

Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 1. Сквозные модели

С. В. Бердников^{1,✉}, В. В. Селютин¹, Ф. А. Сурков², Ю. В. Тютюнов¹

¹ Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук (ЮНЦ РАН), Ростов-на-Дону, Россия

² Южный федеральный университет (ЮФУ), Ростов-на-Дону, Россия
✉ berdnikovsv@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.07.2021 г., после доработки – 28.09.2021 г.

Цель. Несмотря на сравнительно недолгую историю моделирования морских систем, точкой отсчета которой является конец 1960-х – начало 1970-х гг., данное направление развивается исключительно интенсивно, и количество публикаций по моделированию морских систем исчисляется тысячами. Целью статьи является обзор накопленных в этой области достижений. Основное внимание уделено общим принципам и спектру современных подходов к моделированию морских систем. Результаты анализа и обобщения более двухсот источников – научных статей, монографий и разделов монографий, интернет-ресурсов – представлены в двух частях, публикуемых отдельно.

Методы и результаты. За последние десятилетия понимание закономерностей функционирования морских экосистем существенно возросло, как и возможности экологического мониторинга и компьютерных технологий. Одновременно в связи с увеличением количества глобальных и региональных экологических программ и проектов в области морепользования, охраны морской среды и анализа последствий изменения климата возрос спрос на количественные инструменты для поддержки инициатив по управлению рациональным использованием морских ресурсов на основе экосистемного подхода. Это привело к запросу на более сложные многокомпонентные модели и значительному росту числа такого рода моделей. Первая часть данного обзора посвящена «сквозным» (*end-to-end*) моделям – сложным интегративным инструментам поддержки инициатив по управлению рациональным использованием морских ресурсов.

Выводы. Способность анализировать сценарии «что, если» делает сквозные модели полезным инструментом для определения эффективных вариантов управления морскими биологическими ресурсами, в том числе управления рыболовством, и оценки влияния климатических изменений и антропогенных воздействий на все трофические уровни, включая биогеохимический цикл, микробную петлю, различные типы детрита. Эти модели не следует использовать при принятии тактических решений (в этом случае лучше работают локальные объектно-ориентированные субмодели), но они являются полезными инструментами для стратегического планирования и комплексных оценок альтернативных стратегий управления.

Ключевые слова: морские экосистемы, сквозное моделирование, модели трофодинамики, модели промысловых популяций, информационные технологии

Благодарности: публикация подготовлена в рамках ГЗ ЮНЦ РАН на 2022 г. по теме № 122013100131-9 «Геоинформационный анализ и моделирование морских и наземных экосистем Юга России».

Для цитирования: Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 1. Сквозные модели / С. В. Бердников [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2022. Т. 38, № 1. С. 105–122. doi:10.22449/0233-7584-2022-1-105-122

Modeling of Marine Ecosystems: Experience, Modern Approaches, Directions of Development (Review). Part 1. End-to-End Models

S. V. Berdnikov^{1, ✉}, V. V. Selyutin¹, F. A. Surkov², Yu. V. Tyutyunov¹

¹ Federal Research Center The Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences
(SSC RAS), Rostov-on-Don, Russia

² Southern Federal University (SFedU), Rostov-on-Don, Russia
✉ berdnikovsv@yandex.ru

Purpose. Despite a relatively short history of marine systems modeling, which started in late 1960s – early 1970s, this discipline is developing quite intensively. Publications on marine system modeling number in the thousands. The purpose of the article is to review the achievements accumulated in this field. The main attention is paid to the general principles in marine systems modeling, and to the spectrum of the applied modern approaches. The results of analysis of more than 200 sources, i. e. research papers, monographs, sections in books, internet-resources, are summarized in the paper of two parts published separately.

Methods and Results. Over the past decades, our understanding of the patterns of marine ecosystems functioning has increased significantly, as well as the possibilities of ecological monitoring and information technologies. At the same time, the increasing number of global and regional environmental programs and projects in the field of rational use of marine resources, protection of marine ecosystems, and assessment of the climate change impacts has resulted in growth of demands for quantitative tools providing the ecosystem-based support of the initiatives in rational management of sea resources. This, in its turn, has required more complex multi-component models and led to significant increase in the number of such models. The first part of this review is focused on the end-to-end models which represent the complex integrative tools assisting in taking correct decisions for rational management of marine resource.

Conclusions. Providing testing of the scenarios “what if”, the end-to-end models are the effective modeling instruments for assessing the consequences of climatic and anthropogenic impacts on all the trophic levels of marine ecosystems including bio-geo-chemical cycle, microbial loop, and various kinds of detritus. These models are not intended for taking tactical decisions (in such cases, local object-oriented sub-models should be used), but they are indispensable instruments in strategic planning and complex assessing of the management strategies.

Keywords: marine ecosystems, end-to-end modeling, trophodynamic models, harvesting models, information technologies

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the state task of SSC RAS for 2022 on theme No. 122013100131-9 “Geoinformation analyses, and modeling of marine and terrestrial ecosystems in the South of Russia”.

For citation: Berdnikov, S.V., Selyutin, V.V., Surkov, F.A. and Tyutyunov, Yu.V., 2022. Modeling of Marine Ecosystems: Experience, Modern Approaches, Directions of Development (Review). Part 1. End-to-End Models. *Physical Oceanography*, [e-journal] 29(1), pp. 98-114. doi:10.22449/1573-160X-2022-1-98-114

Введение

Математическое моделирование, ставшее важнейшим инструментом познания количественных закономерностей структуры и динамики морских экологических систем, требует интеграции гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических аспектов их функционирования, то есть экосистемного подхода. Если на ранних этапах развития основное внимание было сфокусировано на методологических и теоретических аспектах, то в последние 20–30 лет математические модели морских экосистем в значительной степени приобрели прикладную направленность и стали широко использоваться в целях прогнозирования и управления состоянием морской среды и морских популяций [1–4].

Исторически моделирование морских экосистем развивалось в трех вышеуказанных направлениях сравнительно независимо. Наилучшая теоретическая база изначально имелась в моделировании гидрологических процессов, описываемых классическими уравнениями динамики сплошной среды, в частности системой уравнений Навье – Стокса или ее модификациями. Дальнейшее развитие шло здесь в направлении моделирования взаимодействия океана и атмосферы, океанической циркуляции, внутренних волн, влияния климатических процессов и т. д.

Трудности моделирования гидрофизических процессов во многом были связаны с трудностями вычислительного характера, которые постепенно преодолевались благодаря прогрессу в области численных методов и компьютерной техники [5–9]. В моделировании гидрохимического режима можно также использовать готовый математический аппарат: система уравнений Навье – Стокса должна быть дополнена системой уравнений адвекции – диффузии [10]. При этом можно выделить три относительно независимых направления.

