.
- Tomovic R.** Sensitivity Analysis of Dynamic Systems. – N.Y.: McGraw-Hill, **1963**. – 149 p.
- Toon O.B., Robock A., Turco R.P.** Environmental consequences of nuclear war // Physics Today. – **2008**. – V. 61, № 12. – P. 37-42.
- Toon O.B., Robock A., Turco R.P. et al.** Consequences of regional-scale nuclear conflicts // Science. – **2007**. – V. 315. – P. 1224-1225.
- Turchin P.** Fractal analysis of movement: a critique // Ecology. – **1996**. – V. 77, № 7. – P. 2086-2090.
- Turchin P.** Quantitative Analysis of Movement. – Sunderland (MA): Sinauer Ass., **1998**. – 406 p.
- Turchin P.** Complex Population Dynamics: A Theoretical / Empirical Synthesis. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **2003**. – 456 p. (Monographs in Population Biology).
- Turchin P., Getz W.M., Taneyhill D.E.** The logistic equation revisited: final installment // Trends in Ecology & Evolution (TREE). – **1993**. – V. 8, № 2. – P. 68-70.
- Turchin P., Hanski I.** Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models // Ecology Letters. – **2001**. – V. 4. – P. 267-276.
- Turchin P., Oksanen L., Ekerholm P. et al.** Are lemmings prey or predators? // Nature. – **2000**. – V. 405. – P. 562-564.
- Turkington R., Harper J.L.** The growth distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. II. Inter- and intra-specific contact // J. Ecol. – **1979**. – V. 67, № 1. – P. 201-218; 219-230.
- Turner M.G., Wu Y., Wallace L.L. et al.** Simulating winter interactions among ungulates, vegetation and fire in northern Yellowstone Park // Ecol. Applications. – **1994**. – V. 4. – P. 472-496.
- Tyutyunov Yu., Senina I., Arditi R.** Clustering due to acceleration in the response to population gradient: a simple self-organization model // Amer. Naturalist. – **2004**. – V. 164, № 6. – P. 722-735.
- Tyutyunov Yu., Titova L., Arditi R.** Predator interference emerging from trophotaxis in predator-prey systems: an individual-based approach // Ecol. Complexity. – **2008**. – V. 5, № 1. – P. 48-58.
- Uchmanski J.** What promotes persistence of a single population: an individual-based model // Ecol. Modelling. – **1999**. – V. 115. – P. 227-241.
- Uchmanski J.** Resource partitioning among competing individuals and population persistence: an individual-based model // Ecol. Modelling. – **2000a**. – V. 131. – P. 21-32.
- Uchmanski J.** Individual variability and population regulation: an individual-based model // Oikos. – **2000b**. – V. 90. – P. 539-548.

