Вісник Харківського національного університету
Серія «Математичне моделювання. Інформаційні технології. Автоматизовані системи управління»
УДК 004.942:51-76
№ 780, 2007, с.61-70

Имитационное моделирование целостных свойств биосистем на примере гибридогенных популяционных систем зеленых лягушек

М. В. Владимирова, Г. Н. Жолткевич, А. А. Луцик, Д. А. Шабанов
Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, Украина

Article is devoted to research of hybridogenetic population systems of water frog (Rana esculenta complex). Article describes the problem definition, offers mathematical apparatus for describing and analyzing results of imitation model application, makes example of some results and describes future research guidelines.

1. Постановка проблемы

Процессы развития, преобразования характерны для всех уровней иерархии живых систем. Одни из таких процессов (как, например, динамика популяций) имеют давнюю историю описания, а другие только начинают изучаться. Так, преобразование популяционных систем (далее ПС) зеленых лягушек, моделированию которых посвящена данная статья, принадлежит к практически неизученной категории процессов естественного развития [1].

Среднеевропейские зеленые лягушки (*Rana esculenta* complex) представлены видами *Rana lessonae* и *Rana ridibunda*, а также их гибридами (собственно *Rana esculenta*). При образовании половых клеток у гибридов не происходит рекомбинации («перемешивания») генетической информации, полученной от родителей. Полученные от одного из родителей геномы (комплекты из 13 хромосом) передаются гибридами потомству как единое целое, клонально. Характерное для гибридов зеленых лягушек мероклональное (частичноклональное) наследование зарегистрировано также и у некоторых других животных. В состав ПС зеленых лягушек могут входить гибридные особи как с двумя, так и с тремя геномами. Именно такие ПС найдены в Харьковской области [2]. Объяснение их особенностей возможно при изучении динамики их изменений во времени [3].

Необычность объекта исследования обусловила необходимость разработки новых подходов для его моделирования, описанию которых и посвящена данная статья.

Объектом исследования является имитационная модель для определения изменений состояний популяционных систем и их анализа.

Основными целями исследования являются:

1. Выявление закономерностей преобразования ПС зеленых лягушек
2. Разработка математического аппарата для анализа изменения состояний ПС.
3. Проведение анализа результатов работы имитационной модели.

2. Описание модели

Рассмотрим популяционную систему (ПС), состоящую из объектов (в нашем случае из лягушек). Объекты взаимодействуют друг с другом, в результате чего ПС переходит в различные состояния. Правила взаимодействия задаются экспертами предметной области.

Объектами предметной области являются:

- геном – единичный комплекс наследственной информации, передаваемой от родителя потомку; характеризуется такими параметрами, как видовая принадлежность, пол и клональность;
- особь (лягушка)– объект, возникающий в результате размножения, который получает от своих родителей два или три генома; по достижении возраста половозрелости может приступить к размножению и войти в состав нерестового стада;
- форма – совокупность особей, обладающих одинаковым набором геномов; характеризуется рядом параметров;
- ПС (популяционная система) – совокупность совместно обитающих и размножающихся особей.

Процесс размножения рассматривается как вероятностный, при котором каждая особь в составе нерестового стада имеет определенные шансы (зависящие от формы, к которой она принадлежит) найти партнера противоположного пола и передать вместе с ним свои геномы потомству.

Объектами модели являются:

Геном (далее обозначается g1 или g2) – объект исследования, который характеризуется 6-ю параметрами: *клональность*, *пол* и 4 параметра, которые являются относительными вероятностями соответствующих характеристик.

Множество геномов определим как $\Gamma = [0,1]^4 \times \{0,1\}^2 \subset R^4$

Особь (лягушка) (далее обозначается F) – объект исследования, который характеризуется 3-мя параметрами: возраст A$\in \mathrm{N}$ (в нашем случае A= $\{0,10\}$) и два генома (g1 и g2) .

Введем множество особей как $\Phi = A \times \Gamma^2 \subset R^8$.

Опишем *множество популяционных систем* как $MPS = \Phi^{N+M} \subset R^{8\cdot(N+M)}$, состоящее из N+M лягушек, где N - численность нерестового стада, а M - количество неполовозрелых особей.

Таким образом, в общем случае популяционная система может быть рассмотрена в качестве точки в 8(N+M) -мерном бесконечном пространстве.

Например, пусть у нас имеется 8 геномов, N = 1000, M = 900 по 300 особей на каждый из 3-х лет (считается, что лягушка становится половозрелой через 3 года). Это означает:

$$\left|\Gamma\right| = 8 \Rightarrow \left|\Phi\right| = 11\cdot 8\cdot 6 = 528 \Rightarrow \left|MPS\right| = \left|\Phi\right|^{N+M} = 528^{1900} \cong 5\cdot 10^{3800}$$

Т.е. количество состояний ПС оказывается больше, чем 528^{1900}.