В морских заливах, в которые впадают крупные реки, и в морях эстуарного типа, как, например, в Азовском, возникает необходимость моделирования солевого режима в сочетании с уравнениями водного баланса.

Наиболее сложной проблемой является моделирование динамики биогенных элементов, в первую очередь соединений азота и фосфора, которые представлены минеральными формами, растворенным и взвешенным органическим веществом, а также кислородного режима [11–13]. Но и здесь предпринимаются попытки дополнить уравнения гидродинамики и адвекции – диффузии членами, описывающими гидрохимический режим [14]. Сложность моделирования биогенных циклов обусловлена тем, что они непосредственно связаны с первичными продуцентами и редуцентами, в силу чего биогеохимическая трансформация биогенных элементов должна рассматриваться в рамках так называемого первичного круговорота [15, 16].

* Все модели ошибочны, но некоторые модели полезны. Д. Е. Бокс (англ.). – Авт.

Третье направление в моделировании гидрохимии морской среды представлено моделями распространения и трансформации загрязняющих веществ. Наибольшее внимание здесь уделяется нефтяному загрязнению, причинами которого являются разливы нефти в связи с авариями нефтеналивных танкеров и морских платформ. Интерес представляет также моделирование переноса и диффузии радиоактивных изотопов. Процессы эвтрофирования, особенно актуальные для эстуариев и морских заливов, подверженных влиянию крупных рек, обычно моделируются в рамках первичного круговорота.

Совокупность биологических звеньев экосистемы является наиболее сложным объектом для моделирования. Сложность связана не только с видовым многообразием населяющих морские водоемы организмов, но и с чрезвычайно широким спектром их размеров, различными способами размножения и питания, перемещения в пространстве, разнообразными поведенческими реакциями. Это крайне затрудняет создание многокомпонентных моделей в рамках единых математических конструкций, представленных преимущественно дифференциальными и разностными уравнениями. Тем не менее работы в этом направлении ведутся достаточно активно, в том числе в рамках так называемых сквозных моделей [17].

Модель морской экологической системы по определению должна включать все рассмотренные выше компоненты. Попытки создания такого рода полносистемных математических моделей морских экосистем начали делаться еще в 70-е гг. прошлого века, сразу же после появления достаточно производительных по тем временам ЭВМ, создания алгоритмических языков и библиотек прикладных программ. Одним из первых опытов такого рода стала разработка имитационной системы «Азовское море», которая включала 120 переменных состояния в каждом из семи пространственных компартментов [18–20]. В силу значительных ограничений по скорости и по памяти вычислительных систем того времени в этой модели, по сути, был реализован принцип расщепления по физическим процессам, а также блочный принцип.

Очевидно, что полная морская пищевая сеть не может практически охватываться одной общей моделью. Существует множество моделей, которые были разработаны для отдельных изолированных частей пищевой сети. Для таких моделей связи с верхним или нижним трофическим уровнем должны быть параметризованы соответствующим образом.

Это может быть также сделано в рамках блочного (а фактически системного, кибернетического) принципа, который широко применяется как на интуитивном, так и на формальном уровне и представляет экосистему в виде отдельных подсистем, связи элементов внутри которых гораздо теснее, чем с элементами других подсистем. Таким образом, можно расщепить экосистему на отдельные блоки, что существенно облегчает возможности моделирования. В частности, в морской экосистеме можно выделить такие блоки, как внешний круговорот, первичный круговорот, вторичный круговорот, блок высших трофических уровней [21]. В последние годы распространение приобрели так называемые *NPZD*-модели (*N* – *nutrient* «биогенные элементы», *P* – *phytoplankton* «фитопланктон», *Z* – *zooplankton* «зоопланктон», *D* – *detritus* «детрит»), включающие многовидовые планктонные сообщества [22].

Модели экосистем могут быть охарактеризованы их сложностью, то есть количеством переменных состояния и степенью детализации процессов. Модели с большим количеством переменных состояния не становятся автоматически лучше тех, где этих переменных меньше. Чем больше количество переменных, тем выше требования к пониманию процессов и наличию количественных характеристик. Более того, не каждая проблема требует высокого разрешения, и использование агрегированных переменных состояния может быть вполне достаточным, чтобы ответить на конкретные вопросы. Таким образом, при моделировании морских экосистем следует стремиться к достижению оптимальной сложности исходя из цели исследования [23].

Системный подход к моделированию опирается на возможности агрегирования сходных по спектру питания и иным характеристикам популяций, что позволяет постепенно наращивать сложность моделей по мере накопления соответствующей информации.

Модели характеризуются также пространственным разрешением, начиная от нульмерных компартментальных (боксовых, камерных) до продвинутых трехмерных (3-D) моделей. В компартментальных моделях физические процессы в значительной степени упрощены, в то время как разрешение химических и биологических процессов может быть довольно детальным. Такие модели просты в управлении и могут служить рабочим инструментом для решения практических задач в первом приближении, особенно в ситуации, когда в водоеме наблюдается устойчивая система течений либо когда можно задавать наблюдавшиеся ранее сценарии водообмена [24, 25].

Следующий шаг – одномерные (1-D) модели водяного столба, которые делают акцент на вертикальной неоднородности физико-химических и биологических характеристик морской среды. Эта неоднородность обусловлена, в частности, эффектом термоклина, вертикальным профилем фотосинтеза и пр. Такие модели могут быть особенно полезны в случае слабой горизонтальной адвекции.

Чтобы эффективно соединить биологические модели с моделями полной циркуляции, желательно уменьшить сложность биологического описания, насколько это разумно. Интересно, что повышение детальности описания пространственного поведения животных в непрерывных системах типа таксис – диффузия – реакция позволяет использовать более простые модели локальной кинетики популяций [26–28]. Крайний случай упрощенного биологического описания в сочетании с моделью циркуляции представляет собой модели траекторий перемещения отдельных популяций, особей или клеток, которые рассматриваются как пассивно дрейфующие или активно перемещающиеся частицы. Такой индивидуально-ориентированный подход (*Individual-Based Model*) в последние годы встречается все чаще при моделировании популяций морских животных разных трофических уровней [29–34].

Многие из достижений в моделировании морских экосистем в последние 20 лет связаны с прогрессом в области компьютерных технологий (высокая скорость обработки информации, практически неограниченный объем памяти, многопроцессорные технологии, новые возможности визуализации, включая

анимацию, географические информационные системы и космический мониторинг, веб-сервисы и т. д.). Информационные технологии позволили увеличивать пространственное разрешение моделей и охватывать значительные акватории. Это дало возможность шире использовать модели высокой размерности (такие, как динамические 3D-модели), а также повысить их сложность, увеличивая число компонентов и процессов. Например, улучшить задание граничных условий и детализацию моделей, расщепив биогеохимические процессы и процесс переноса [35], увеличить скорость расчетов [36], повысить качество интерактивной визуализации [37], использовать более мощные средства статистического моделирования и более мощные инструменты постобработки результатов моделирования.