- Uchmanski J., Grimm V.** Individual-based modelling in ecology: What makes the difference? // *Trends in Ecology & Evolution (TREE)*. – **1996**. – V. 11. – P. 437-441.
- Uchmanski J., Grimm V.** Individual-based modelling: What is the difference? Reply // *Trends in Ecology & Evolution (TREE)*. – **1997**. – V. 12. – P. 112.
- Uhlenbeck G.E., Ornstein L.S.** On the theory of the Brownian motion // *Phys. Rev.* – **1930**. – V. 36. – P. 823-841.
- Ulanowicz R.E.** *Ecology, the Ascendent Perspective*. – N.Y.: Columbia Univ. Press, **1997**. – 201 p.
- Ulanowicz R.E., Jørgensen S.E., Fath B.D.** Exergy, information and aggradation: An ecosystem reconciliation // *Ecol. Modelling*. – **2006**. – V. 198. – P. 520-525.
- Underwood A.J.** Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology // *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*. – **1981**. – V. 19. – P. 513-605.
- Underwood A.J.** *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, **1997**. – 504 p.
- Usher M.B.** A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests // *J. of Appl. Ecol.* – **1966**. – V. 3, № 3. – P. 355-367.
- Usher M.B.** A matrix model for forest management // *Biometrics*. – **1969**. – V. 25, № 3. – P. 309-315.
- Usher M.B.** 1972. Developments in the Leslie matrix model // *Mathematical Models in Ecology*. – London; Oxford: Blackwell Sci. Publ., **1972**. – P. 29-60.
- Utida S.** Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system // *Ecology*. – **1957**. – V. 38, № 3. – P. 442-449.
- Vaganov E.A., Hughes M.K., Kirilyanov A.V. et al.** Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia // *Nature*. – **1999**. – № 400. – P. 149-151.
- Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V.** *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments*. – Berlin etc.: Springer-Verlag, **2006**. – 354 p. (Ser. Ecological Studies. V. 183).
- Vandermeer J.H., Goldberg D.E.** *Population Ecology: First Principles*. – Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, **2003**. – 296 p.
- Van Dyne G.M.** *Ecosystems, Systems Ecology and Systems Ecologists*. Oak Ridge National Laboratory Report ORNL 3957. – Oak Ridge (Tennessee): ORNL, **1966a**. – 31 p.
- Van Dyne G.N.** Application and integration of multiple linear regression and linear programming in renewable resource analyses // *J. Range Manag.* – **1966b**. – V. 19, № 3. – P. 356-362.
- Van Dyne G.M.** *Grassland Management, Research and Teaching Viewed in a Systems Context*. Range Sci. Depart., sci. ser. № 3. – Fort Collins: Colorado State Univ., **1969**. – 39 p.
- Van Dyne G.M.** An Overview of the Ecology of the Great Plains Grasslands with Special Reference to Climate and its Impact. Tech. Rept. № 290. – N.Y.: Grassland Biome, U.S. Int. Biol. Program, **1975**. – 93 p.
- Van Dyne G.M.** Foreword: Perspectives on the ELM model and modelling efforts // *Grassland Simulation Model / Ed. by Innis G.S.* – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – P. V-XXVI.
- Van Dyne G.M., Dyer M.I.** A general view of grasslands – a human and ecological perspective // *Analysis of Structure, Function and Utilization of Grassland Ecosystems*. Proposal Submitted to the National Science Foundation. – Fort Collins: Colorado State Univ., **1973**. – P. 38-57.
- Van Dyne G.M., Jameson D.A., French N.R.** *Analysis of Structure and Function of Grassland Ecosystems. A Progress Report and a Continuation Proposal*. – Fort Collins: Colorado State Univ., **1970**. – 700 p.

