



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 2 (48). Июнь, 2023

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК УДК 574.32+51-76

О МОДЕЛИРОВАНИИ МЕТАПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

РОЗЕНБЕРГ
Геннадий Самуилович

доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, genarozenberg@yandex.ru

КОСТИНА
Наталья Викторовна

доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, knva2009@yandex.ru

РОЗЕНБЕРГ
Анастасия Геннадьевна

кандидат биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, chicadivina@yandex.ru

Ключевые слова:
диффузные модели
агентно-ориентированные миграция
конкуренция
неоднородная среда
популяционные волны

Аннотация: Представлены три парадигмы познания мира: лапласовский детерминизм, стохастизм и хаос-самоорганизация (неопределенность в динамике поведения объектов живой природы). Обсуждается становление математической теории динамики популяций в рамках этих трех парадигм. Метапопуляция – пространственно структурированная популяция, которая сохраняется во времени как набор пространственно-разделенных, локальных, взаимодействующих популяций с ограниченным расселением между ними. Принцип миграции – основной механизм, отличающий теорию метапопуляций от стандартной теории динамики популяций, анализирующей смертность и рождаемость внутри отдельной популяции. Компромисс между конкуренцией и колонизацией позволяет сосуществовать конкурирующим видам в неоднородной среде. Количественные подходы позволяют учитывать другие механизмы и более общие пространственные вариации. Обсуждаются стохастические и детерминированные модели динамики метапопуляций (точечные (параметры меняются только по одной переменной), диффузные (учет диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниями) и агентно-ориентированные модели (основаны на индивидуальном поведении объектов-агентов и оперируют усредненными для группы сходных объектов значениями параметров) и др.). Основными свойствами индивидуумов-агентов являются: «интеллектуальность» (обучаемость), расположение во времени и пространстве (задается некоторая «среда обитания»), наличие жизненной цели.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 21 июня 2023 года

Введение

Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число взаимосвязанных качеств. Поэтому аналитические модели отдельных их качеств не адекватны им, а имитационные модели достаточно большой совокупности их качеств весьма сложны¹ и недостаточно общи.

Три парадигмы (учения) «правят миром» (на рис. 1 схематично представлены три парадигмы познания мира (Розенберг, 2022,

¹ Пионеры кибернетики, мексиканский физиолог и врач А. Розенблют (Arturo Rosenblueth Stearns; 1900–1970) и американский математик Н. Винер (Norbert Wiener; 1894–1964), ввели в обиход такой образ: «The best material model for a cat is another, or preferably the same cat – Лучшая материальная модель для кошки – это другая, а лучше та же кошка» (Rosenblueth, Wiener, 1945, с. 320).

с. 36)). Первая – *лапласовский детерминизм* (полная определенность поведения объектов живой природы) – уверенность в том, что все происходящее имеет причину в человеческом понятии и есть непознанная разумом необходимость (на принципе детерминизма построена, например, классическая физика (механика)). Вторая – *случайность, стохастизм* (вероятностная определенность поведения объектов живой природы). Математически это означало необходимость развития теории вероятностей (процесс задается функцией распределения). Имеет место и третья парадигма, которая начала складываться во второй половине XX в., – *хаос-самоорганизация* (неопределенность в динамике поведения объектов живой природы). Приняв ту или иную парадигму, мы неизбежно попадаем в одну из ситуаций, представленных на рис. 1. Становление ма-

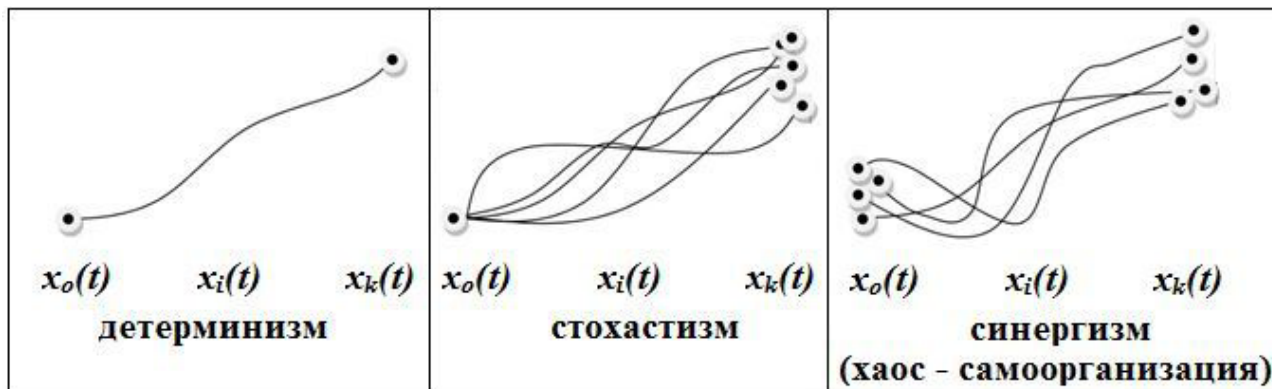


Рис. 1. Соотношение векторов состояния сложных систем для трех парадигм познания мира

Fig. 1. The ratio of state vectors of complex systems for three paradigms of world cognition

тематической 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 (Розенберг, 2013). 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 посе-

вы сельскохозяйственных культур в Африке и Азии. Так, например, область, в пределах которой встречаются стаи *N. septemfasciata* (Serville, 1839), в 1500 (!) раз превышает по площади область постоянного обитания одиночной фазы этого вида (см.: Гиляров, 1990, с. 110).

Все виды живых организмов в природе представлены не отдельными особями, а в форме совокупностей числа (иногда очень большого) *особей-популяций*. Это положение предложено С. С. Четвериковым в 1903 г. Можно выделить следующие типы размещения особей в пространстве (по осям стохастичность-детерминированность и равномерность-неравномерность (Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг и др., 1999, с. 198; см. рис. 2):

- детерминированное равномерное (а); регулярное – распределение достаточно

высоких деревьев в лесу, кроны которых образуют часть общего полога или искусственные лесопосадки);

- стохастическое равномерное (**b**; случайное – распределение моллюска *Mulinia lateralis* (Say, 1822) в илистых наносах приливной зоны (Jackson, 1968));

- детерминированное неравномерное (**c**; ложноконтагиозное – «гнездовые посадки леса»);

- стохастическое неравномерное (**d**; контактиозное – распределение лабазника обыкновенного (*Filipendula vulgaris* Moench, 1794) на остепненных лугах Южного Урала (Миркин, Розенберг, 1977)).

Принцип агрегации особей Олли (Миркин и др., 1989; Реймерс, 1990; Stephens et

al., 1999) – 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. 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). Принцип сформулирован американским экологом У. Олли (Warder Clyde Allee; 1885–1955) в 1931 г. Большое число примеров возникновения

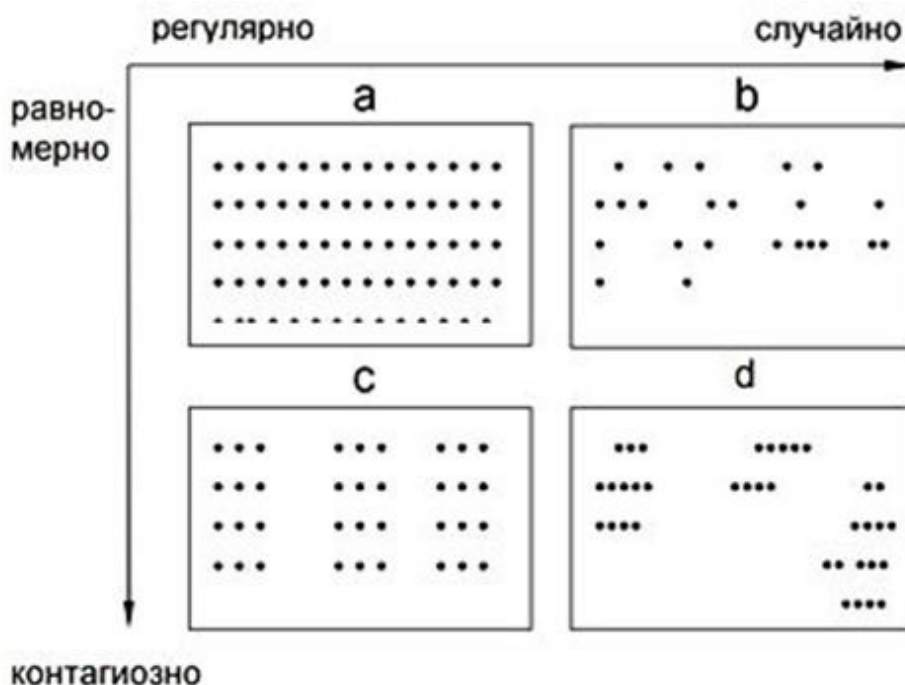


Рис. 2. Схема типов размещения особей в пространстве (пояснения в тексте)

Fig. 2. Scheme of distribution types of individuals in space (explanations in the text)

мозаичности (агрегированности особей и неоднородностей горизонтального сложения растительных сообществ) приводится Дж. Харпером (Harper, 1973) и Т. А. Работновым (1983, с. 161–166). Назовем и интересное теоретическое построение – «модель карусели», предложенную в 1991 г. Э. Ван-дер-Маарелем² (см.: Миркин, Наумова, 1994, 1998). Суть ее сводится к мелкомасштабным циклическим изменениям состава растительных сообществ в «ценомолекулах», что

обеспечивает стабильность видового состава всего сообщества. При этом по характеру поведения видов в «карусели» различают

- устойчивые «виды-наседки» (англ. sitter),
- «партизаны» (англ. guerilla) с малым радиусом «нападения» на окружающее «ценомолекулу» сообщество (например, *Hypericum maculatum*),
- виды, способные перемещаться на значительное расстояние (*Achillea millefolium*, *Poa pratensis*) и
- «виды гибкие» (англ. phalanx; *Nardus stricta*, *Festuca rubra* и др.

2 Э. Ван-дер-Маарель (Evert «Eddy» van der Maarel; 1934–2021) – датский эколог, фитоценолог.

Механизмами формирования пространственной неоднородности в размещении особей популяции растений могут быть расселение семян, спор и пр., особенности разрастания доминанта (папоротник-орляк *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879), изменение содержания питательных веществ в почве, влияние суточных и сезонных изменений погодных условий, локальные различия в местообитаниях и др. (Одум, 1986). Все это привело к возникновению и развитию *концепции метапопуляций*.