В рамках ограниченного по объему обзора невозможно охватить все направления и аспекты математического моделирования морских экосистем. Основное внимание в работе сконцентрировано на общих принципах тех направлений спектра современных подходов к моделированию морских систем, которые, на наш взгляд, недостаточно широко представлены в отечественной литературе.

Первая часть обзора посвящена сквозным (*end-to-end*) моделям – сложным интегративным инструментам поддержки инициатив по управлению рациональным использованием морских ресурсов на основе экосистемного подхода. Сквозные модели предполагают учет всех основных процессов, связанных с водоемами. Из абиотических факторов они включают поступление веществ с водосбора и из атмосферы, гидрофизические процессы. С экологической точки зрения они охватывают все трофические уровни, включая биогеохимический цикл, микробную петлю, различные типы детрита. Способность выполнять сценарии «что, если» делает сквозные модели полезным инструментом для определения эффективных вариантов управления морскими экосистемами, в том числе в области управления промыслом на основе экосистемного подхода, и оценки влияния климатических изменений.

Сквозные модели

За последние несколько десятилетий понимание закономерностей функционирования морских экосистем существенно возросло, как и возможности экологического мониторинга и компьютерных технологий. Одновременно, в связи с увеличением количества глобальных и региональных экологических программ и проектов в области морепользования и охраны морской среды, возрос спрос на количественные инструменты для поддержки инициатив по управлению рациональным использованием морских ресурсов на основе экосистемного подхода. Это привело к запросу на более сложные многокомпонентные модели и значительному росту числа моделей морских экосистем.

По мере того, как количество этих расширенных моделей росло и в них вовлекалось все больше компонентов системы, включая антропогенные, был принят термин *end-to-end* «сквозное моделирование», чтобы отличить его от экологически ориентированных моделей [38].

Сквозные модели в настоящее время являются ключевым инструментом для реализации экосистемного подхода к управлению морепользованием [39–

42]. Эти модели обычно разрабатываются для оценки уровня наших знаний об экосистемах, для изучения структуры и функционирования экосистем, а также для проверки реакции экосистем на воздействие человека и климата [43–44]. Способность выполнять сценарии «что, если» делает сквозные модели также полезным инструментом для определения эффективных вариантов управления морскими экосистемами, в том числе в области управления рыболовством на основе экосистемного подхода [45, 46].

Сквозные модели предполагают учет всех основных процессов, связанных с водоемами. Из абиотических факторов они включают: водосборы, поступление веществ с реками и из атмосферы; разнообразные гидрофизические процессы в морских водоемах с учетом вертикального и горизонтального зонирования. С экологической точки зрения они выходят за рамки охвата нижних или более высоких трофических уровней и включают: питательные вещества и биогеохимический цикл, бентос, микробную петлю, различные типы детрита, пелагических и бентосных первичных продуцентов, желетелых, головоногих, рыб, функциональные или морфологические группы (которые охватывают всю трофическую сеть), а также такие специфические группы гидробионтов, как акулы, скаты, морские млекопитающие, морские птицы и морские рептилии.

В ответ на стремление перейти к экосистемному подходу в управлении морскими ресурсами были разработаны сквозные модели, представляющие всю трофическую сеть и физические компоненты экосистемы в мелком пространственном масштабе [47–48]. В конечном счете сквозные модели должны в более широком смысле включать и людей как высший трофический уровень, реагирующий и приспосабливающийся к изменяющимся условиям [49, 50].

В связи с актуальностью проблемы изменения климата и окружающей среды растет интерес к моделям морских экосистем, включающим дескрипторы климата, поскольку он влияет на высшие трофические уровни [47, 51]. Эти модели обычно объединяют подмодели физико-химических океанографических процессов с моделями популяций в единую структуру моделирования [52]. В настоящее время существует значительное количество такого рода проектов, включая *OSMOSE* [53], *Ecopath с Ecosim (EwE)* [54], *SEAPODYM* [55–57], *APECOSM* [58], *InVitro* [59].

Одним из наиболее полных и хорошо документированных проектов по созданию сквозных моделей морских экосистем является *Atlantis* [60–64]. *Atlantis* – пространственно-распределенная детерминированная сквозная модель, разработанная для эксплуатируемых морских экосистем. В ее состав входит четыре блока: биофизический, рыболовный, управленческий и социально-экономический. *Atlantis* использовалась для изучения основных процессов и реакций в водных экосистемах [65–66] и для оценки стратегии управления [67]. Помимо традиционных объектов моделирования *Atlantis* включает китов и морских птиц, учитывает рыболовство и другие виды антропогенной деятельности, влияющие на экосистему [61].

В работе [68] описывается результат параметризации *Atlantis* для экосистем Северного и Баренцева морей (*NoBa*). Площадь покрытия моделью составляет 1 600 000 кв. км и охватывает территорию от Гренландии через ис-

ландские воды до Фарерских о-вов. Океаническая область разделена на 51 пространственный компармент, в каждом из которых выделено несколько слоев. Всего в модели рассматривается 52 функциональные группы: 20 групп рыб (8 на уровне видов), 5 групп млекопитающих, 1 группа морских птиц, 16 – беспозвоночных, 5 – первичных продуцентов, 2 – бактерий и 3 группы детрита. Ожидается, что модель станет важным инструментом для моделирования антропогенных воздействий и тестирования стратегий управления, однако основной областью применения будет изучение того, как два наиболее важных фактора в этих высокоширотных экосистемах – климат и рыболовство – взаимодействуют и влияют на стратегии управления. В материалах ФАО [43] модель *Atlantis* была отмечена как лучшая для проведения сценарных экспериментов «что, если».

Различные модели экосистем (например, *Atlantis* и *EwE*) для одних и тех же территорий могут давать противоречивые результаты [69–70]. Это связано с тем, что процесс моделирования во многом субъективен, поскольку формализованной оценке параметров препятствует сложность моделей и недостаточность данных для идентификации. Поэтому модели обычно калибруются вручную по историческим данным, что является источником потенциальной неопределенности моделей, и их верификация (по прошлым данным наблюдений) и валидация (по предсказанным данным) служат основным средством определения адекватности и надежности, то есть того, насколько хорошо они соответствуют существующим данным и способны давать правильные предсказания [44].