- Van Keulen H. C.T.** De Wit (1924-1993) // 40 Years Theory and Model at Wageningen UR. – Wageningen (The Netherlands): Wageningen Univ. and Res. Centre, **2008**. – P. 55-57.
- Van Oijen M., Agren G.I., Chertov O. et al.** Methodology for the application of process-based models to analyses changes in European forest growth // Causes and Consequences of Forest Growth Trends in Europe. Results of the Recognition Project / Ed. by Kahle H.P. – Leiden: Brill, **2008a**. – P. 67-80. (European Forest Institute Research Reports, 21).
- Van Oijen M., Agren G.I., Chertov O. et al.** Evaluation of past and future changes in European forest growth by means of four process-based models // Causes and Consequences of Forest Growth Trends in Europe. Results of the Recognition Project / Ed. by Kahle H.P. – Leiden: Brill, **2008b**. – P. 183-199. (European Forest Institute Research Reports, 21).
- Vapnik V.N.** Statistical Learning Theory. – N.Y.: John Wiley, **1998**. – 732 p.
- Verhulst P.F.** Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement // Correspondance Mathématique et Physique. – **1838**. – V. 10. – S. 113-121.
- Verhulst P.F.** Recherches Mathématiques sur la Loi de l'Accroissement de la Population // Nouveaux Memoires de l'Academie Royale dès Sciences et de Belles Lettres de Bruxelles. – **1845**. – V. 18, Art. 1. – S. 1-45. (Mathematical Researches into the Law of Population Growth Increase).
- Vernadsky V.I.** Sur la pression de la matière vivante dans la biosphère/ Compte Rendu Acad. Sci. Paris. – **1925**. – V. 120. – P. 2079-2081. [Вернадский В.И. Живое вещество и биосфера. – М.: Наука, **1994**. – С. 603-604].
- Vičzek T.** Fractal Growth Phenomena. – N.Y. et al.: World Scientific, **1989**. – 355 p.
- Vittikh V.A.** Engineering theories as a basis for integrating deep engineering knowledge // Artificial Intelligence in Engineering. – **1997**. – V. 11, № 1. – P. 25-30.
- Voinov A.A.** Paradoxes of sustainability // Журн. общ. биол. – **1998**. – Т. 59, № 2. – С. 209-218. – [http://www.uvm.edu/giee/AV/PUBS/PARADOX/Sust\\_Par.html](http://www.uvm.edu/giee/AV/PUBS/PARADOX/Sust_Par.html).
- Vollenweider R.A.** Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication OECD. – Paris: Tech Report DA 515C1168 27, **1968**. – 250 p.
- Vollenweider R.A.** Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology // Scetweiz. A. Hyorol. – **1975**. – V. 37. – P. 53-84.
- Volterra V.** Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // Nature. – **1926a**. – V. 118. – P. 558-560.
- Volterra V.** Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei. – **1926b**. – Ser. VI, vol. 2. – P. 31-113.
- Volterra V.** Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. – Paris: Gauthier-Villars, **1931**. – 214 p.
- Wagensberg J.** El descubridor de fractales. Benoit Mandelbrot (1924-2010) // La Vanguardia. – **2010**. 20 October. – P. 37.
- Wald A.** Sequential Analysis. – N.Y.: John Wiley & Sons, **1947**. – 212 p.
- Walker B.H.** The systems approach to ecological research // Proceedings of the Grassland Society of Southern Africa. – **1978**. – V. 13, № 1. – P. 17-20.
- Waltho N., Kolasa J.** Organization of instabilities in multispecies systems: a test of hierarchy theory // Proc. National Acad. of Sci. USA. – **1994**. – V. 91. – P. 1682-1685.
- Wangersky P.J., Cunningham W.J.** Time lag in prey-predator population model // Ecology. – **1957**. – V. 38, № 1. – P. 136-139.
- Ward J.H. Jr.** Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. Amer. Statist. Assoc. – **1963**. – V. 58. – P. 236-244.
- Weaver J.E., Clements F.E.** Plant Ecology. – N.Y.: McGraw-Hill, **1929**. – 520 p.