Метапопуляция – это пространственно структурированная популяция (**d** на рис. 2), которая сохраняется во времени как набор локальных взаимодействующих популяций с ограниченным расселением между ними (см., например: Салменкова, 2018). Сам термин «метапопуляция» был введен Р. Левинсом³ (Levins, 1969) для описания модели динамики численности насекомых-вредителей сельскохозяйственных посевов (модель «*популяции популяций*»), хотя сама эта идея широко обсуждалась применительно к видам в естественных или искусственно фрагментированных средах обитания. У нас в стране эти представления наиболее последовательно развивал С. С. Шварц (1963, 1965, 1967, 1968 и др.). «Непременное условие поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды – высокая степень ее генетической разнородности. Поддержание генетической разнородности популяций обеспечивается экологическими механизмами (различный образ жизни *разных внутрипопуляционных групп животных*, <...> и др.). <...> Динамика пространственной структуры популяций (или *группы смежных популяций*) – один из важнейших механизмов приспособления вида к изменяющимся условиям среды. Сложная пространственная структура страхует популяцию от случайного обеднения ее генофонда, и, вместе с тем, создает условия для быстрого приспособительного преобразования ее генетической структуры (выделено нами. – *Авторы*)» (Шварц, 1973, с. 55, 58). А вот более раннее высказывание (Шварц, 1968, с. 61): «Перехожу к рассмотрению экологических механизмов эволюционного процесса, основанных на преобра-

зовании не возрастной, а пространственной структуры популяций. В природе популяции представлены относительно мелкими структурными единицами (я называю их *микрораспространениями*), которые существуют самостоятельно в течение непродолжительного периода, а затем объединяются в единую крупную популяцию. Хорошо изученные механизмы, основанные преимущественно на поведенческих реакциях животных, временно изолируют внутрипопуляционные группы особей даже в тех случаях, когда никаких физических преград между ними нет. Достаточно сказать, что мыши подвала и чердака двухэтажного дома или двух соседних домов представляют собой временно изолированные поселения. Это приводит к возникновению генетических различий между соседними поселениями животных». И еще одна цитата: «Под экологической структурой популяции понимают определенное соотношение возрастных групп, определенное соотношение полов, сочетание оседлых животных с животными-мигрантами, наличие семейных, стадных и т.п. группировок. Чем сложнее структура популяции, тем выше ее приспособительные возможности... Единство приспособительных реакций популяций осуществляется с помощью сложной системы сигнализации и связи, информирующей отдельных особей о состоянии популяции в целом. Эта система информации основана на экологических и физиологических реакциях животных на внешние стимулы самой различной природы (*химические, изменение внешней среды, изменение частоты и степени внутрипопуляционных контактов, звуковые и зрительные сигналы и т. п.* – *Авторы*). Совокупность этих реакций спаивает особей популяции в *единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнотипной среде обитания*» (Шварц, 1969, с. 14–15).

В развитие концепции метапопуляций можно рассматривать и такие представления Ю. М. Свирижева (1987, с. 12): «Любая особь популяции в процессе своей жизнедеятельности перемещается по ареалу – имеет свой радиус индивидуальной активности. Это понятие было впервые введено Н. В. Тимофеевым-Ресовским ((Timofeeff-Ressovsky, 1940). – *Авторы*), а сам радиус может быть измерен экспериментально. <...> Заметим, что если этот радиус больше, чем характерный размер ареала, то популяцию можно считать хорошо перемешанной и при ее опи-

3 Р. Левинс (Richard «Dick» Levins; 1930–2016) – американский математический эколог, генетик, популяционный биолог. По иронии судьбы он был заинтересован в контроле численности насекомых (их уничтожении), а не в сохранении популяций.

сании можно не учитывать пространственных эффектов. Если же мы имеем обратную картину, то рассмотрение пространственного распределения популяции становится просто необходимым».

Аналитическая модель, построенная на основе небольшого числа достаточно правдоподобных гипотез, полностью находится в руках исследователя. Ее 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 (Розенберг, 2013).

В точечных моделях параметры меняются только по одной переменной (например, во времени или по координате (экоклин, топоклин)); такие модели чаще всего имеют вид обыкновенных дифференциальных уравнений. В моделях с распределенными параметрами параметры меняются по двум и более переменным, такие модели имеют вид уравнений в частных производных. При математическом моделировании метапопуляционных процессов учитываются пространственные изменения, что влечет за собой применение моделей с распределенными параметрами. Но и точечные модели могут описывать некоторые элементы неоднородности распределения популяций по пространству.

Аналитический обзор

Точечные модели

Одна из основных задач структурной организации популяций – это описание механизмов формирования агрегаций особей (пространственно структурированная популяция). Эта задача возникла давно, но наиболее образно она сформулирована в незаслуженно забытой научно-популярной брошюре Г. Дохман-Гармиза (1927, с. 11–12): «Вы сталкиваетесь, быть может, с этим явлением (агрегация особей. – Авторы) иногда в такой форме. Вас привлекают издали заросли белого поповника (*Leucanthemum vulgare* Lam. (1779); или какого-нибудь другого цветка). Направляясь к ним, вы по доро-

ге наталкиваетесь на эти растения и, собирая цветы, непрерывно нагибаетесь. Когда собран большой букет поповника, и вы начинаете чувствовать уже некоторую усталость – перед вами впервые появляется заросль белых, прекрасных больших цветов поповника. Так и сверкают на солнце белые лепестки и желтые серединки! Вы сравниваете их с вашим букетом, и невольно становится обидно. Нарвали букет мелких корявых поповников, устали, а вот здесь только бы и начинать собирать. Если вы предприимчивы и не падаете духом, – букет летит в сторону, и вы собираете новый». Иными словами, в условиях внутривидовых взаимодействий наблюдается эффект улучшения условий жизни популяции.

Классическая модель системы «хищник – жертва»:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\alpha - \beta y)x \\ \frac{dy}{dt} &= (-\gamma + \delta x)y, \end{aligned} \quad (1)$$

где x – количество жертв, y – количество хищников, t – время, α , β , γ , δ – коэффициенты, отражающие взаимодействия между видами (все положительные); стационарной точкой этой системы уравнений является; эта стационарная точка устойчива, является центром, в ее окрестности происходят гармонические колебания численности обеих популяций с частотой (Ризниченко, Рубин, 2004).

Пусть имеется некоторая неоднородность пространства – «укрытие», где может сохраняться часть популяции жертвы. Так, усложняя опыты по экспериментальному подтверждению теоретической модели (1), Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934) устраивал убежище для жертвы, используя в качестве питательной среды овсяный отвар с «осадком» и «без осадка» или внося в пробирки с инфузориями немного стеклянной ваты. Среди нитей ваты могли свободно перемещаться жертвы-парамеции (*Paramecium caudatum*), но не могли хищники-дидиниумы (*Didinium nasutum*). В таком варианте опыта дидиниум съедал всех парамеций, плавающих в свободной от ваты части пробирки, и вымирал, а популяция парамеции затем восстанавливалась за счет размножения особей, уцелевших в убежище. Некоторого подобия колебаний численности хищника и жертвы Гаузе удалось добиться только в том случае, когда он время от времени вносил в культуру и жертву, и хищника, имитируя таким

образом иммиграцию. Еще один пример «укрытия». Рыбаки на озере Балатон (Венгрия) с успехом ловили «крупную плотву в заводи, образованной нерабочим паромом, который стоял у берега залива, а вдоль этого берега бежало течение от впадающей речушки. Видимо, плотва в заводи находила укрытия от хищника, так как между бортом и берегом в одном месте выросла целая плантация густых водорослей. А на водорослях, очевидно, очень интенсивно развивались водяные организмы, которые служили рыбе кормом» (Антонов, Горайнов, 2010, с. 202).

Этот эффект легко учитывается в модели (1), например, следующим образом (Базыкин, 2003):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\alpha - \beta y)[x - L] \\ \frac{dy}{dt} &= (-\gamma + \delta[x - L])y, \end{aligned} \quad (2)$$

где L – это часть популяции жертвы, сохраняющейся в «укрытии»; стационарной точкой этой системы уравнений является $x_* = (\delta L + \gamma)/\delta$, $y_* = \alpha/\beta$, (если $L = 0$ (т. е. нет укрытия), то особая точка уравнения (2) совпадает с особой точкой уравнения (1).

Детерминированные модели с распределенными параметрами

Билокальная популяционная модель «эффекта Олли» (Домбровский, Маркман, 1983, с. 78–80; Розенберг и др., 1999) – модель конкуренции с учетом диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниям. Модель описывает некоторые качественные закономерности распределения и пространственной структурированности (агрегированности) популяций в предположении, что перемещение особей в пространстве подчиняется простейшему диффузионному закону:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN(N-L)(K-N)}{K} + D \frac{d^2N}{dt^2}, \quad (3)$$

где L – нижняя критическая численность популяции; K – емкость среды; D – коэффициент диффузии, определяемый подвижностью особей (например, в рамках модели «карусели» Э. Ван-дер-Маареля). В этой формулировке ограниченное, устойчивое, пространственно неоднородное решение данного уравнения носит название «диссипативной структуры» (Пригожин, 1985) – состояние, обладающее пространственной и

временной упорядоченностью, в организации которой принимает активное участие процесс диффузии (физический смысл такой структуры «состоит в незамкнутости системы, подкачке в нее энергии извне» (Домбровский, Маркман, 1983, с. 8)). Заметим, что Ю. М. Свирижев (1987, с. 144), сохраняя в экологии понятие «диссипативная структура», хорошо известное в химии, теории морфогенеза, неравновесной термодинамике, считает, что «более правильно было бы их называть пространственно неоднородными стационарными структурами».

Проведенный анализ (Домбровский, Маркман, 1983; Свирижев, 1987) показал, что при малом коэффициенте диффузии D в вольтерровской модели (3) существуют две точки устойчивого равновесия, в одной из которых плотность особей стремится к насыщению, а в другой происходит вымирание. С ростом D наблюдается выравнивание распределения, и диссипативная структура исчезает. В рамках модели «карусели» этот результат описывает пространственно-временное изменение «видов-партизан».

Модель «цветения воды». В моделях с распределенными параметрами переменные зависят от пространственных координат и описываются дифференциальными уравнениями с частными производными. В качестве примера рассмотрим аналитическую модель сезонного развития сообщества фитопланктона (т. н. эффект «цветения воды»), которое также имеет пространственно-колебательный характер (Крестин, Розенберг, 1996, 2002; Rozenberg, Krestin, 1997).

Модель вольтерровского типа предполагает конкурентные взаимоотношения «обычных» (x_1) и синезеленых водорослей (x_2), причем последние находятся под воздействием зоопланктона (z). Предполагается, что:

- коэффициенты экспоненциального роста обычных и синезеленых 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 ξ_p ;
- количество фосфора, потребляемого обоими видами водорослей, прямо пропор-

ционально их концентрациям и плотности фосфора;

- относительно тяжелых металлов делаются аналогичные допущения (количество сбрасываемых тяжелых металлов в единицу времени постоянно – ξ_M);
- коэффициент ε_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»:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2 \\ dx_2/dt &= \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z \\ dz/dt &= \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M \\ dP/dt &= \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P \\ dM/dt &= \xi_M - \sigma_2 z M. \end{aligned} \quad (4)$$

Эта система имеет два стационарных решения, устойчивость которых зависит от соотношения ее коэффициентов (Крестин, Розенберг, 1996). Результаты моделирования хорошо согласуются с эмпирическими данными: было отмечено 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 (таких, как, 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 ги-

дрозоля (в двухмерном варианте и при постоянном коэффициенте диффузии D) имеет следующий вид (Марчук, 1989):

$$\begin{aligned} d\Phi/dt - D \cdot \Delta\Phi + \sigma_0 \Phi + v_x \cdot d\Phi/dx + v_y \cdot d\Phi/dy &= Q \cdot w(r - r_0), \\ dv/dx + dv/dy &= 0, \end{aligned}$$

где Φ – концентрация загрязняющего гидрозоя, 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 гидрозоя идет с берегов водоема равномерно по всей их длине $[0, Y]$. Тогда функция источника имеет вид:

$$w(r - r_0) = \begin{cases} \zeta, & y=0, y=Y \\ 0, & 0 < y < Y \end{cases}$$

Каждое уравнение «точечной» модели «цветения воды» (4) 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 . 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 (Крестин, Розенберг, 2002)) получается режим «волны цветения» по длине водохранилища (рис. 3).