В связи с этим в [71, 72] излагаются результаты исследования качества и надежности модели *Atlantis NoBa*. Ставится задача сравнить выходы модели с доступными данными, а также исследовать, насколько чувствительны выходные данные к изменениям параметров, и использовать анализ чувствительности для понимания динамики системы. Исследование чувствительности показало, что сайда, морской окунь и зубатка оказали наибольшее влияние на другие группы в экосистеме. Модель смогла воспроизвести временные ряды биомассы и вылова для основных коммерческих популяций и показала, что моделирование процесса пополнения особенно важно для некоторых групп. Делается вывод, что данная модель обеспечивает прочную основу для оценки альтернативных сценариев управления рыболовством и дает надежные результаты для наиболее важных коммерческих популяций.

В основе большинства экологических моделей лежит общий подход, заключающийся в том, что все биологические компоненты агрегированы в функциональные группы, которые представляют экосистему с точки зрения совокупности элементарных биомасс, а не отдельных организмов или видов. Морские экосистемы представляют собой сложные нелинейно связанные системы с эмерджентным поведением, которое не является просто функцией их физической среды. Следовательно, модель экосистемы в идеале должна обладать достаточной экологической гибкостью, чтобы позволить этому поведению проявляться. Однако в большинстве имеющихся моделей трофические сети и пищевые связи фиксированы, а взаимодействия определены с заранее заданными параметрами, которые сильно зависят от способа агрегирования функциональных групп. Такие модели отражают трофические взаимодействия

и могут учитывать адаптацию к физико-химической среде, но ограничены неспособностью фиксированной пищевой сети к самоорганизации.

Парадигма индивидуально-ориентированного моделирования (*Individual-Based Model*, сокр. *IBM*) – это альтернативный подход в экологии и теории эволюции к пониманию фундаментальных экосистемных процессов и сложностей [29, 30, 32, 73], который нельзя полностью осуществить с помощью традиционных моделей, основанных на уравнениях. *IBM*-подход фокусируется на конструкции «снизу вверх» (англ. *bottom-up*) и на объяснении того, как макроявления возникают в результате относительно простых локальных взаимодействий организмов [74]. Согласно этой парадигме, отдельные организмы проявляют уникальные автономные свойства. Эти свойства сначала указываются при формулировании модели и далее при ее проектировании и компьютерной реализации и должны присутствовать в *IBM*, как важные аспекты дифференциации.

Модели на основе *IBM* гибче, чем любой другой тип моделей, позволяют представить такие процессы, как перемещение в пространстве, рост, генетическую наследственность и эволюцию. Это делает их подходящим инструментом для рассмотрения ряда вопросов от мелкомасштабных взаимодействий [75] до последствий нестационарности природной среды, находящейся под влиянием изменения климата [33, 76].

Имеется уже довольно много реализаций таких сквозных моделей, использующих принципы индивидуально-ориентированного моделирования, в которых заложены алгоритмы принятия решений для воспроизведения поведения особей и которые при этом расширены таким образом, чтобы различные компоненты могли быть реализованы с использованием разных типов моделей, включая классические модели *IBM*, а также модели метапопуляций на основе разностных или дифференциальных уравнений. Таким образом, наиболее эффективные средства представления различных частей системы могут быть объединены для создания эффективной модели всей системы. *OSMOSE* и *InVitro* являются примерами таких индивидуально-ориентированных моделей. Они динамически объединяют возрастную структуру популяций рыб и модели трофических взаимодействий на основе *IBM*, модели планктона, гидродинамические модели, модели среды обитания, различные виды антропогенного воздействия.

OSMOSE в основном сосредоточена на вопросах экологии и рыболовства [77–79], в то время как *InVitro* ориентирована на решение вопросов управления широким диапазоном деятельности человека – от коммерческого и любительского рыболовства, туризма, судоходства, добычи нефти и газа до сброса сточных вод, добычи полезных ископаемых, развития прибрежных районов и портов, региональной экономики и инфраструктуры [80–83].

В [84] предлагается система сквозного моделирования морских экосистем на основе индивидуально-ориентированных моделей, которая способна обрабатывать и объединять биологические и поведенческие модели и строго соответствует физиологическим функциям питания, роста и метаболизма организмов. Кроме того, эта модель включает в себя обмен и передачу массы и энергии посредством локальных взаимодействий на всех трофических уровнях (от низшего к высшему), физической среды и антропогенной активности.

По мере увеличения вычислительной мощности и развития многих типов моделей, основанных на процессах, появляется все больше платформ сквозного моделирования, которые объединяют различные типы моделей. В то время как некоторые типы моделей, такие как *EwE* и *Atlantis*, обладают способностью сопрягаться с другими моделями, другие структуры сквозного моделирования в основном формируются путем соединения или комбинирования моделей разных типов.

Один из подходов состоит в объединении агрегированных версий существующих моделей пищевых цепей верхних трофических уровней с моделями типа *NPZD* и с упрощенным представлением основных физических процессов [85–87]. Основной вопрос заключается в том, может ли использование функциональных групп, а не отдельных видов в качестве переменных состояния обеспечить сохранение адекватности и реализма.

Примером такого гибридного подхода к интегративному моделированию, охватывающему многие аспекты – от рыболовства до планктона и от шельфовых морей до открытого океана, может служить работа [88]. В рамках *EURO-BASIN* здесь объединены три конфигурации общей физической модели (*Nucleus of a European Model for the Ocean, NEMO*) [89]; три модели биогеохимии и нижнего трофического уровня (*ERSEM*, *MEDUSA* и *PISCES*); индивидуально-ориентированная модель регионального масштаба для зоопланктона в сочетании с размерно-ориентированной моделью сельди, целью которой является представить влияние совместного воздействия изменчивости окружающей среды и рыболовства на структуру и динамику пелагических экосистем (*APECOSM*) [58, 90], а также пространственная модель динамики популяций (*SEAPODYM*) [55–57], прогнозирующая влияние окружающей среды и промысла на ключевые пелагические виды и включающая функциональное представление популяций среднего трофического уровня [91], которые служат кормовой базой крупных океанических хищников (тунца, морских млекопитающих, морских птиц).

В заключение можно отметить, что сквозные модели, такие, например, как *Atlantis*, становятся все более значимым инструментом в экосистемных исследованиях, а также в разработке и тестировании системных стратегий управления [48]. Эти модели не следует использовать при принятии тактических решений [92]: в этом случае лучше работают локальные объектно-ориентированные субмодели. В то же время сквозные модели являются полезным инструментом для стратегического планирования морепользования и изменения подходов в сторону экосистемного управления рыболовством [46]. Модели данного типа также можно использовать для комплексного оценивания сценариев альтернативных стратегий управления [46, 93].

В последние годы основной тренд связан с разработкой более сложных моделей морских экосистем, приведем здесь два примера крупных международных проектов: *Fish-MIP v1.0* [94] и *VECTORS* [95].