- Webb J.K.** Are the laws of nature changing with time? // *Physics world*. – 2003. – № 4. – P. 33-38.
- Weiss G.** Multiagent Systems: A Modern Approach to Distributed Artificial Intelligence. – Cambridge (MA): MIT Press, 2000. – 648 p.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.** A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. – 1997. – V. 276. – P. 122-126.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.** The fourth dimension of life: Fractal geometry and allometric scaling of organisms // *Science*. – 1999. – V. 284. – P. 1677-1679.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.** A general allometric model of ontogenetic growth // *Nature*. – 2001. – V. 413. – P. 628-631.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.** Growth models based on first principles or phenomenology? // *Functional Ecol.* – 2004. – V. 18. – P. 188-196.
- West G.B., Savage V.M., Gillooly J. et al.** But why *does* metabolic rate scale with body size? (Brief communication) // *Nature*. – 2003. – V. 421. – P. 713.
- Westhoff V., Maarel E. van der.** The Braun-Blanquet approach // *Handbook of Vegetation Science*. Pt. 5. Ordination and Classification of Vegetation. – The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1973. – P. 617-726.
- Westman W.E., Peet R.K.** Robert H. Whittaker (1920-1980): The man and his work // *Vegetatio*. – 1982. – V. 48. – P. 97-122.
- Whittaker R.H.** A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern // *Ecol. Monogr.* – 1953. – V. 23, № 1. – P. 41-78.
- Whittaker R.H.** Dominance and diversity in land plant communities // *Science*. – 1965. – V. 147, № 3655. – P. 250-260.
- Whittaker R.H.** Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. – 1972. – V. 21. – P. 213-251. [рус. перевод: Уиттекер Р. Эволюция и измерение видового разнообразия // Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 297-330.]
- Whittaker R.H.** Direct gradient analysis: techniques // *Handbook of Vegetation Science*. Part 5. Ordination and Classification of Vegetation. – Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1973. – P. 7-30. [рус. перевод: Уиттекер Р. Прямой градиентный анализ: техника // Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – С. 73-97.]
- Whittaker R.H.** Climax concept and recognition // *Handbook of Vegetation Science*. Part 8. Vegetation Dynamics. – Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1974. – P. 137-154.
- Whittaker R.H.** Evolution of species diversity in land communities // *Evol. Biol.* – 1977. – V. 10. – P. 1-67.
- Whittaker R.H., Levin S.A.** The role of mosaic phenomena in natural communities // *Theor. Popul. Biol.* – 1977. – V. 12, № 2. – P. 117-139.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B.** Niche, habitat and ecotype // *Amer. Naturalist*. – 1973. – V. 107. – P. 321-338.
- Wiener N.** Cybernetics: or Control and Communication in the Animal and the Machine. – Paris: Hermann et Cie; Cambridge (Mass.): The MIT Press; N.Y.: Wiley, 1948. – 194 с. (Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. – М.: Сов. радио, 1968. – 326 с.).
- Wiens J.A., Crist T.O., With K.A., Milne B.T.** Fractal patterns of insect movement in micro-landscape mosaics // *Ecology*. – 1995. – V. 76. – P. 663-666.

- Wilensky U.** NetLogo (computer software). – Evanston (IL): Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, **1999**. – <http://ccl.northwestern.edu/netlogo>.
- Wilensky U.** Modeling nature's emergent patterns with multi-agent languages // Proceedings of EuroLogo 2001 / Ed. by G. Futschek. – Linz (Austria), **2001**. – P. 1-10.
- Wilensky U.** NetLogo. Ising model (computer software). – Evanston (IL): Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, **2003**. – <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Ising>.
- Williams C.B.** Application of the Richard's function to characterize growth potential for different biological types of cattle [abstract] // J. Anim. Sci. – **2002**. – V. 80, Suppl. 1/J. – P. 213.
- Williams R.B.** Computer simulation of energy flow in Cedar Bog Lake, Minnesota, based on the classical studies of Lindeman // System Analysis and Simulation in Ecology / Ed. by B. Patten. – **1971**. – P. 543-582.
- Wilson E.O.** Sociobiology: The New Synthesis. – Cambridge (Massachusetts): Harvard Univ. Press, **1975**. – 697 p.
- Wimsatt W.C.** Reductionist research strategies and their bias in the units of selection controversy // Conceptual Issues in Ecology / Ed. by E. Saarinen. – Dordrecht; Boston; London: Dordrecht Reidel Publ. Co., **1982**. – P. 181-214.
- Wimsatt W.C.** Reductionism and its heuristics: making methodological reductionism honest // Synthese (Springer Netherlands). – **2006**. – V. 151, № 5. – P. 445-475.
- Wit C.T. de, Goudriaan J.** Simulation of Ecological Processes. – Wageningen: Centre for Agriculture. Publ. and Document., **1974**. – 167 p.
- Wit C.T. de, Keulen H. van.** Simulation of Transport Processes in Soils. – Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, **1972**. – 120 p.
- Wit C.T. de, Keulen H. van.** Modelling production of field crops and its requirements // Geoderma. – **1987**. – V. 40. – P. 254-265.
- Wit C.T. de, Penning de Vries F.W.T.** Crop growth models without hormones // Neth. J. Agric. Sci. – **1983**. – V. 31. – P. 313-323.
- With K.A.** Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure // Landscape Ecol. – **1994**. – V. 9. – P. 25-36.
- Wolk F., Seuront L., Yamazaki H., Leterme S.** Comparison of biological scale resolution from CTD and microstructure measurements // Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology / Ed. by Seuront L., Strutton P.G. – Boca Raton: CRC Press, **2003**. – P. 3-16.
- Woodger J.H.** The Axiomatic Method in Biology. – L.: Cambridge Univ. Press, **1937**. – 174 p.
- Woodiwiss F.S.** The biological system of stream classification used by the Trent River Board // Chem. and Ind. – **1964**. – V. 11. – P. 443-447.
- Woodmansee R.G.** Critique and analyses of the grassland ecosystem model ELM // Grassland Simulation Model / Ed. by Innis G.S. – N.Y. etc.: Springer-Verlag, **1978**. – P. 256-281.
- Woodwell G.M.** Effects of ionizing radiation on terrestrial ecosystems // Science. – **1962**. – V. 138. – P. 572-577.
- Woodwell G.M.** The ecological effects of radiation // Scientific American. – **1963**. – V. 208, № 6. – P. 40-49.
- Wooldridge M.** An Introduction to Multi-Agent Systems. – N.Y. et al.: John Wiley & Sons Ltd, **2002**. – 366 p.
- Wright E.M.** A non-linear difference-differential equation // J. Reine und angew. Math. – **1955**. – V. 194. – P. 66-87.

- Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K.** Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (intraspecific competition among higher plants XI) // J. of Biol. (Osaka City Univ.). – **1963**. – V. 14. – P. 107-129.
- Yodzis P.** Introduction to Theoretical Ecology. – N.Y.: Harper & Row, **1989**. – 384 p.
- Yourdon E.** Modern Structured Analysis. – N.Y.: Prentice-Hall PTR, **1988**. – 688 p.
- Yule G.U.** On a method of investigating periodicities in disturbed series, with special reference to Wolfer's sunspot numbers // Philisoph. Transact. Royal Soc. of London. Ser. A. – **1927**. – V. 226. – P. 267-298.
- Zadeh L.A.** Fuzzy sets // Information and Control. – **1965**. – V. 8, № 3. – P. 338-353.
- Zaitsev V.** Analog modeling as a base component for forecasting the consequences caused by climatic changes // Second International Conference on Earth System Modelling (ICESM). Abstracts. – **2007**. – V. 1. – ICESM2007-A-00155.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. et al.** Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // Amer. Naturalist. – **1991**. – V. 138, № 4. – P. 797-810.
- Zhang Y., Ma K., Anand M., Fu B.** Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? // Oikos. – **2006**. – V. 115. – P. 81-88.
- Zhirmunsky A.V., Kuzmin V.I.** Critical Levels in the Development of Natural Systems. – Berlin et al.: Springer-Verlag, **1988**. – 170 p.
- Zobel K., Zobel M.** A new null hypothesis for measuring the degree of plant community organization // Vegetatio. – **1988**. – V. 75. – P. 17-25.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Meesters E.H.W.G.** A Beginner's Guide to R. – N.Y.: Springer, **2009b**. – 216 p. (Ser. Use R).
- Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M.** Analysing Ecological Data. – Berlin et al.: Springer Sci., **2007**. – 680 p. (Ser.: Statistics for Biology and Health).
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J. et al.** Mixed Effects Models in Ecology with R. – N.Y.: Springer-Verlag, **2009a**. – 574 p. (Statistics for Biology and Health).