На этих рисунках хорошо виден процесс появления и движения волны «цветения воды», который согласуется с интуитивными представлениями специалистов-гидроэкологов. Заключенный 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, так и для синтеза на ее основе прогнозирующих имитационных моделей.

Модель пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и далекодействующими взаимодействиями. Еще один, более сложный вариант модели пространственно-временной динамики популяции исследован в работе М. П. Кулакова и Е. Я. Фрисмана (2018, 2019). Рассмотрен подход к построению и исследованию модели с дискретным временем и

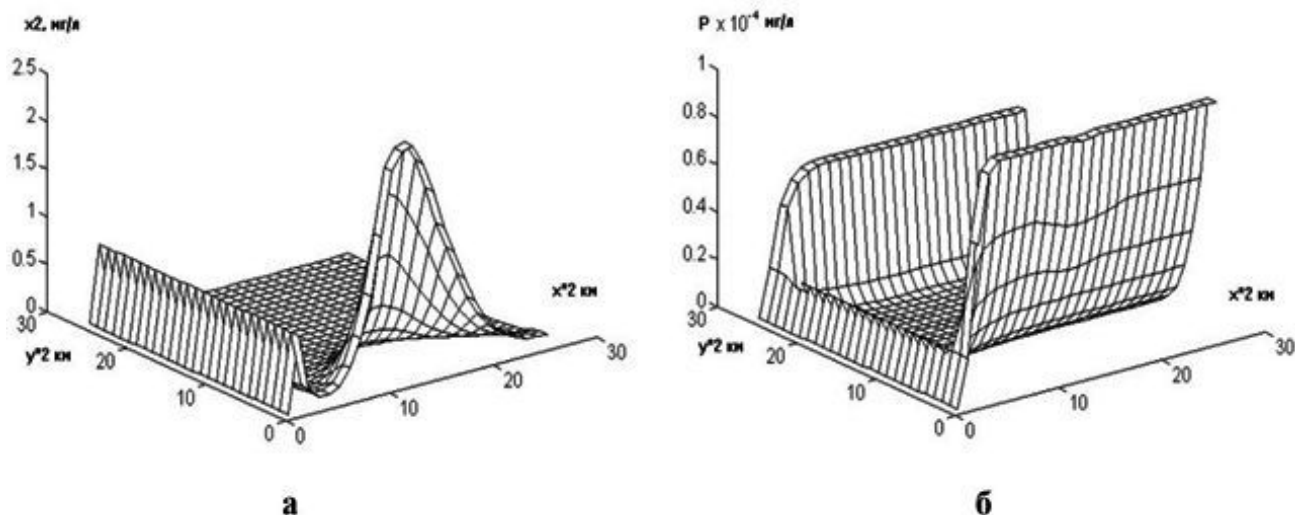


Рис. 3. Зависимость концентрации синезеленых водорослей (а) и концентрации фосфора (б) от пространственных координат при значении времени $t = 90$ сут

Fig. 3. Dependence of the concentration of blue-green algae (a) and the concentration of phosphorus (б) on spatial coordinates at a time value of $t = 90$ days

дискретным пространством, предназначенной для описания и исследования пространственно-временной динамики двухвозрастной популяции, проживающей на двумерном ареале (структурированной метапопуляции). При этом полагается, что особи разных поколений взаимодействуют между собой и мигрируют на большие расстояния (миграция особей возможна в некоторой окрестности, а интенсивность потока мигрантов падает с удалением от субпопуляции). Авторы изучили условия формирования групп синхронных популяций (или кластеров), образующих в пространстве структуры типа пятен или полос, перемешанных с уединенными состояниями. Динамика последних «вполне вписывается в термин «вспышка массового размножения», характерного для некоторых насекомых (например, для сибирского шелкопряда, саранчи и др.)» (Кулаков, Фрисман, 2019): уединенные состояния характеризуются быстрым нарастанием численности одиночной субпопуляции, после которого следует резкий спад. Кроме того, по результатам моделирования такие «вспышки» происходят когерентно на других территориях, что создает принципиальную возможность прогноза таких явлений.

Имитационные модели. Индивидуально-ориентированное моделирование

По одной из возможных классификаций моделей сложных систем (Розенберг, 2013) выделяют «класс» имитационных моделей (англ. simulation) (Шеннон, 1978; Лоу, Кель-

тон, 2004). М. Страшкраба⁴ 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 специфическая 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». 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; Розенберг, 2013). Эти парадигмы различаются не столько областями применения, сколько концепциями и взглядами на проблему, подходами к ее решению. «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

⁴ М. Страшкраба (Milan Straskraba; 1931–2000) – чешский математик, эколог, гидробиолог.

использование определяется только целью моделирования и связанным с этой целью выбранным уровнем абстракции при решении проблем» (Карпов, 2008).

Выше были описаны некоторые более обобщенные (аналитические) подходы к моделированию метапопуляционных процессов (шире – пространственно-распределенных систем). Среди методов моделирования имитационного плана наиболее пригодным для этих целей является индивидуально-ориентированное моделирование (индивидуум-ориентированное или агент-ориентированное; от англ. individual-based modeling [IBM] или agent-based simulation [ABS]) – относительно молодое направление в имитационном моделировании (первые работы в этой области появились 50 лет назад)⁵. Индивидуально-ориентированное моделирование следует рассматривать как логичное развитие ставших классическими методов системной динамики Д. Форрестера⁶ (1978), которые основаны на индивидуальном поведении объектов-агентов и оперируют усредненными для группы сходных объектов значениями параметров. Этот подход позволяет учесть влияние фрагментации местообитаний на существование растений и животных. Так, «мозаичный тип размещения оседлых животных возникает в том случае, если пригодные для заселения биотопы распределены в пространстве резко неравномерно. Например, поселения малого суслика в волго-уральской полупустыне приурочены только к пятнам степной растительности, встречающимся среди сплошных песков. Обыкновенный хомяк в полупустыне обитает только в тростниковом поясе озер и на склонах озерных котловин» (Чернова, Былова, 2004, с. 234).

⁵ Фактически индивидуально-ориентированное моделирование стало развиваться еще в конце 1940-х гг. вместе с вычислительными машинами Д. фон Неймана (создание точных копий самих себя), развитием клеточных автоматов С. Улама) и, главное, созданием на этой основе Д. Конвеем в 1970 г. компьютерной игры «Жизнь» («Game of Life» или «Conway Game») – двумерной клеточно-автоматной модели с двумя состояниями клеток.

Д. Нейман фон (John [János Lajos] von Neumann; 1903–1957) – венгерский, американский математик.

С. Улам (Stanisław Marcin Ulam; 1909–1984) – польский, американский математик.

Д. Конвей (John Horton Conway; 1937–2020) – британский, американский математик.

⁶ Д. Форрестер (Jay Wright Forrester; 1918–2016) – американский инженер, системолог.

Индивидуально-ориентированное моделирование использует подход, в рамках которого основным объектом (элементом) модели является индивид (агент; для популяции – особь), представляющий собой уникальную, дискретную единицу, у которой есть некоторый набор характеристик, изменяющихся в течение жизненного цикла. Каждый из индивидов взаимодействует с другими индивидами. Модели этого типа строят «снизу вверх», начиная с элементов системы. Модельер определяет только поведение индивидов, а общее поведение системы является результатом совокупной деятельности всех агентов, каждый из которых следует своим собственным правилам взаимодействия со средой и другими индивидами (полное соответствие с определением «экосистемы»). Целью моделирования в этом случае является понимание того, каким образом интегральные (эмерджентные) свойства системы возникают из множества локальных взаимодействий между ее элементами (индивидуумами) (Шеин, Рыжова, 2016, с. 34).

Индивидуально-ориентированная (агентная) модель, как уже отмечалось, представляет реальный мир в виде многих отдельно специфицируемых активных подсистем, называемых агентами (или индивидуумами). Как подчеркивает информатик Ю. Г. Карпов (2008), «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 глобального централизованного управления, агенты функционируют по своим законам асинхронно». Агент-индивид⁷ в рамках этих моделей рас-

⁷ Общепризнанного определения понятия «агент» не существует (Schieritz, Milling, 2003); однако есть нечто, что объединяет все индивидуально-ориентированные модели: они существенно децентрализованы (Борщёв, 2004; Borshchev, Filippov, 2004). В отличие от моделей «форрестерского типа» (имитация в рамках системной динамики), здесь нет такого места, где централизованно определяется 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, живет в общей среде и взаимодействует со средой и с другими агентами. Поэтому агентное моделирование называют ещё моделированием снизу вверх» (Борщёв, 2004, с. 42).

сма­три­ва­ет­ся 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 et al., 1999). IBM – 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* (Ро­зен­берг, 2013), 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.

Те­о­ретичес­кой ос­но­вой IBM яв­ля­ются ме­то­д Мон­те-Кар­ло (в бо­лее ши­ро­ком пла­не – эво­лю­ци­он­ное про­грам­ми­ро­ва­ние), три «пе­ве­ден­че­ские» осо­бен­но­сти свой­ств ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов⁸:

- 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 IBM – от­сле­дить влия­ние флу­кту­а­ций вза­имодей­ствия по оп­ре­де­лен­ным пра­ви­лам ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов, дей­ствую­щих на ми­кро­уров­не, на по­ка­за­те­ли си­сте­мы в це­лом на ма­кро­уров­не.

Ос­нов­ны­ми свой­ства­ми ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов яв­ля­ются:

⁸ «Су­ще­ствует мно­же­ство оп­ре­де­ле­ний по­ня­тия а­ген­та. Об­щим во всех этих оп­ре­де­ле­ниях яв­ля­ет­ся то, что а­ген­т – это не­ко­то­рая су­ще­ность, 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, 2005, с. 291).

- «ин­тел­лек­ту­аль­ность» (обу­чае­мость; это свой­ство дол­жно быть «умерен­ным» для то­го, что­бы ин­ди­ви­ду­умов-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», и в ви­де го­раз­до бо­лее слож­ной струк­ту­ры)),

- на­ли­чие жи­знен­ной це­ли (это может быть кон­крет­ный ре­зуль­та­т вза­имодей­ствия ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов в сре­де оби­та­ния (на­при­мер, ра­вновесие), не­пре­кращаю­щий­ся про­цесс эво­лю­ции, а ино­гда – бес­конеч­ный ци­кл без оп­ре­де­лен­но­го ре­ше­ния).