Проект *Fish-MIP v1.0* направлен на взаимное сопоставление моделей рыболовства и морских экосистем, на стандартизацию в максимально возможной степени входных переменных, на анализ, сравнение и распространение результатов многочисленных моделей для оценки воздействия климата и рыболовства на морские экосистемы и предоставляемые ими услуги, такие как потенциальные

будущие рыбные уловы. Область применения проекта *Fish-MIP v1.0* – глобальные и региональные модели рыболовства и морских экосистем, способные делать исторические (~ 1950-е гг. и далее) и среднесрочно-долгосрочные (определяемые здесь как ~ 2030–2100 гг.) прогнозы структуры, динамики и функционирования экосистем с использованием одного и того же набора сценариев изменения климата и ожидаемых рыболовных усилий.

В долгосрочной перспективе результаты проекта *Fish-MIP* предназначены для пользователей, заинтересованных в оценках многолетних изменений в глобальной и региональной окружающей среде и разработке будущей политики, таких как межправительственная группа экспертов по изменению климата (*Intergovernmental Panel on Climate Change*, сокр. *IPCC*), межправительственная платформа по биоразнообразию и экосистемным услугам (*Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*, сокр. *IPBES*) и рабочие группы Организации Объединенных Наций по целям устойчивого развития (*Sustainable Development Goals*, сокр. *SDGs*).

Европейский проект *VECTORS* (URL: <https://www.marine-vectors.eu/>) – это крупномасштабный проект, направленный на всестороннее изучение Балтийского, Северного и западной части Средиземного морей. Фокус проекта – значительные изменения, происходящие в этих морях, выявление причин изменений и анализ последствий, которые они окажут. В проекте принимают участие более 200 экспертов-исследователей из 16 различных стран.

Многочисленные факторы воздействия, такие как изменение климата, эвтрофирование и загрязнение, сбор биологических ресурсов, изменение среды обитания и интродуцированные/чужеродные виды, вызывают фундаментальные изменения в морских экосистемах. Различные виды деятельности в мелководных прибрежных районах (например, дноуглубительные работы для судоходства, донное траление, строительство ветряных ферм, сооружение искусственных рифов, обустройство аквакультуры рыб и моллюсков) вызывают прямое физическое изменение донных местообитаний с вредными (или полезными) краткосрочными и потенциально долгосрочными последствиями для местной биоты. Крайне важно разработать инструменты, которые могут спрогнозировать будущие изменения и предоставить лицам, принимающим решения, достаточную информацию о том, как наилучшим образом управлять природными системами.

Критический обзор [95] показал современное состояние существующих подходов к моделированию морских экосистем, которые применяются или планируются к использованию в проекте ЕС *VECTORS* для прогнозирования изменений в распределении и продуктивности морских биологических ресурсов. Авторы разделили все модели на следующие категории: статистические модели, биофизические модели, модели полного жизненного цикла, модели пищевой сети и сквозные модели.

Выводы

Обсуждаемые в обзоре подходы к моделированию и модельный инструментарий имеют сильные и слабые стороны с точки зрения их способности выявлять и прогнозировать изменения в распределении и продуктивности живых морских ресурсов. В большинстве рассмотренных моделей отсутствуют

механизмы учета адаптивной способности популяций к изменениям окружающей среды и внешним воздействиям. Это, по мнению авторов обзора, является одной из основных проблем для прогнозирования. В некоторых случаях существующих инструментов моделирования будет недостаточно для охвата всех соответствующих процессов и потребуются новые инструменты.

Предполагается, что разработка и использование ансамбля различных типов моделей для изучения одних и тех же морских районов, биологических сообществ и гидрофизических аспектов позволят не только легче проверять допущения, сделанные в более сложных моделях, но и разработать подход, основанный на охвате всех фактических данных, который повысит уверенность в надежности модельных прогнозов изменений в пространственном распределении популяций и их продуктивности.

Отечественный опыт разработки аналога *end-to-end* модели применительно к морским системам ограничивается имитационными моделями экосистемы Азовского моря и его водосборной территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Using ecological models to assess ecosystem status in support of the European Marine Strategy Framework Directive / C. Piroddi [et al.] // *Ecological Indicators*. 2015. Vol. 58. P. 175–191. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.037>
2. Using ecological modelling in marine spatial planning to enhance ecosystem-based management / A. Shabtay [et al.] // *Marine Policy*. 2018. Vol. 95. P. 14–23. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.06.018>
3. Интегрированная математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей – инструмент для оценки природных рисков и эффективного использования биологических ресурсов / С. В. Бердников [и др.] // *Доклады Академии наук*. 2019. Т. 487, № 5. С. 566–572. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524875566-572>
4. Observations and models to support the first Marine Ecosystem Assessment for the Southern Ocean (MEASO) / M. J. Brasier [et al.] // *Journal of Marine Systems*. 2019. Vol. 197. 103182. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.05.008>
5. Саркисян А. С. Численный анализ и прогноз морских течений. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 182 с.
6. Чернов И. А. Особенности сопряжения моделей циркуляции моря и морской экосистемы ВМФ // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2018. № 7. С. 100–116. <https://doi.org/10.17076/mat830>
7. Крукиер Л. А. Математическое моделирование гидродинамики Азовского моря при реализации проектов реконструкции его экосистемы // *Математическое моделирование*. 1991. Т. 3, № 9. С. 3–20. URL: <http://mi.mathnet.ru/mm2266> (дата обращения: 15.01.2022).
8. Сурков Ф. А., Крукиер Л. А., Муратова Г. В. Численное моделирование динамики Азовского моря при сужении гирла Таганрогского залива // *Морской гидрофизический журнал*. 1989. № 6. С. 55–62.
9. Чикин А. Л., Клеценков А. В., Чикина Л. Г. Моделирование изменения солёности в Таганрогском заливе при штормовых нагонах // *Водные ресурсы*. 2019. Т. 46, № 6. С. 592–597. doi:10.31857/S0321-0596466592-597
10. Muratova G. V., Andreeva E. M. Multigrid method for solving convection-diffusion problems with dominant convection // *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 2009. Vol. 226, iss. 1. P. 77–83.
11. Функционирование экосистемы Белого моря: исследование на основе математической модели трансформации органогенных веществ / А. В. Леонов [и др.] // *Водные ресурсы*. 2004. Т. 31, № 5. С. 556–575.