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Глава 7.</b> Принципы создания естественнонаучных теорий	<b>3</b>
1. Основные черты теоретических исследований в биологии	<b>3</b>
2. Аксиоматический подход	<b>20</b>
3. Содержательный (физический) подход	<b>24</b>
4. Системный подход	<b>48</b>
5. О «парадоксах жизни» и их приложении к теоретической экологии	<b>53</b>
6. Некоторые выводы	<b>60</b>
<b>Глава 8.</b> Примеры некоторых теоретических построений в экологии	<b>62</b>
1. Теория по П. Юхачу-Наги	<b>63</b>
2. Теория по Крису Г. Ван Лиувену	<b>68</b>
3. Теория по В.И. Василевичу	<b>71</b>
4. Теория по Б.М. Миркину	<b>76</b>
5. Теория по А.Ф. Алимову	<b>80</b>
6. Теория по В.С. Ипатову и Л.А. Кириковой	<b>87</b>
7. Теории <i>a la modern</i>	<b>90</b>
<b>Глава 9.</b> «Основание» экологической теории	<b>95</b>
1. Первоначальный эмпирический базис	<b>95</b>
2. Идеализированный объект	<b>111</b>
3. Система фундаментальных понятий	<b>117</b>
4. Процедуры измерения	<b>120</b>
Шкала наименований	<b>129</b>
Шкала порядка	<b>129</b>
Шкала интервалов	<b>131</b>
Шкала отношений	<b>131</b>
Измерение средних величин	<b>135</b>
5. Правила действия над экологическими величинами	<b>141</b>
<b>Глава 10.</b> «Ядро» экологической теории	<b>145</b>
1. Экологические константы	<b>145</b>
2. Система законов	<b>168</b>
О возможности формализации процесса «открытия законов»	<b>170</b>
Законы потенциальной эффективности экосистем	<b>178</b>
Принцип лимитирующих факторов Либиха–Шелфорда	<b>181</b>
Закон критических величин фактора	<b>182</b>
Принцип агрегации особей Олли	<b>183</b>
Закон максимизации размера целостной стаи	<b>186</b>
Коллективный поиск и обнаружение «пятен» пищи	<b>187</b>
Коллективная защита от хищника	<b>189</b>
Сохранение целостности <i>m</i> -стаи	<b>193</b>
Стохастическая модель целостной стаи	<b>195</b>

---

Принцип конкурентного исключения Гаузе	198
Модель конкуренции нескольких популяций за ресурс	200
Законы системы «хищник–жертва» Вольтерра	205
Оптимизационная модель выживания сообщества, потребляющего ограниченный ресурс	207
Пример 10.2.1. <i>Закон оптимизации предотвращения катаклизмов</i>	208
3. Законы сохранения	212
4. Принципы симметрии	224
5. Законы связи новых и старых теорий	228
<b>Глава 11. «Вершина» экологической теории</b>	<b>239</b>
1. Объяснение совокупности известных эмпирических фактов Сукцессия в травосмесьях	239 243
2. Предсказание новых явлений	259
3. Общая интерпретация основного содержания теории	262
<b>Заключение</b>	<b>269</b>
Портреты и фотографии заимствованы из следующих источников	284
Литература	327

---

**Розенберг Геннадий Самуилович**

**Введение в теоретическую экологию**

**В 2-х т. Издание 2-е, исправленное и дополненное. Т. 2**

Технический редактор *О.Л. Носкова*

Верстка и оригинал-макет *Г.С. Розенберга* и *И.В. Пантелеева*

**Издательство «Кассандра»**

445061, Гольяпти, ул. Индустриальная, 7

Тел./факс. (8482) 570-004

Подписано в печать с оригинал макета 20.09.2013 г.

Формат 60x90 1/16 Печать офсетная Усл.печ.л. 1,5

Тираж 100 экз. Заказ № 105

Отпечатано в типографии ООО «Кассандра»