Счи­та­ет­ся, что IBM до­пол­няет став­шие уже 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 мо­мен­ты вре­ме­ни, по­сле на­ступ­ле­ния ко­то­рых по­след­ствия для си­сте­мы в це­лом бу­дут иметь не­об­ра­ти­мый ха­рак­тер. Срав­не­ние ме­то­дов си­сте­мной ди­на­ми­ки и IBM (Schieritz, Milling, 2003; Бор­щёв, 2004; Garifullin et al., 2007) да­но в табл. 1.

Об­суж­де­ние ин­ди­ви­ду­аль­но-ори­ен­ти­ро­ван­ных мо­де­лей э­ко­си­сте­м об­ле­г­ча­ет­ся опу­бли­ко­ва­нием за по­след­ние 30 лет ря­да об­зо­ров (DeAngelis, Gross, 1992; Hanski, 1999; DeAngelis, Mooij, 2005; Grimm, Railsback, 2005; Хан­ски, 2010; Roughgarden, 2012; Ро­зен­берг, 2013, с. 259–289; DeAngelis, Grimm, 2014; James, 2014; Гра­бар­ник и др., 2019 и др.). Мо­де­ли IBM раз­ра­ба­ты­ва­ются для ре­ше­ния тех во­про­сов, где ин­ди­ви­ду­аль­ная из­мен­чи­вость, ло­каль­ные вза­имодей­ствия и а­дап­тив­ное по­ве­де­ние не­об­хо­ди­мы для по­лу­че­ния пра­виль­ных от­ве­тов. Су­ще­ствуют (в сво­бод­ном дос­ту­пе) спе­ци­аль­ные про­грам­мные би­бли­о­те­ки и плат­фор­мы мо­де­ли­ро­ва­ния для ре­а­ли­за­ции IBM в ви­де ком­пью­тер­ных про­грамм – Repast, Swarm, Net Logo, Mason, NEW-TIES, SOARS, ArtiSoc, EcoLab, Cormas, Any Logic и др. По­след­няя сре­да – Any Logic – под­дер­жи­ва­ет а­ген­тное и дру­гие ви­ды ими­та­ци­он­но­го мо­де­ли­ро­ва­ния (Бор­щёв, 2004; Кар­пов, 2005).

Ле­сная э­ко­си­сте­ма ока­залась од­ним из наи­бо­лее удо­б­ных объ­ек­тов для ин­ди­ви­ду­аль­но-ори­ен­ти­ро­ван­но­го мо­де­ли­ро­ва­ния (He et al., 1999; Matejicek et al., 2011; Seidl et

Таблица 1. Сравнительный анализ методов системной динамики и индивидуально-ориентированного моделирования

Критерий	Системная динамика	IBM
Основной конструктивный блок моделирования	Петля обратной связи	Индивидуум-агент
Единица анализа	Структура	Правило
Уровень моделирования	Макро	Микро
Перспектива	Сверху – вниз	Снизу – вверх (Борщёв, 2004)
Адаптация	Изменение доминирующей структуры	Изменение структуры
Время	Непрерывное	Дискретное
Математический язык	Интегрально-дифференциальные уравнения	Логика
Источник динамики	Уровни	События

al., 2012; Колобов, 2014; Shuman et al., 2014; Kolobov, Frisman, 2016 и др.). Кроме лесных экосистем, IBM используется при моделировании других типов растительности (Mony et al., 2011; Комаров и др., 2015), млекопитающих (Кулаков, Ревуцкая, 2011; Бондарь, 2015), гидроэкологических (ихтиологических) систем (M. Clark, Rose, 1997; J. Clark et al., 2011), ландшафтов (Rebaudo et al., 2013), эволюционных процессов (DeAngelis, Mooij, 2005; Haythorne, Skabar, 2013; Romero-Mujalli et al., 2019) и др.

Для большей убедительности рассмотрим модель ценопопуляции *Plantago major* L. (подорожника большого).

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 *Plantago major*, которая является пространственно-распределенной (размерности 2), дискретной, пространственно-мобильной, с учетом индивидуальных различий, среднего масштаба (Жукова, Комаров, 1990; Комаров, 2004).

Модель работает следующим образом. На «площадке» размером 300 x 300 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 «мерт-

вой зоны» (пространство вокруг растения, внутри которого не могут прижиться потомки; данные о вероятности 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 возрастности ценопопуляций (редкое и низкоинтенсивное семенное возобновление приводит ценопопуляцию в критическое состояние, а более частое и интенсивное семенное возобновление повышает ее устойчивость).

Таким образом, тезис о том, что динамическая онтогенетическая поливариантность является одним из главных механизмов динамики растений на популяционном уровне, нашла свое подтверждение.

Рассмотрим еще одну модель, которая позволит нам перекинуть мостик между аналитическими и имитационными (индивидуально-ориентированными) моделя-

Таблица 2. Онлайн-ресурсы (программное обеспечение для индивидуально-ориентированного моделирования в экологии) и некоторые модели популяций и экосистем (Розенберг, 2013)

Название	Адрес	Краткий комментарий
Swarm	http://www.santafe.edu/projects/swarm	Пакет программ для много-агентного моделирования сложных систем
Echo	http://www.santafe.edu/projects/echo/echo.html	Пакет программ для индивидуально-ориентированного моделирования структур в явно заданном дискретном пространстве, развивающихся по генетическому алгоритму
XRaptor	http://www.informatik.uni-mainz.de/~polani/XRaptor/XRaptor.html	Пакет программ для экологического моделирования непрерывных виртуальных многоагентных систем
<i>Экосистемы</i>		
ATLSS (Across Trophic Level System Simulation)	http://atlss.org	Имитационная модель обширного заболоченного района в южной Флориде к югу от оз. Окичоби (Океешобее) и резервации Биг-Сайпрес (Big Cypress), где проживает несколько сот человек индейского племени семинолов
Facilitating Mobile Objects within the Context of Simulated Landscape	http://blizzard.gis.uiuc.edu/htmldocs/Entity/paper.html	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	http://www.eeb.princeton.edu/~gregg/fwproc.htm	Индивидуально-ориентированная модель взаимодействия и коэволюции в системе «растение – животное»
Insect/Plant Interactions Program	http://www.ctpm.uq.edu.au/virtualplants/InsectPlant.html	Модели роста отдельных особей растений под воздействием отдельных особей насекомых

Таблица 2. Продолжение

Название	Адрес	Краткий комментарий
Модель взаимодействия «ячмень – тля»	http://www.cs.ukc.ac.uk/pubs/1996/42/	Большая пространственная индивидуально-ориентированная модель ячменного поля, находящегося под воздействием Barley Yellow Dwarf Virus, распространяемого тлей
Gecko	http://peaplant.biology.yale.edu:8001/gecko.html	Пространственно-распределенная модель для описания динамики экосистемы
<i>Популяции</i>		
· <i>деревья</i>		
Arborgames	http://margay.sscnet.ucla.edu/~reb/arboreweb/arbormain.html	Модель для исследования влияния пожаров на видовое разнообразие в лесах Йелоустона [Yellowstone]
SmartForest	http://www.imlab.uiuc.edu/smartforest	Диалоговая модель для решения проблем лесоводства на уровне индивидуальных деревьев
Scaling from Trees to Forests	http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm	Стохастическая индивидуально-ориентированная модель пространственно-распределенной динамики роста леса, в которой деревья конкурируют за свет
· <i>рыбы</i>		
FPM (Fish Population Model)	http://www.esd.ornl.gov/iab/iab7-7.htm	Модель популяции малоротого (черного) окуня (<i>Micropterus dolomieu</i>) для оценки воздействия на нее сроков начала рыбацкого сезона
Модель миграции лосося	http://rebar.bpa.gov/Environment/AIWP/1997/5500500.html	Модель миграции популяции лосося по данным пассивного радиомаяка
NerkaSim	http://www.eos.ubc.ca/salmon/nerkasim/nkaindex.html	Модель миграции популяции лосося по данным, полученным с помощью управляемых моментальных фотографий

Таблица 2. Продолжение

Название	Адрес	Краткий комментарий
Individual-Based Trout in Stream Flow Model	http://www.stream.fs.fed.us/streamnt/jan99/jan99a2n.htm	Модель популяции форели в потоке
<i>млекопитающие</i>		
Gorilla Simulation	http://www.cs.ukc.ac.uk/people/staff/ms3/gorillas/simulation/	Модель популяции гориллы
Модель популяции зайца-беляка	http://userzweb.lightspeed.net/~jpthomas/research.html	Пространственная модель динамики популяции американского зайца-беляка (<i>Lepus americanus</i>)
МОАВ (Model of Animal Behavior)	http://www.usgs.gov/tech-transfer/factsheets/FS-056-Animal Behavior 97.html	Модель перемещения в пространстве животных в процессе кормодобывания
Модель популяции оленя	http://lutra.tamu.edu/dms/dms.htm	Модель-тренажер для отработки навыков управления популяцией оленя (<i>Cervidae</i>)
<i>птицы</i>		
The Weaver Project	http://bamboo.mluri.sari.ac.uk/~mattie/test.html	Модель популяции красной шотландской куропатки в вересковой пустоши Шотландии, направленная на поиск стратегии восстановления ее численности
Flocking	http://virtual.dcea.fct.unl.pt/~pedro/papers/birds/paper.html	Модель для изучения реакции организмов на образование групп с учетом и без учета пространственной неоднородности (включает модель стаеобразования птиц)
Модель популяции птиц	http://www.cqs.washington.edu/~gordie/gordie.bird.html http://www.pwrc.usgs.gov/research/sis98/bosett1s.htm	Модель популяций белоголового орлана (<i>Haliaeetus leucocephalus</i>) и сапсана (<i>Falco peregrinus</i>) на Нормандских островах и славки (<i>Sylviidae</i>) в районе авиабаза Киртленд [Kirtland] в штате Нью-Мексико недалеко от г. Альбукерке (Albuquerque)

Таблица 2. Продолжение

Название	Адрес	Краткий комментарий
· <i>насекомые</i>		
Honey Bee Colonies	http://www.ma.umist.ac.uk/dsumpter/beesim/	Многоагентная модель поведения роя пчел
Manta	http://www-poleia.lip6.fr/~drogoulResearch/Manta/manta.htm	Индивидуально-ориентированная модель поведения колонии муравьев
Model of Survival and Social Facilitation in Termites	http://scifunam.ifisicacu.unam.mx/mir/termite.html	Клеточно-автоматная нелинейная модель поведения колонии термитов
· <i>морские беспозвоночные</i>		
Ship Fouling	http://turtle.gis.umn.edu/people/yc/foul/foul/	Модель на языке программирования Java applet для демонстрации взаимодействия и возможностей биологического контроля моллюсков при обрастании корпуса судна
Pelagic Tunicate		Модель виртуального мезокосма для исследования условий образования скоплений организмов подтипа Оболочников (<i>Salpa fusiformis</i>)
· <i>бактерии</i>		
BacSim	http://www.eeb.yale.edu/ginger/bacillus/	Модель для описания роста колонии бактерий; построена на основе модели Gecko

ми, в частности, это модель системы «хищник – жертва»; см. выше (1). Классическая для экологии система проанализирована с использованием языка Any Logic (Борщев, 2004). В рассматриваемой модели:

- зайцы и рыси 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 ее обитания;

- рысь охотится периодически;
- если во время охоты заяц не пойман, рысь перемещается;
- если рысь так и не находит зайца в течение определенного времени, она умирает.