12. Селютин В. В., Задорожная Н. С. Моделирование первичных звеньев экосистемы Азовского моря // *Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море*. Апатиты : Изд. КНЦ РАН, 2001. С. 336–368.
13. Oxygen depletion risk assessment in shallow water bodies of the Sea of Azov region / V. Kulygin [et al.] // *SGEM2016 Conference Proceedings*. 2016. Book 3, Vol. 2. P. 799–806. <https://doi.org/10.5593/SGEM2016/B32/S15.104>
14. Численное моделирование экологического состояния Азовского моря с применением схем повышенного порядка точности на многопроцессорной вычислительной системе / А. И. Сухинов [и др.] // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2016. Т. 8, вып. 1. С. 151–168. URL: <http://crm.ics.org.ru/journal/article/2418/> (дата обращения: 15.01.2022).
15. Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продуктивности водоемов / Ю. А. Домбровский [и др.]. Ростов н/Д : Изд-во Рост. ун-та, 1990. 174 с.
16. Селютин В. В. Круговорот вещества и поток энергии в экологических системах: от модели системы к системе моделей // *Обзорные прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 1, вып. 6. С. 957–973.
17. SPRAT: A spatially-explicit marine ecosystem model based on population balance equations / A. N. Johanson [et al.] // *Ecological Modelling*. 2017. Vol. 349. P. 11–25. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.01.020>
18. Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря: Математические модели / Под ред. И. И. Воровича. М. : Наука, 1981. 360 с.
19. Использование математической модели экосистемы Азовского моря для исследования закономерностей функционирования и структуры системы / И. И. Ворович [и др.] // *Доклады АН СССР*. 1981. Т. 259, № 2. С. 302–306. URL: <http://mi.mathnet.ru/dan44590> (дата обращения: 15.01.2022).
20. Общая характеристика и описание имитационной модели Азовского моря / И. И. Ворович [и др.] // *Доклады АН СССР*. 1981. Т. 256, № 5. С. 1052–1056. URL: <http://mi.mathnet.ru/dan44234> (дата обращения: 15.01.2022).
21. Селютин В. В. Малые параметры и редуцированные экологические модели // *Экология. Экономика. Информатика*. Серия: Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2019. Т. 1, вып. 4. С. 241–244. <https://doi.org/10.23885/2500-395X-2019-1-4-241-244>
22. Daewel U., Schrum C., Macdonald J. I. Towards end-to-end (E2E) modelling in a consistent NPZD-F modelling framework (ECOSMO E2E_v1.0): application to the North Sea and Baltic Sea // *Geoscientific Model Development*. 2019. Vol. 12, iss. 5. P. 1765–1789. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-1765-2019>
23. Hannah C., Vezina A., St. John M. The case for marine ecosystem models of intermediate complexity // *Progress in Oceanography*. 2010. Vol. 84, iss. 1–2. P. 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.09.015>
24. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море / Г. Г. Матишов [и др.]. М. : Наука, 2006. 304 с.
25. Selyutin V., Shabas I. A simplified approach to designing of compartmental models of spatial-temporal dynamics and matter cycling in aquatic ecosystems // *17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference SGEM 2017 : Proceedings*. 2017. Book 21. P. 45–52. <https://doi.org/10.5593/sgem2017/21/S07.007>
26. Явная модель поискового поведения хищника / Ю. В. Тютюнов [и др.] // *Журнал общей биологии*. 2002. Т. 63, № 2. С. 137–148.
27. Tyutyunov Yu. V., Titova L. I. Simple models for studying complex spatiotemporal patterns of animal behavior // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2017. Vol. 140. P. 193–202. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.08.010>
28. Tyutyunov Yu. V., Zagrebneva A. D., Azovsky A. I. Spatiotemporal pattern formation in a prey-predator system: The case study of short-term interactions between diatom microalgae and microcrustaceans // *Mathematics*. 2020. Vol. 8, iss. 7. 1065. <https://doi.org/10.3390/math8071065>

29. *Huse G., Giske J., Salvanes A. G. V.* Individual-based models // Handbook of Fish Biology and Fisheries / Eds. P. J. Hart, J. D. Reynolds. Oxford : Blackwell Science, 2002. Vol. 2. Chapter 11. P. 228–248. <https://doi.org/10.1002/9780470693919.ch11>
30. *DeAngelis D. L., Mooij W. M.* Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2005. Vol. 36. P. 147–168. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152644>
31. *Grimm V., Railsback S. F.* Individual-based Modeling and Ecology. Princeton : Princeton university press, 2005. P. 448.
32. *Breckling B., Middelhoff U., Reuter H.* Individual-based models as tools for ecological theory and application: understanding the emergence of organizational properties in ecological systems // Ecological Modelling. 2006. Vol. 194, iss. 1–3. P. 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.10.005>
33. A model of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) habitat and movement in the oceanic North Pacific / M. Abecassis [et al.] // PLOS ONE. 2013. Vol. 8, iss. 9. e73274. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073274>
34. An individual-based model of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) movement in the tropical Pacific ocean / J. Scutt Phillips [et al.] // Progress in Oceanography. 2018. Vol. 164. P. 63–74. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.04.007>
35. Process study of circulation in the Pearl River Estuary and adjacent coastal waters in the wet season using a triply-nested circulation model / X. Ji [et al.] // Ocean Modelling. 2011. Vol. 38, iss. 1–2. P. 138–160. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2011.02.010>
36. Three-dimensional hydrodynamic-eutrophication model (HEM-3D): application to Kwang-Yang Bay, Korea / K. Park [et al.] // Marine Environmental Research. 2005. Vol. 60, iss. 2. P. 171–193. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.10.003>
37. Interactive visualization of marine pollution monitoring and forecasting data via a Web-based GIS / M. Kulawiak [et al.] // Computers & Geosciences. 2010. Vol. 36, iss. 8. P. 1069–1080. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2010.02.008>
38. Science plan and implementation strategy / Eds. J. Hall [et al.]. Stockholm : IGBP Secretariat, 2005. 76 p. (IGBP Report ; No. 52).
39. Ecosystem-based fishery management / E. K. Pikitch [et al.] // Science. 2004. Vol. 305, iss. 5682. P. 346–347. <https://doi.org/10.1126/science.1098222>
40. The Norwegian ecosystem-based management plan for the Barents Sea / E. Olsen [et al.] // ICES Journal of Marine Science. 2007. Vol. 64, iss. 4. P. 599–602. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm005>
41. Dealing with uncertainty in ecosystem models: The paradox of use for living marine resource management / J. S. Link [et al.] // Progress in Oceanography. 2012. Vol. 102. P. 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.03.008>
42. *Patrick W. S., Link J. S.* Myths that continue to impede progress in ecosystem-based fisheries management // Fisheries. 2015. Vol. 40, iss. 4. P. 155–160. <https://doi.org/10.1080/03632415.2015.1024308>
43. *Plagányi E. E.* Models for an Ecosystem Approach to Fisheries. Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2007. 108 p.
44. Ecosystem model skill assessment. Yes we can! / E. Olsen [et al.] // PLOS One. 2016. Vol. 11, iss. 1. e0146467. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146467>
45. An integrated approach is needed for ecosystem based fisheries management: insights from ecosystem-level management strategy evaluation / E. A. Fulton [et al.] // PLOS One. 2014. Vol. 9, iss. 1. e84242. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084242>
46. Reconciling complex system models and fisheries advice: Practical examples and leads / S. Lehuta [et al.] // Aquatic Living Resources. 2016. Vol. 29, no. 2. 208. <https://doi.org/10.1051/alr/2016022>
47. Ecosystem oceanography for global change in fisheries / P. M. Cury [et al.] // Trends in Ecology & Evolution. 2008. Vol. 23, iss. 6. P. 338–346. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.005>