Это обозначает, что описать аналитическими формулами данный процесс не представляется возможным, и потому для исследования была построена имитационная модель.

Определим функцию перехода из одного состояний в другое.

Входными параметрами являются состояние популяционной системы - PS ($PS \in MPS$) и множество случайных величин, равномерно распределенных на отрезке [0,1].

Определим значение функции перехода ξ:

Пусть $PS \in MPS$, $\overrightarrow{X} \in N^{2N}$, где $\overrightarrow{X} = (x_i)$ – случайный вектор, состоящий из равномерно распределенных на [0,1] величин, а $\widetilde{P}\widetilde{S}$ – результат функции $\xi(PS, \overrightarrow{X})$.

Можно представить $PS = \bigcup F = Н\Pi_0 \cup Н\Pi_1 \cup Н\Pi_2 \cup НС$, где НП – количество неполовозрелых особей (индекс обозначает количество лет особи), а НС – количество нерестового стада (количество половозрелых особей).

$$\xi(PS, \overrightarrow{X}) = \widetilde{P}\widetilde{S} = \begin{Bmatrix} \widetilde{Н}\widetilde{\Pi}_0 \\ \widetilde{Н}\widetilde{\Pi}_1 \\ \widetilde{Н}\widetilde{\Pi}_2 \\ \widetilde{Н}\widetilde{С} \end{Bmatrix} = \begin{Bmatrix} C(НС) \\ Н\Pi_0 \\ Н\Pi_1 \\ V(НС) + Н\Pi_2 \end{Bmatrix}$$

где С – оператор, выходом которого являются особи возраста 0;

V – оператор сжатия. Принцип работы операторов будет описан ниже.

Рассмотрим алгоритм взаимодействия особей. Для простоты будем считать, что количество особей постоянно и равно 1000. Из них неполовозрелых особей тоже постоянное количество, например, 300.

Шаг 1. Нерестовое стадо сортируется по $F.g1.p1 \cdot F.g2.p1 \cdot x_i$, где p1 – параметр генома, отвечающий за выживаемость, а x_i – случайная величина. Выбираются первые 700 особей. Особи, которым больше 10 лет автоматически считаются умершими.

Шаг 2. Пусть F1 – это самка, F2 – это самец. Составляется биективное отображение множества самок на множество самцов, по принципу соответствия на каждой позиции (первая с первым, вторая со вторым). Множество самок и множество самцов предварительно отсортированы по величине $F.g1.p2 \cdot F.g2.p2 \cdot x_i$ где $p2$ – параметр генома, отвечающий за привлекательность, а x_i – случайная величина. Кому пара не досталось, тот участия в процессе размножения принять не сможет.

Шаг 3. Определение генотипа. Генотип передается от родителей по одному геному. Если у родителя присутствует клональный геном, то он передается потомку. Если у родителей присутствуют только неклональные геномы, то передача потомку переходит по следующему правилу: передается первый геном, если случайная величина $x < 0{,}5$ и второй, если $x >= 0{,}5$.

Шаг 4. Количество потомства определяется следующим образом: $F.g1.p3 \cdot F.g2.p3 \cdot 1000$, где F – самка.

Шаг 5. Когда все множество потомков определено, оно нормируется и, с помощью преобразования сжатия, доводится до численности 300. Через 3 года эти особи войдут в нерестовое стадо.

Для вычисления численности нерестового стада было получено следующее рекуррентное соотношение:

$$HC_{i+1} = V(HC_i) + P(HC_{i-3}),$$

где V – преобразование (оператор сжатия), производящее выбор на вероятностной основе 700 «счастливцев»;

P – функция, выходным результатом которой является количество потомства.

Оператор сжатия работает следующим образом.

Необходимо выбрать из фиксированного множества (в нашем случае 1000) фиксированное число особей (в нашем случае 700) . При этом для каждого объекта (каждой особи) существует свой весовой коэффициент выбора.

Количество возможных вариантов выхода оператора V равно $C_{1000-CT+HO}^{700}$, где CT – количество особей, которым больше 10 лет, HO – количество особей пришедших на нерест из других ПС.