На рис. 4 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 г., которые успешно переключиваются из одного учебника экологии в другой. Следует отдать должное Ч. Элтону⁹, который в середине 20-х годов

⁹ Ч. Элтон (Charles Sutherland Elton; 1900–1991) – британский зоолог, эколог, один из основателей

прошлого столетия, работая в качестве консультанта Компании, сохранил для науки эти

данные и первым ввел их в экологическую литературу. На языке Any Logic «агент-рысь» и

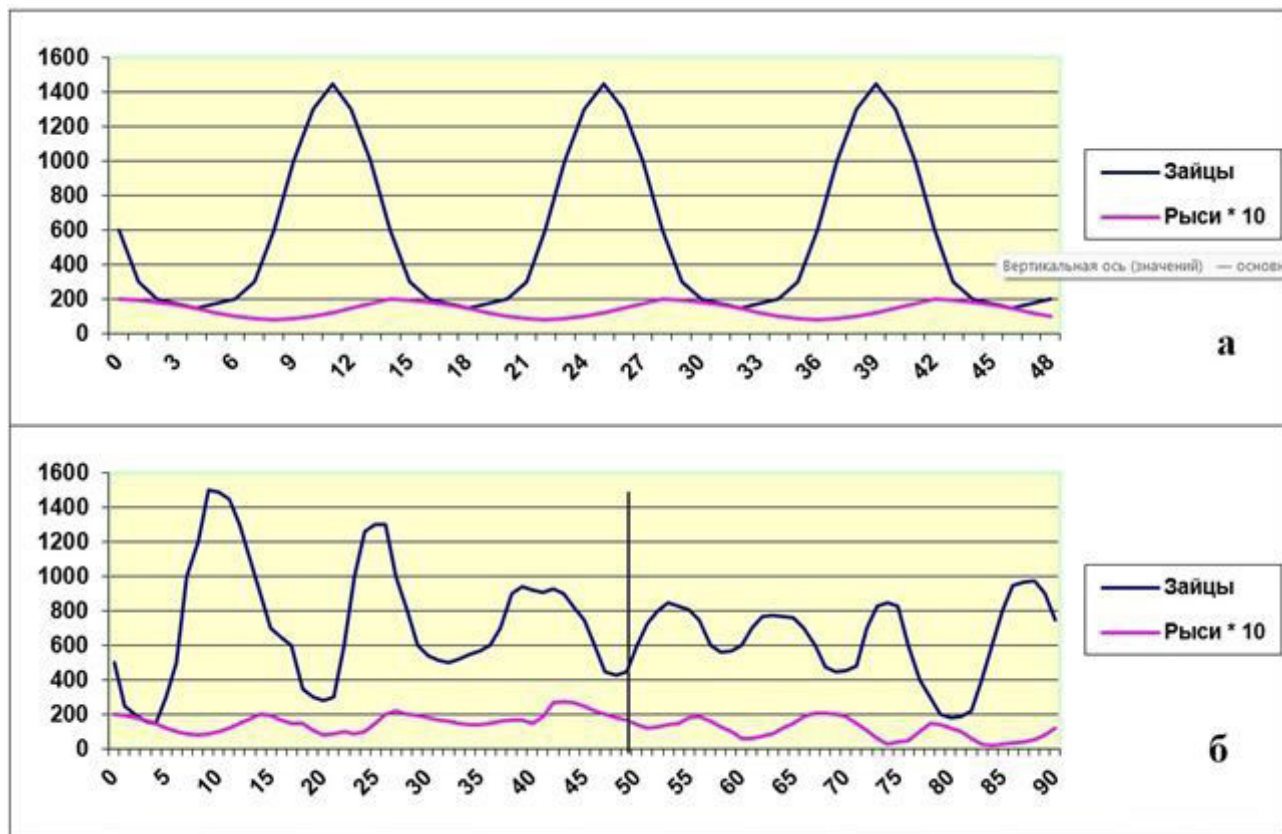


Рис. 4. Классическая (а) и агент-ориентированная (б) модель системы «хищник – жертва» (вертикальной чертой отмечены три волны, соответствующие рис. 4а)

Fig. 4. Classical (a) and agent-based (b) model of the "predator-prey" system (three waves corresponding to Fig. 4a are marked with a vertical line)

«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 определенной частотой появляются рысята и зайчата – это моделируется циклическими «таймерами рождений» – «*Births*», которые создают новых агентов, причем в случае зайцев это зависит от их локальной плотности. Карта состояний зайца состоит всего из двух состояний: жив «*Alive*» и мертв «*Dead*» и двух переходов между ними, соответствующих двум различным причинам смерти: возраст и съедение рысью (последнее моделируется «сообщением», которое рысь напрямую посылает зайцу). У рыси поведение более сложное: она охотится через каждые «*Lynx Hunting Period*» и, если она не находит зайца (это вероятно зависит от их локальной плотности), то перемещается (изменяет «*Location*»), оставаясь в голодном состоянии «*Hungry*»; в случае, если заяц убит (рысь по-

сылает 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» ее «таймаута голодной смерти».

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» (Брусиловский, Розенберг, 1981). Это получается за счет неоднородности размещения особей зайцев и рысей по пространству – 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 зависимо-

сти от параметров рыси могут полностью вымереть (иногда вместе с зайцами), чего никогда не случается в аналитической модели из-за ее непрерывности (Борщёв, 2004). Колебания стохастичны из-за стохастического характера модели.

Еще одна агент-ориентированная модель системы «хищник – жертва» предложена П. Терна¹⁰ (Terna, 2007). Она включает три взаимодействующих уровня:

- трава (кормовая база для жертвы; растет с постоянной скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей);
- жертвы (в модели они названы кроли-

ками; 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 видимости» (параметр модели). Как и для модели А. В. Борщёва (2004), визуализация процесса моделирования осуществляется с помощью анимации на каждом шаге (рис. 5).

10 П. Терна (Pietro Terna; г. р. 1944) – итальянский математик, экономист, профессор университета в Турино (Италия).

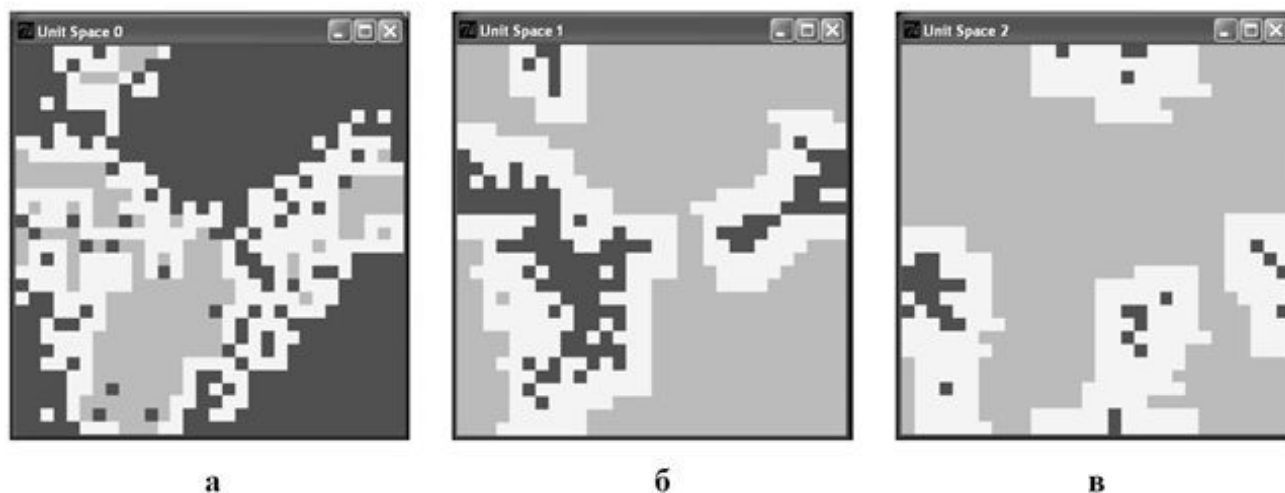


Рис. 5. Трава (а), кролики (б) и лисы (в) в модели Терна (фрагмент); темная область – особи (агенты) трех этих групп организмов, светлая область – зона возможного роста травы (а) и «видимости» (б и в)
Fig. 5. Grass (a), rabbits (б) and foxes (в) in Terna's model (fragment); the dark area is the individuals (agents) of these three groups of organisms, the light area is the zone of possible grass growth (a) and "visibility" (б and в)

Заключение

Для моделирования метапопуляционных процессов можно использовать как точечные модели (традиционные популяционные модели) с распределенными параметрами, так и индивидуально-ориентированные имитационные модели. Второй подход требует больше усилий, более длительных временных рамок и большего количества навыков, чем традиционное моделирование популяций. Есть по крайней мере два условия, выполнение которых позволяет компенсировать кажущиеся более высокие усилия для IBM, что делает этот подход более эффективным и действенным (Bridle et al., 2010; Stillman et al., 2015).

Во-первых, IBM создает модели, которые являются более общими и пригодными для повторного использования, чем модели, основанные исключительно на эмпирических параметрах (уход от детерминизма к стохастизму; см. рис. 1). Детерминированный (эмпирический) подход требует, чтобы размер популяции и условия окружающей среды достаточно различались в течение периода исследования, и чтобы они не были сильно скоррелированы друг с другом; для многих видов трудно (или невозможно) измерить необходимые параметры популяционных процессов за достаточно длительный период времени. Напротив, модели IBM, основанные на устоявшейся теории индивидуального уровня, могут быть реализованы,

подтверждены и использованы за долю времени, необходимого для разработки эмпирической модели населения (Stillman, Goss-Custard, 2010). Второе условие повышения эффективности проектов этого подхода – высокая отдача, т. к. IBM обеспечено созданием гибких программных инструментов, что позволяет прийти к моделям, которые являются более гибкими и прогностическими, чем традиционные популяционные модели.

Возможна и третья причина (Hanski, Gaggiotti, 2004; Хански, 2010, с. 306). В классической метапопуляционной теории численность каждой популяции изменяется независимо от численности соседних под действием случайных факторов (демографическая стохастичность). Иными словами, метапопуляция – это «совокупность дискретных локальных популяций вида, обладающих асинхронной динамикой численности и связанных между собой небольшими миграциями; отдельные локальные популяции могут вымирать и замещаться новыми за счет миграции из оставшихся популяций (при этом асинхрония биологической динамики локальных (суб)популяций исключает их одновременное вымирание). Таким образом, метапопуляция способна существовать неизмеримо дольше, чем любая из локальных популяций» (Салменкова, 2018, с. 7). Чем меньше популяция, тем больше шансов, что она исчезнет. Несмотря на то, что популяции уязвимы, сама метапопуляция благодаря постоянным иммиграционным процессам устойчива. Это позволяет совершенствовать моделирование метапопуляционных процессов за счет рассмотрения метасообществ (metacommunity) – сообществ, состоящих из нескольких взаимодействующих метапопуляций, или совокупности локальных сообществ, связанных между собой множественными миграциями слагающих их видов.