48. End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: Challenges, issues, and next steps / K. A. Rose [et al.] // *Marine and Coastal Fisheries*. 2010. Vol. 2, iss. 1. P. 115–130. <https://doi.org/10.1577/C09-059.1>
49. Complexity of coupled human and natural systems / J. Liu [et al.] // *Science*. 2007. Vol. 317, iss. 5844. P. 1513–1516. doi:10.1126/science.1144004
50. Interactions between changes in marine ecosystems and human communities / R. I. Perry [et al.] // *Marine ecosystems and global change* / M. Barange [et al.] (Eds.). New York : Oxford University Press, 2010. Chapter 8. P. 221–251. doi:10.1093/acprof:oso/9780199558025.003.0008
51. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems / M. Travers [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2007. Vol. 75, iss. 4. P. 751–770. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.001>
52. Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the Benguela / M. Travers [et al.] // *Ecological Modelling*. 2009. Vol. 220, iss. 21. P. 3089–3099. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.08.016>
53. *Shin Y.-J., Cury P.* Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model // *Aquatic Living Resources*. 2001. Vol. 14, iss. 2. P. 65–80. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(01\)01106-8](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01106-8)
54. *Christensen V., Walters C. J.* Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations // *Ecological Modelling*. 2004. Vol. 172, iss. 2–4. P. 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
55. *Lehodey P., Senina I., Murtugudde R.* A Spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM) – Modeling of tuna and tuna-like populations // *Progress in Oceanography*. 2008. Vol. 78, iss. 4. P. 304–318. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.06.004>
56. *Senina I., Sibert J., Lehodey P.* Parameter estimation for basin-scale ecosystem-linked population models of large pelagic predators: application to skipjack tuna // *Progress in Oceanography*. 2008. Vol. 78, iss. 4. P. 319–335. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.06.003>
57. Shifting from marine reserves to maritime zoning for conservation of Pacific bigeye tuna (*Thunnus obesus*) / J. Sibert [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012. Vol. 109, no. 44. P. 18221–18225. <https://doi.org/10.1073/pnas.1209468109>
58. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1: The model / O. Maury [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2007. Vol. 74, iss. 4. P. 479–499. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.002>
59. Ecosystem model specification within an agent based framework / R. Gray [et al.]. Hobart, Tasmania : CSIRO, 2006. 127 p. (North West Shelf Joint Environmental Management Study Technical Report ; vol. 16).
60. *Fulton E. A.* Approaches to end-to-end ecosystem models // *Journal of Marine Systems*. 2010. Vol. 81, iss. 1–2. P. 171–183. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.12.012>
61. Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience / E. A. Fulton [et al.] // *Fish and Fisheries*. 2011. Vol. 12, iss. 2. P. 171–188. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00412.x>
62. *Ortega-Cisneros K., Cochrane K., Fulton E. A.* An Atlantis model of the southern Benguela upwelling system: Validation, sensitivity analysis and insights into ecosystem functioning // *Ecological Modelling*. 2017. Vol. 355. P. 49–63. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.04.009>
63. Atlantis User’s Guide Part I: General Overview, Physics & Ecology / A. Audzijonyte [et al.]. Hobart, Australia : CSIRO, 2017. 226 p. URL: https://research.csiro.au/atlantis/wp-content/uploads/sites/52/2021/10/AtlantisUserGuide_PartI.pdf (date of access: 15.01.2022).
64. Atlantis user’s guide part II: Socio-economics / A. Audzijonyte [et al.]. Hobart, Australia : CSIRO, 2017. 109 p. URL: https://research.csiro.au/atlantis/wp-content/uploads/sites/52/2021/10/AtlantisUserGuide_PartII.pdf (date of access: 15.01.2022).

65. *Kaplan I. C., Holland D. S., Fulton E. A.* Finding the accelerator and brake in an individual quota fishery: linking ecology, economics, and fleet dynamics of US West Coast trawl fisheries // *ICES Journal of Marine Science*. 2014. Vol. 71, iss. 2. P. 308–319. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst114>
66. Exploring Lake Victoria ecosystem functioning using the Atlantis modeling framework / C. Nyamweya [et al.] // *Environmental Modelling & Software*. 2016. Vol. 86. P. 158–167. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2016.09.019>
67. *Fulton E. A., Smith A. D. M., Smith D. C.* Alternative management strategies for southeast Australian commonwealth fisheries: Stage 2: Quantitative management strategy evaluation. CSIRO, 2007. 378 p.
68. Set-up of the Nordic and Barents Seas (NoBa) Atlantis model / C. Hansen [et al.]. Havforskningsinstituttet, 2016. 110 p. (Fisken og Havet ; no. 2). URL: <http://hdl.handle.net/11250/2408609> (date of access: 15.01.2022).
69. Do marine ecosystem models give consistent policy evaluations? A comparison of Atlantis and Ecosim / R. E. Forrest [et al.] // *Fisheries Research*. 2015. Vol. 167. P. 293–312. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.03.010>
70. Comparing the steady state results of a range of multispecies models between and across geographical areas by the use of the jacobian matrix of yield on fishing mortality rate / J. Pope [et al.] // *Fisheries Research*. 2019. Vol. 209. P. 259–270. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.08.011>
71. End-to-end model of Icelandic waters using the Atlantis framework: Exploring system dynamics and model reliability / E. Sturludottir [et al.] // *Fisheries Research*. 2018. Vol. 207. P. 9–24. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.05.026>
72. Sensitivity of the Norwegian and Barents Sea Atlantis end-to-end ecosystem model to parameter perturbations of key species / C. Hansen [et al.] // *PLOS ONE*. 2019. Vol. 14, iss. 2. e0210419. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210419>
73. *Grimm V., Railsback S. F.* Individual-based modeling and ecology. Princeton : Princeton University Press, 2005. 448 p.
74. *Uchmański J., Grimm V.* Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? // *Trends in Ecology & Evolution*. 1996. Vol. 11, iss. 10. P. 437–441. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20091-6](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(96)20091-6)
75. Individual-based model of yellow perch and walleye populations in Oneida Lake / K. A. Rose [et al.] // *Ecological Monographs*. 1999. Vol. 69, iss. 2. P. 127–154. <https://doi.org/10.2307/2657234>
76. *Moss S., Pahl-Wostl C., Downing T.* Agent-based integrated assessment modelling: the example of climate change // *Integrated Assessment*. 2001. Vol. 2, no. 1. P. 17–30.
77. *Shin Y.-J., Cury P.* Simulation of the effects of marine protected areas on yield and diversity using a multispecies, spatially explicit, individual-based model // *Spatial processes and management of marine populations : proceedings of the Symposium on spatial processes and management of marine populations, October 27–30, 1999, Anchorage, Alaska* / Eds. Gordon H. Kruse [et al.]. Fairbanks, Alaska : University of Alaska, 2001. Vol. 17. P. 627–642. (Lowell Wakefield Fisheries Symposia Series).
78. *Shin Y.-J., Shannon L. J., Cury P. M.* Simulations of fishing effects on the southern Benguela fish community using an individual-based model: learning from a comparison with ECOSIM // *African Journal of Marine Science*. 2004. Vol. 26, iss. 1. P. 95–114. <https://doi.org/10.2989/18142320409504052>
79. Simulating and testing the sensitivity of ecosystem-based indicators to fishing in the southern Benguela ecosystem / M. Travers [et al.] // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006. Vol. 63, no. 4. P. 943–956. <https://doi.org/10.1139/f06-003>
80. Multiple Use Management Strategy Evaluation for the North West Shelf: Results and Discussion / L. R. Little [et al.]. Hobart, Tasmania : CSIRO, 2006. 50 p. (North West Shelf Joint Environmental Management Study Technical Report ; Vol. 18).