Наконец, можно поспекулировать и на таком примере. В некоторых городах (таких как Тольятти, Дмитровград, Нижний Новгород и др.) отдельные районы находятся на расстоянии друг от друга (разделены городскими лесами или реками), что позволяет рассматривать их население как городскую метапопуляцию. Более того, в качестве таковых можно рассматривать и крупные городские агломерации (Титов и др., 1996; Любовный, 2011; Крупные городские..., 2015; Экономика российских..., 2020; Е. Антонов и др., 2022). Трудно себе представить, что все районы такой самой большой в митре агломерации, как Чунцин (Китай; население

– 52 млн чел. (больше всей Испании; только 4 страны Западной Европы больше по населению), площадь – 83 тыс. км² (больше всей Австрии)), как-то не изолированы (субпопуляции) и одинаково посещаемы (миграция). Подобный учет «пространственной составляющей» позволит более корректно моделировать структуру и развитие таких территорий.

В качестве примера (рис. 6) продемонстрируем размещение населения г. Тольятти (благо, мы в нем живем и хорошо знаем). Население (2021 г.) – более 690 тыс. чел. (20-й в стране по численности населения и первый среди не областных центров; площадь – 315 км²); три района города (Автозаводской (население 425 тыс. чел., площадь – 89 км²), Центральный (155 тыс. чел.) и Комсомольский (110 тыс. чел.)) разделены лесными массивами (Оценка состояния..., 1995) общей площадью около 8 тыс. га (25 % от всей территории). Это делает поездку из одного района в другой сравнимой с поездкой между городами («гордые» жители Автозаводского района очень редко, если это только не связано с работой, посещают остальные районы, а для некоторых жителей Комсомольского района легче попасть в Москву или Турцию, чем в Автозаводской район). Иными словами, для описания структуры и динамики населения всего г. Тольятти применимы, например, методы индивидуально-ориентированного моделирования.

Завершая этот обзор и отдавая себе отчет в том, что некоторые из описанных методов моделирования метапопуляционных процессов будут для экологов относительно сложны и не всегда понятны, приведем забавный случай с Т. фон Карманом¹¹ – математиком, прославившимся аэродинамическими уравнениями (теория вихрей Кармана). Он был профессором в Ахене (Aachen, Германия), и, поскольку консультировал несколько авиакомпаний, ему была предоставлена возможность бесплатно летать для чтения лекций в Пасадену (Калифорнийский технологический университет, США). Однажды он прибыл на лекцию в Пасадену, начал ее читать, но через некоторое время увидел, «что выражение на лицах не столь осмысленное, как обычно. И тогда он поймал себя на том, что говорит по-немецки. Это его смутило. «Но почему же вы молчите?» – обратился он к слушателям. Студенты не

¹¹ Т. Карман фон (Theodore von Kármán; 1881–1963) – американский математик, инженер, механик венгерского



Рис. 6. Размещение населения г. Тольятти (три субпопуляции)
Fig. 6. Population distribution of the city of Togliatti (three subpopulations)

отвечали, наконец один изрек: «Не расстраивайтесь, профессор. Можете говорить по-немецки, можете по-английски, мы поймем не больше»» (Пойя, 1965, с. 48–49). Хочется

надеяться, что читатель отнесется к описанным методам с уважением, улыбкой и радостью познания.

Библиография

- Антонов А. И., Горяинов А. Г. Большая новейшая энциклопедия рыбалки . М.: ЛитРес, 2010. 660 с.
- Антонов Е. В., Куричев Н. К., Трейвиш А. И. Исследования городской системы и агломераций в России // Известия РАН. Сер. географ. 2022. Т. 86, № 3. С. 310–331.
- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций . М.; Ижевск: Институт компьютерных технологий, 2003. 368 с.
- Бондарь М. Г. Многолетняя динамика и современное состояние популяции лесного северного оленя (*Rangifer tarandus valentinae*) Алтае-Саянской горной страны // Вестник КрасГАУ. 2015. № 5. С. 40–44.
- Борщев А. В. Практическое агентное моделирование и его место в арсенале аналитика // Exponenta PRO. 2004. № 3-4 (7-8). С. 38–47.
- Борщев 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.
- 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, 1981. С. 84–91.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование . М.: Наука, 1976. 288 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие . М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Грбарник П. Я., Шанин В. Н., Чертов О. Г., Припутина И. В., Быхолец С. С., Петропавловский Б. С., Фролов П. В., Зубкова Е. В., Шашков М. П., Фролова Г. Г. Моделирование динамики лесных экосистем как инструмент прогнозирования и управления лесами // Лесоведение. 2019. № 6. С. 488–500.
- Домбровский Ю. А., Маркман Г. С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах . Ростов н/Д.: Изд-во Ростов. госун-та, 1983. 118 с.

- Дохман-Гармиза Г. Социальная жизнь растений . М.: Московский рабочий, 1927. 60 с.
- Жариков В. В. Концепция природно-технического каскадного комплекса экосистем Волжских водохранилищ // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тезисы докладов Международной конференции. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. С. 15–17.
- Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 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 // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1991. № 8. С. 51–67.
- Карпов Ю. Г. Имитационное моделирование систем. Введение в моделирование с AnyLogic 5 . СПб.: БХВ-Петербург, 2005. 400 с.
- Карпов Ю. Г. Моделирование агентов – новая парадигма в имитационном моделировании . 2008. URL: <https://masters.donntu.ru/2008/fvti/dovzhik/library/st9.htm>.
- Колобов А. Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- Комаров А. С. Имитационные модели нелинейной динамики сообществ растений : Дис. ... д-ра биол. наук. Пушино; Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. 389 с.
- Комаров А. С., Зубкова Е. В., Фролов П. В. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 57–69.
- 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 // Известия Самарского НЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 276–279.
- Крупные городские агломерации России // Сайт VSEON.com. 2015. URL: <http://vseon.com/analitika/aglomeratsiya/krupnye-gorodskie-aglomeracii-rossii>.
- Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л. Применение метапопуляционного подхода к анализу пространственно-временной динамики промысловых животных (на примере популяций кабана и изюбря) // Региональные проблемы. 2011. Т. 14, № 2. С. 12–20.
- Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2018. Т. 14, № 1. С. 13–31.
- Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Модель пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнедействующими взаимодействиями: синхронизация и кластеризация // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. Вып. 1. С. 1–18. URL: https://www.matbio.org/2019/Kulakov_14_1.pdf.
- Лой А. М., Кельтон В. Д. Имитационное моделирование . 3-е изд. СПб: Питер; Киев: BHV, 2004. 847 с.
- Любовный В. Я. Самарско-Тольяттинская агломерация: история формирования и перспективы развития . М.: Экон-Информ, 2011. 169 с.
- Марчук Г. И. Методы вычислительной математики . М.: Наука, 1989. 608 с.
- Меншуткин В. В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция) . Петрозаводск; СПб.: РАН, 2010. 416 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое понимание природы растительного сообщества // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 5–21.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности: (история и современное состояние основных концепций) . Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 2. Ценотический уровень // Биологические науки. 1977. № 2. С. 121–126.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы . М.: Наука, 1978. 212 р.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии . М.: Наука, 1989. 223 с.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. . М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
- Оценка состояния и устойчивости лесов зеленой зоны города Тольятти / Отв. ред. Е. Г. Мозолевская, Г. С. Розенберг. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1995. 92 с.
- Паутова В. Н., Номоконова В. И. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 188 с.
- Пойя Д. Мои знакомые математики // Наука и жизнь. 1970. № 6. С. 48–51.
- Работнов Т. А. Фитоценология . 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник . М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Биофизическая динамика продукционных процессов . М.; Ижевск: Институт компьютерных технологий, 2004. 464 с.
- Розенберг Г. С. Введение в теоретическую экологию: В 2 т. . Изд. 2-е, испр. и доп. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.

- Розенберг Г. С. Системный подход в глобалистике на примере современных социо-эколого-экономических систем // Век глобализации. 2022. № 4 (44). С. 28–48.
- Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие) . Самара: Самарский НЦ РАН, 1999. 396 с.
- Салменкова Е. А. Популяционные системы, метапопуляции, биокомплексность // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138, № 1. С. 3–11.
- Свирижев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии . М.: Наука, 1987. 368 с.
- Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.
- Титов К. А., Любовный В. Я., Хасаев Г. Р. Самарско-Тольяттинская агломерация: современное состояние и пути устойчивого развития . М.: Наука, 1996. 208 с.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовые реки . СПб.: Наука, 2003. 232 с.
- Форрестер Дж. Мировая динамика . М.: Наука, 1978. 168 с.
- Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний: пер. с англ. . М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 340 с.
- Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология: Учебник . М.: Дрофа, 2004. 416 с.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоологический журнал. 1963. Т. 4. Вып. 3. С. 417–433.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26, № 5. С. 528–537.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1456–1469.
- Шварц С. С. Экологические механизмы эволюционного процесса // Вестник АН СССР. 1968. № 5. С. 57–66.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных . Свердловск: РИСО УФАН СССР, 1969. 200 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология // Современные проблемы экологии. (Доклады). М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 52–62.
- Шейн Е. В., Рыжова И. М. Математическое моделирование в почвоведении: Учебник . М.: ИП Маракушев А. Б., 2016. 377 с.
- Шеннон Р. Имитационное моделирование систем – искусство и наука . М.: Мир, 1978. 420 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: В 2 кн. . М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
- Эдмондсон Т. Практика экологии. Об озере Вашингтон и не только о нем . М.: Мир, 1998. 299 с.
- Экономика российских городов и городских агломераций. Вып. 4: Новые подходы к оценке валового городского продукта и его структуры . М.: Фонд «Институт экономики города», 2020. URL: <http://www.urbanecomics.ru/urbanecomics>.
- Borshchev A., Filippov A. From system dynamics and discrete event to practical agent based modeling: reasons, techniques, tools // The 22nd International Conference of the System Dynamics Society. Oxford (England): System Dynamics Society, 2004. 22 p. URL: http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS_2004/PAPERS/381BORSH.pdf.
- Bridle J. R., Polechová J., Kawata M., Butlin R. K. Why is adaptation prevented at ecological margins? New insights from individual-based simulations // Ecol. Letter. 2010. Vol. 13. P. 485–494.
- Clark J. R., Daines S. J., Lenton T. M., Watson A. J., Williams H. T. P. Individual-based modelling of adaptation in marine microbial populations using genetically defined physiological parameters // Ecol. Modelling. 2011. Vol. 222. P. 3823–3837.
- Clark M. E., Rose K. A. Individual-based model of stream-resident rainbow trout and brook char: model description, corroboration, and effects of sympatry and spawning season duration // Ecol. Modelling. 1997. Vol. 94. P. 157–175.
- DeAngelis D. L., Grimm V. Individual-based models in ecology after four decades // F1000Prime Reports. 2014. P. 1–6. URL: <https://archive.org/details/pubmed-PMC4047944/page/n5/mode/2up>.
- DeAngelis D. L., Gross L. J. Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems. N. Y.: CRC Press; Boston (MA): Springer US, 1992. 545 p.
- DeAngelis D. L., Mooij W. M. Individual-based modelling of ecological and evolutionary processes. 1 // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2005. Vol. 36. P. 147–168.
- Garifullin M., Borshchev A., Popkov T. Using Anylogic and Agent-Based Approach to Model Consumer Market. 2007. URL: <http://www.xjtek.com/support/download/papers/>.
- Gause G. F. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1934. 163 p.
- Grimm V., Railsback S. Individual-Based Modeling and Ecology. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2005. 448 p.
- Grimm V., Wyszomirski T., Aikman D., Uchmanki J. Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop // Ecol. Modelling. 1999. Vol. 115. P. 275–282.

- Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. 313 p.
- Hanski I., Gaggiotti O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. London: Elsevier Acad. Press, 2004. 696 p.
- Haythorne S., Skabar A. An improved pattern-guided evolution approach for the development of adaptive individual-based ecological models // *Ecol. Modelling*. 2013. Vol. 252. P. 72–82.
- He H. S., Mladenoff D. J., Boeder J. An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species // *Ecol. Modelling*. 1999. Vol. 119, No 1. P. 1–19.
- Jackson J. B. C. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species // *Science*. 1968. Vol. 161. P. 479–480.
- James J. Methodological individualism in ecology // *Philosophy of Sci*. 2014. Vol. 81, No 5. P. 770–784.
- Kolobov A. N., Frisman E. Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // *Ecol. Complexity*. 2016. Vol. 27. P. 29–39.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bull. Entomological Soc. America*. 1969. Vol. 15, No 3. P. 237–240.
- Matejicek L., Vavrova E., Cudlin P. Spatio-temporal modelling of ground vegetation development in mountain spruce forests // *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 14. P. 2584–2592.
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.L. Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing // *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 4. P. 935–946.
- Rebaudo F., Le Rouzic A., Dupas S., Silvain J.-F., Harry M., Dangles O. SimAdapt: an individual-based genetic model for simulating landscape management impacts on populations // *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 595–600.
- Romero-Mujalli D., Jeltsch F., Tiedemann R. Individual-based modeling of eco-evolutionary dynamics: state of the art and future directions // *Reg. Environ. Change*. 2019. V 19. P. 1–12.
- Roughgarden J. Individual based models in ecology: An evaluation, or how not to ruin a good thing // *Philosophy of Science Association Biennial Meeting, San Diego, 2012*. Unpublished manuscript, PhilSci Archive. 2012. URL: <http://philsci-archive.pitt.edu/9434/1/RoughgardenPSA2012IBMlecture.pdf>, <https://core.ac.uk/download/pdf/148349671.pdf>.
- Rozenberg G. S., Krestin S. V. System of analytical models of processes of eutrophication in the reservoir (block approach) // *Programme and Abstracts. 3rd International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality*. Ceske Budejovice (Czech Republic), 1997. P. 151.
- Schieritz N., Milling P. Modeling the forest or modeling the trees – a comparison of system dynamics and agent-based simulation // *The 21st International Conference of the System Dynamics Society*. N. Y.: System Dynamics Society, 2003. 15 p. URL: <http://iswww.bwl.uni-mannheim.de/Forschung/pr/sd03/p-na.pdf>.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R. M., Spies T. A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics // *Ecol. Modelling*. 2012. Vol. 231. P. 87–100.
- Shuman J. K., Shugart H. H., Krankina O. N. Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia // *Ecol. Modelling*. 2014. Vol. 293. P. 102–110.
- Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P. What is the Allee effect? // *Oikos*. 1999. Vol. 87, No 1. P. 185–190.
- Stillman R. A., Goss-Custard J. D. Individual-based ecology of coastal birds // *Biol. Reviews*. 2010. Vol. 85. P. 413–434.
- Stillman R. A., Railsback S. F., Giske J., Berger U., Grimm V. Making predictions in a changing world: the benefits of individual-based ecology. *Bioscience*. 2015. Vol. 65. P. 140–150.
- Terna P. Agent based artificial experiments in social science with jESOF // *J. Social Complexity*. 2007. Vol. 3. P. 75–84.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. *Mutations and geographical variations* // *The New Systematics* (Ed. Huxley J.). Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 73–136.

Благодарности

Работа выполнена в соответствии с Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук согласно тематическому плану Института экологии Волжского бассейна РАН по теме «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна».

ON MODELING METAPOPOPULATION PROCESSES

ROZENBERG
Gennady Samuilovich

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,
genarozenberg@yandex.ru*

KOSTINA
Natalia Victorovna

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,
knva2009@yandex.ru*

ROZENBERG
Anastasia Gennadyevna

*PhD, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,
chicadivina@yandex.ru*

Keywords:

diffuse models
agent-oriented
migration
competition
heterogeneous
environment
population waves

Summary: Three paradigms of cognition of the world are presented: Laplacian determinism (“Laplace’s demon”), stochasticism and chaos-self-organization (uncertainty in the dynamics of the behavior of wildlife objects). The formation of the mathematical theory of population dynamics within these three paradigms is discussed. A metapopulation is a spatially structured population that persists over time as a set of spatially separated, local, interacting populations with limited settlement between them. The principle of migration is the main mechanism that distinguishes the theory of metapopulations from the standard theory of population dynamics, which analyzes mortality and fertility within a single population. The compromise between competition and colonization allows competing species to coexist in a heterogeneous environment. Quantitative approaches make it possible to take into account other mechanisms and more general spatial variations. Stochastic and deterministic models of the dynamics of metapopulations are discussed. They are point model (parameters change only in one variable), diffuse one (taking into account the diffusion exchange between two habitats identical in their ecological characteristics) and agent-based models (based on the individual behavior of agent-objects and operating with parameter values averaged for a group of similar objects), etc. The main properties of individual agents are: “intelligence” (learnability), location in time and space (a certain “habitat” is set), and the presence of a life goal.

Published on: 21 June 2023

References

- Antonov A. I. Goryaynov A. G. Big newest encyclopedia of fishing. M.: LitRes, 2010. 660 p.
- Antonov E. V. Kurichev N. K. Treyvish A. I. Studies of the urban system and agglomerations in Russia, Izvestiya RAN. Ser. geograf. 2022. T. 86, No. 3. P. 310–331.
- Assessment of the state and sustainability of forests in the green zone of the city of Togliatti, Otv. red. E. G. Mozolevskaya, G. P. Rozenberg. Tol’yatti: IEVB RAN, 1995. 92 p.
- Bazykin A. D. Nonlinear dynamics of interacting populations. M.; Izhevsk: Institut komp’yuternyh tehnologiy, 2003. 368 p.
- Bondar’ M. G. Long-term dynamics and current state of the forest reindeer (*Rangifer tarandus valentinae*) population of the Altai-Sayan mountainous country, Vestnik KrasGAU. 2015. No. 5. P. 40–44.
- Borshchev A., Filippov A. From system dynamics and discrete event to practical agent based modeling: reasons, techniques, tools, The 22nd International Conference of the System Dynamics Society. Oxford (England): System Dynamics Society, 2004. 22 p. URL: http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS_2004/PAPERS/381BORSH.pdf.
- Bridle J. R., Polechová J., Kawata M., Butlin R. K. Why is adaptation prevented at ecological margins? New insights from individual-based simulations, Ecol. Letter. 2010. Vol. 13. P. 485–494.
- Brusilovskiy P. M. Rozenberg G. S. On the possibility of constructing a model that satisfactorily describes fluctuations in one real predator-prey system, Dinamika ekologo-ekonomicheskikh sistem. Novosibirsk: Nauka, 1981. P. 84–91.
- Chernova N. M. Bylova A. M. General ecology. Textbook. M.: Drofa, 2004. 416 p.

- Clark J. R., Daines S. J., Lenton T. M., Watson A. J., Williams H. T. P. Individual-based modelling of adaptation in marine microbial populations using genetically defined physiological parameters, *Ecol Modelling*. 2011. Vol. 222. P. 3823–3837.
- Clark M. E., Rose K. A. Individual-based model of stream-resident rainbow trout and brook char: model description, corroboration, and effects of sympatry and spawning season duration, *Ecol. Modelling*. 1997. Vol. 94. P. 157–175.
- DeAngelis D. L., Grimm V. Individual-based models in ecology after four decades, *F1000Prime Reports*. 2014. P. 1–6. URL: <https://archive.org/details/pubmed-PMC4047944/page/n5/mode/2up>.
- DeAngelis D. L., Gross L. J. *Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. N. Y.: CRC Press; Boston (MA): Springer US, 1992. 545 p.
- DeAngelis D. L., Mooij W. M. Individual-based modelling of ecological and evolutionary processes. 1, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2005. Vol. 36. P. 147–168.
- Dombrovskiy Yu. A. Markman G. S. *Spatial and temporal order in ecological and biochemical systems*. Rostov n/D.: Izd-vo Rostov. gosun-ta, 1983. 118 p.
- Economics of Russian cities and urban agglomerations. Issue. 4: new approaches to assessing the gross urban product and its structure. M.: Fond «Institut ekonomiki goroda», 2020. URL: <http://www.urbanecomics.ru/urbanecomics>.
- Edmondson T. *The practice of ecology. About Lake Washington and more*. M.: Mir, 1998. 299 p.
- Garifullin M., Borshchev A., Popkov T. Using Anylogic and Agent-Based Approach to Model Consumer Market. 2007. URL: <http://www.xjtek.com/support/download/papers/>.
- Garmiza G. *Social Life of Plants*. M.: Moskovskiy rabochiy, 1927. 60 p.
- Gause G. F. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins So., 1934. 163 r.
- Gilyarov A. M. *Population Ecology: A Study Book*. M.: Izd-vo MGU, 1990. 191 p.
- Grabarnik P. Ya. Shanin V. N. Chertov O. G. Priputina I. V. Byhovec S. S. Petropavlovskiy B. S. Frolov P. V. Zubkova E. V. Shashkov M. P. Frolova G. G. Modeling the dynamics of forest ecosystems as a tool for forest forecasting and management, *Lesovedenie*. 2019. No. 6. P. 488–500.
- Grimm V., Railsback S. *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2005. 448 r.
- Grimm V., Wyszomirski T., Aikman D., Uchmanki J. Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop, *Ecol. Modelling*. 1999. Vol. 115. P. 275–282.
- Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. 313 p.
- Hanski I. *The shrinking world: ecological consequences of habitat loss*. M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2010. 340 p.
- Hanski I., Gaggiotti O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. London: Elsevier Acad. Press, 2004. 696 p.
- Haythorne S., Skabar A. An improved pattern-guided evolution approach for the development of adaptive individual-based ecological models, *Ecol. Modelling*. 2013. Vol. 252. P. 72–82.
- He H. S., Mladenoff D. J., Boeder J. An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species, *Ecol. Modelling*. 1999. Vol. 119, No 1. P. 1–19.
- Jackson J. B. C. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species, *Science*. 1968. Vol. 161. P. 479–480.
- James J. Methodological individualism in ecology, *Philosophy of Sci.* 2014. Vol. 81, No 5. P. 770–784.
- Karpov Yu. G. Agent modeling is a new paradigm in simulation modeling. 2008. URL: <https://masters.donntu.ru/2008/fvti/dovzhik/libary/st9.htm>.
- Karpov Yu. G. *Simulation modeling of systems. Introduction to modeling with AnyLogic 5*. SPb.: BHV-Peterburg, 2005. 400 p.
- Kolobov A. N. Modeling the spatio-temporal dynamics of tree communities: an individually-oriented approach, *Lesovedenie*. 2014. No. 5. P. 72–82.
- Kolobov A. N., Frisman E. Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands, *Ecol. Complexity*. 2016. Vol. 27. P. 29–39.
- Komarov A. S. Zubkova E. V. Frolov P. V. Cellular automaton model of the dynamics of populations and communities of dwarf shrubs, *Sibirskiy lesnoy zhurn*. 2015. No. 3. P. 57–69.
- Komarov A. S. Simulation models of nonlinear dynamics of plant communities: Dip. ... d-ra biol. nauk. Puschino; Tol'yatti: IEVB RAN, 2004. 389 c.
- Krestin S. V. Rozenberg G. S. On one mechanism of “water bloom” in a plain type reservoir, *Biofizika*. 1996. T. 41. Vyp. 3. P. 650–654.
- Krestin S. V. Rozenberg G. S. Two-dimensional model of “water bloom” in a plain-type reservoir, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2002. T. 4, No. 2. P. 276–279.
- Kulakov M. P. Frisman E. Ya. Clustering and chimeras in the model of spatio-temporal dynamics of populations with age structure, *Nelineynaya dinamika*. 2018. T. 14, No. 1. P. 13–31.
- Kulakov M. P. Frisman E. Ya. Model of spatio-temporal population dynamics with age structure and long-range interactions: synchronization and clustering, *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*.

2019. T. 14. Vyp. 1. P. 1–18. URL: https://www.matbio.org/2019/Kulakov_14_1.pdf.
- Kulakov M. P. Revuckaya O. L. Application of the metapopulation approach to the analysis of the spatio-temporal dynamics of game animals (on the example of wild boar and red deer populations), *Regional'nye problemy*. 2011. T. 14, No. 2. P. 12–20.
- Large urban agglomerations of Russia, *Sayt VSEON.com*. 2015. URL: <http://vseon.com/analitika/aglomeratsiya/krupnye-gorodskie-aglomeracii-rossii>.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Entomological Soc. America*. 1969. Vol. 15, No 3. P. 237–240.
- Lou A. M. Kel'ton V. D. Simulation modeling analysis. 3-e izd. SPb: Piter; Kiev: BHV, 2004. 847 p.
- Lyubovnyy V. Ya. Samara-Tolyatti Agglomeration: history of formation and development prospects. M.: Ekon-Inform, 2011. 169 p.
- Marchuk G. I. Methods of computational mathematics. M.: Nauka, 1989. 608 p.
- Matejicek L., Vavrova E., Cudlin P. Spatio-temporal modelling of ground vegetation development in mountain spruce forests, *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 14. P. 2584–2592.
- Menshutkin V. V. The art of modeling (Ecology, Physiology, Evolution). Petrozavodsk; SPb.: RAN, 2010. 416 p.
- Mirkin B. M. Naumova L. G. The current state, trends in the development of the science of vegetation and a new understanding of the nature of the plant community, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1994. T. 114. Vyp. 1. P. 5–21.
- Mirkin B. M. Naumova L. G. The science of vegetation: (history and current state of the basic concepts). Ufa: Gilem, 1998. 413 p.
- Mirkin B. M. Rozenberg G. S. Naumova L. G. Dictionary of concepts and terms of modern Phytocenology. M.: Nauka, 1989. 223 p.
- Mirkin B. M. Rozenberg G. S. Analysis of the mosaic structure of herbaceous plant communities. 2. Cenotic level, *Biologicheskie nauki*. 1977. No. 2. P. 121–126.
- Mirkin B. M. Rozenberg G. S. Phytocenology. Principles and methods. M.: Nauka, 1978. 212 p.
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.L. Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing, *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 4. P. 935–946.
- Odum Yu. Ecology. M.: Mir, 1986. T. 1. 328 p.; T. 2. 376 p.
- Pautova V. N. Nomokonova V. I. Phytoplankton productivity of the Kuibyshev reservoir. Tol'yatti: IEVB RAN, 1994. 188 p.
- Phytoplankton of the Lower Volga. Reservoirs and lower reaches of the river. SPb.: Nauka, 2003. 232 p.
- Poyya D. My familiar mathematicians, *Nauka i zhizn'*. 1970. No. 6. P. 48–51.
- Practical agent-based modeling and its place in the analyst's arsenal, *Exponenta PRO*. 2004. No. 3-4 (7-8). P. 38–47.
- Rabotnov T. A. Phytocenology. 2-e izd. M.: Izd-vo MGU, 1983. 296 p.
- Rebaudo F., Le Rouzic A., Dupas S., Silvain J. F., Harry M., Dangles O. SimAdapt: an individual-based genetic model for simulating landscape management impacts on populations, *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 595–600.
- Reymers N. F. Nature management: Dictionary-reference Book. M.: Mysl', 1990. 637 p.
- Riznichenko G. Yu. Rubin A. B. Biophysical dynamics of production processes. M.; Izhevsk: Institut komp'yuternyh tehnologiy, 2004. 464 p.
- Romero-Mujalli D., Jeltsch F., Tiedemann R. Individual-based modeling of eco-evolutionary dynamics: state of the art and future directions, *Reg. Environ. Change*. 2019. V 19. P. 1–12.
- Roughgarden J. Individual based models in ecology: An evaluation, or how not to ruin a good thing, *Philosophy of Science Association Biennial Meeting, San Diego, 2012*. Unpublished manuscript, PhilSci Archive. 2012. URL: <http://philsci-archive.pitt.edu/9434/1/RoughgardenPSA2012IBMLecture.pdf>, <https://core.ac.uk/download/pdf/148349671.pdf>.
- Rozenberg G. S. Mozgovoy D. P. Gelashvili D. B. Elements of theoretical constructions of modern ecology (A study book). Samara: Samarskiy NC RAN, 1999. 396 p.
- Rozenberg G. S. Introduction to theoretical ecology. Izd. 2-e, ispr. i dop. Tol'yatti: Cassandra, 2013. T. 1. 565 p.; T. 2. 445 p.
- Rozenberg G. S. System approach in globalistics on the example of modern socio-ecological and economic systems, *Vek globalizacii*. 2022. No. 4 (44). C. 28–48.
- Rozenberg G. S., Krestin S. V. System of analytical models of processes of eutrophication in the reservoir (block approach), *Programme and Abstracts. 3rd International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality. Ceske Budejovice (Czech Republic), 1997*. R. 151.
- Salmenkova E. A. Population systems, metapopulations, biocomplexity, *Uspehi sovremennoy biologii*. 2018. T. 138, No. 1. P. 3–11.
- Schieritz N., Milling P. Modeling the forest or modeling the trees – a comparison of system dynamics and agent-based simulation, *The 21st International Conference of the System Dynamics Society*. N. Y.: System Dynamics Society, 2003. 15 p. URL: <http://iswww.bwl.uni-mannheim.de/Forschung/pr/>

sd03/p-na.pdf.

- Seidl R., Rammer W., Scheller R. M., Spies T. A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics, *Ecol. Modelling*. 2012. Vol. 231. P. 87–100.
- Shein E. V. Ryzhova I. M. *Mathematical modeling in soil science*. Textbook. M.: IP Marakushev A. B., 2016. 377 p.
- Shannon R. *Systems Simulation – the Art and Science*. M.: Mir, 1978. 420 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. *Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions*. M.: Nauka, 2005. Kn. 1. 281 p.; Kn. 2. 337 p.
- Shuman J. K., Shugart H. H., Krankina O. N. Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia, *Ecol. Modelling*. 2014. Vol. 293. P. 102–110.
- Shvarc S. S. Ecological mechanisms of the evolutionary process, *Vestnik AN SSSR*. 1968. No. 5. P. 57–66.
- Shvarc S. S. *Evolutionary Ecology of Animals*. Sverdlovsk: RISO UFAN SSSR, 1969. 200 p.
- Shvarc S. S. Evolutionary ecology of animals and its tasks, *Zhurnal obschey biologii*. 1965. T. 26, No. 5. P. 528–537.
- Shvarc S. S. Evolutionary ecology, *Sovremennye problemy ekologii*. (Doklady). M.: Izd-vo MGU, 1973. P. 52–62.
- Shvarc S. S. Intraspecific variability of mammals and methods of its study, *Zoologicheskii zhurnal*. 1963. T. 4. Vyp. 3. P. 417–433.
- Shvarc S. S. Population structure of the species, *Zoologicheskii zhurnal*. 1967. T. 46. Vyp. 10. P. 1456–1469.
- Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P. What is the Allee effect?, *Oikos*. 1999. Vol. 87, No 1. P. 185–190.
- Stillman R. A., Goss-Custard J. D. Individual-based ecology of coastal birds, *Biol. Reviews*. 2010. Vol. 85. P. 413–434.
- Stillman R. A., Railsback S. F., Giske J., Berger U., Grimm V. Making predictions in a changing world: the benefits of individual-based ecology. *Bioscience*. 2015. Vol. 65. P. 140–150.
- Svirezhev Yu. M. *Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology*. M.: Nauka, 1987. 368 p.
- Terna P. Agent based artificial experiments in social science with jESOF, *J. Social Complexity*. 2007. Vol. 3. P. 75–84.
- The use of simulation modeling in Russia – state for 2007, 3-ya Vserossiyskaya nauchno-prakticheskaya konferenciya po imitacionnomu modelirovaniyu IMMOMOD 2007; Sankt-Peterburg, 17–19 oktyabrya 2007 g. SPb.: FGUP CNII tehnologii sudostroeniya, 2007. P. 11–16.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variations, *The New Systematics* (Ed. Huxley J.). Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 73–136.
- Timohina A. F. Zooplankton as a component of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir. *Tol'yatti: IEVB RAN*, 2000. 193 p.
- Titov K. A. Lyubovnyy V. Ya. Hasaev G. R. Samara-Togliatti Agglomeration: current state and ways of sustainable development. M.: Nauka, 1996. 208 p.
- Vol'terra V. *Mathematical theory of the struggle for existence*. M.: Nauka, 1976. 288 p.
- World dynamics*. M.: Nauka, 1978. 168 p.
- Zharikov V. V. The concept of the natural-technical cascade complex of ecosystems of Volga reservoirs, *Ekologicheskie problemy basseynov krupnyh rek: Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy konferencii*. Tol'yatti: IEVB RAN, 1998. P. 15–17.
- Zhukova L. A. Komarov A. S. Polyvariance of ontogeny and dynamics of plant coenopopulations, *Zhurnal obschey biologii*. 1990. T. 51, No. 4. P. 450–461.
- Zhukova L. A. Komarov A. S. Quantitative analysis of dynamic polyvariance in coenopopulations of the greater plantain at different planting densities, *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki*. 1991. No. 8. P. 51–67.