81. Multiple-use management strategy evaluation for coastal marine ecosystems using InVitro / A. D. McDonald [et al.] // *Complex Science for a Complex World: Exploring Human Ecosystems with Agents* / P. Perez, D. Batten (Eds.). Canberra : ANU Press, 2006. Chapter 13. P. 283–300. URL: <https://www.jstor.org/stable/j.ctt2jbhz2.19> (дата обращения: 15.01.2022).
82. An agent-based modelling approach to evaluation of multiple-use management strategies for coastal marine ecosystems / A. D. McDonald [et al.] // *Mathematics and Computers in Simulation*. 2008. Vol. 78, iss. 2–3. P. 401–411. <https://doi.org/10.1016/j.matcom.2008.01.039>
83. Modelling for management: news from Ningaloo / E. A. Fulton [et al.] // *Ningaloo Research Progress Report: Discovering Ningaloo – latest findings and their implications for management* / K. Waples, E. Hollander (Eds.). Department of Environment and Conservation, WA, 2008. P. 91–94.
84. A novel modeling approach for the “end-to-end” analysis of marine ecosystems / C. E. Sansores [et al.] // *Ecological Informatics*. 2016. Vol. 32. P. 39–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.01.001>
85. Balancing end-to-end budgets of the Georges Bank ecosystem / J. H. Steele [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2007. Vol. 74, iss. 4. P. 423–448. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.003>
86. Coupling planktonic ecosystem and fisheries food web models for a pelagic ecosystem: description and validation for the subarctic Pacific / K. A. Kearney [et al.] // *Ecological Modelling*. 2012. Vol. 237–238. P. 43–62. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.006>
87. *Steele J. H., Ruzicka J. J.* Constructing end-to-end models using ECOPATH data // *Journal of Marine Systems*. 2011. Vol. 87, iss. 3–4. P. 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.04.005>
88. Challenges in integrative approaches to modelling the marine ecosystems of the North Atlantic: Physics to fish and coasts to ocean / J. Holt [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2014. Vol. 129, part B. P. 285–313. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.024>
89. *Madec G.* NEMO ocean engine. France, Institut Pierre-Simon Laplace (IPSL), 2008. 300 p. (Note du Pole de Modélisation ; no. 27). doi:10.5281/ZENODO.3248739
90. Modelling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 2: Simulations / O. Maury [et al.] // *Progress in Oceanography*. 2007. Vol. 74, iss. 4. P. 500–514. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.001>
91. *Lehodey P., Murtugudde R., Senina I.* Bridging the gap from ocean models to population dynamics of large marine predators: A model of mid-trophic functional groups // *Progress in Oceanography*. 2010. Vol. 84, iss. 1–2. P. 69–84. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.09.008>
92. *Link J. S., Fulton E. A., Gamble R. J.* The northeast US application of ATLANTIS: A full system model exploring marine ecosystem dynamics in a living marine resource management context // *Progress in Oceanography*. 2010. Vol. 87, iss. 1–4. P. 214–234. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.09.020>
93. Fisheries management under climate and environmental uncertainty: control rules and performance simulation / A. E. Punt [et al.] // *ICES Journal of Marine Science*. 2013. Vol. 71, iss. 8. P. 2208–2220. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst057>
94. A protocol for the intercomparison of marine fishery and ecosystem models: Fish-MIP v1.0 / D. P. Tittensor [et al.] // *Geoscientific Model Development*. 2018. Vol. 11, iss. 4. P. 1421–1442. <https://doi.org/10.5194/gmd-11-1421-2018>
95. Projecting changes in the distribution and productivity of living marine resources: A critical review of the suite of modelling approaches used in the large European project VECTORS / M. A. Peck [et al.] // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2018. Vol. 201. P. 40–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.05.019>

Об авторах:

Бердников Сергей Владимирович, директор, Южный научный центр Российской академии наук (Россия, 344006, Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41), доктор географических наук, **ORCID ID: 0000-0002-3095-5532**, **Scopus Author ID: 6601964465**, **ResearcherID: AAR-9246-2020**, <https://publons.com/researcher/3732484/sergey-berdnikov/>, berdnikovsv@yandex.ru

Селютин Виктор Владимирович, ведущий научный сотрудник, Южный научный центр Российской академии наук (Россия, 344006, Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41), кандидат физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0002-2209-1009**, **Scopus Author ID: 6506339274**, **WoS ResearcherID: ABD-5405-2021**, **РИНЦ Author ID: 71104**, **SPIN-код: 4020-7379**, vvs1812@gmail.com

Сурков Федор Алексеевич, зав. кафедрой глобальных информационных систем, Южный федеральный университет (Россия, 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1), кандидат физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0002-6530-3198**, **Scopus Author ID: 6506066619**, **ResearcherID: 6506066619**, fasurkov@sfedu.ru

Тютюнов Юрий Викторович, главный научный сотрудник, Южный научный центр Российской академии наук (Россия, 344006, Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41), доктор физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0001-9994-843X**, **Scopus Author ID: 6602967725**, **ResearcherID: 6602967725**, yuri.tyutyunov@yandex.ru