Вероятность конкретной лягушки F_i пережить год:

$$p(F_i) = \frac{F_i.g1.p1 \cdot F_i.g2.p1 \cdot x_i}{\sum\limits_{k=1}^{1000-CT+HO} F_k.g1.p1 \cdot F_k.g2.p1 \cdot x_k}$$

Вероятность попадания в каждое состояние выхода оператора V:

$$p(F_{i_1}, F_{i_2}, ..., F_{i_{700}}) = \prod_{k=1}^{700} \frac{F_{i_k}.g1.p1 \cdot F_{i_k}.g2.p1 \cdot x_{i_k}}{\sum\limits_{\substack{l=1 \\ \forall p<k: l \neq i_k}}^{1000-CT+HO} F_l.g1.p1 \cdot F_l.g2.p1 \cdot x_l}$$

3. Классификация состояний ПС

Одной из целей анализа работы имитационной модели является проверка гипотезы наличия у ПС дискретных аттракторов или аттракторных траекторий. Рассмотрим задачу проверки того, будет ли ПС стабильной. При этом будем отличать понятие качественной стабильности (одинаковый состав присутствующих форм) и количественной (одинаковое процентное соотношение различных форм). Очевидно, что смерть ПС является простейшим случаем стабилизации. Введем несколько определений различных видов стабильности.

Пусть $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ – множество популяционных систем (за каждый год имитации) $S \subset MPS$ – множество состояний популяционной системы.

Определение 1.1. $\overline{PS}$ стабилизировалось на множестве состояний $S \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} \wedge \forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} PS_n \in S \\ \forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : \xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s \\ \forall s \in MPS \setminus S \wedge \forall \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) = 0 \end{array} \right\}$$

Определение 2.1. $\overline{PS}$ слабо $\beta - \varepsilon -$стабилизировалось на множестве состояний $S \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} \wedge \forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} PS_n \in S \\ \forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) > \beta \\ \forall s \in MPS \setminus S \wedge \forall \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Определение 3.1. $\overline{PS}$ нормально $\beta - \varepsilon -$ стабилизировалось на множестве состояний $S \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} \wedge \forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} PS_n \in S \\ \forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) > \beta \\ \sum\limits_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X} = (x_i)}} P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Определение 4.1. $\overline{PS}$ сильно $\beta - \varepsilon -$ стабилизировался на множестве состояний
$S \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} : \left\{ \begin{array}{c} \forall n > N : PS_n \in S \\ \forall n > N \wedge \forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) > \beta \\ \sum\limits_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X} = (x_i) \\ k > N}} P(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Введем на множестве MPS метрику [4], и уточним определения (1)-(4).

Пример метрики: $\rho_1(PS_1, PS_2) = \sum\limits_{\substack{F \in PS_1 \Delta PS_2 \\ F \in FORM(PS_1) \Delta FORM(PS_2)}} 1 + \sum\limits_{\substack{F \in PS_1 \Delta PS_2 \\ F \notin FORM(PS_1) \Delta FORM(PS_2)}} 2000$,

где $PS_1 \Delta PS_2$ – симметрическая разность множеств;

FORM(PS_i)- разнообразие форм PS_i (i = 1,2).

Для краткости положим

(*) = $\forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) > \beta$

Определение 1.2. $\overline{PS}$ $\tau -$ стабилизировалось на множестве состояний S по метрике $\rho \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} \wedge \forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} \rho(PS_n, S) < \tau \\ \forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : \xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s \\ \forall s \in MPS \setminus S \wedge \forall \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) = 0 \end{array} \right\}$$

Определение 2.2. $\overline{PS}$ слабо $\tau-\beta-\varepsilon-$ стабилизировалось на множестве состояний S по метрике $\rho \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} \wedge \forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} \rho(PS_n, S) < \tau \\ (*) \\ \forall s \in MPS \setminus S \wedge \forall \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Определение 3.2. $\overline{PS}$ нормально $\tau-\beta-\varepsilon-$ стабилизировалось на множестве состояний S по метрике $\rho \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} \wedge \forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} \rho(PS_n, S) < \tau \\ (*) \\ \sum\limits_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X} = (x_i)}} P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Определение 4.2. $\overline{PS}$ сильно $\tau-\beta-\varepsilon-$стабилизировалось на множестве состояний S по метрике $\rho \Leftrightarrow$

$$\exists N \in \mathrm{N} : \left\{ \begin{array}{c} \forall n > N : \rho(PS_n, S) < \tau \\ \forall n > N : (*) \\ \sum\limits_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X} = (x_i) \\ k > N}} P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Таким образом, множество популяционных систем для решения задачи классификации может быть описано следующим образом.

Определение 5. Множество популяционных систем $\overline{PS}$ назовем такое множество, которое может быть описано с помощью параметров τ, β, ε и множеством состояний S.

Замечание: для каждого определения (1)-(4) параметры могут отличаться.

Рассмотрим несколько фактов.

Теорема 1. Для любого набора популяционных систем $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ и любого из определений (1.1- 4.2) найдутся такие характеристики τ, β, ε и S, что $\overline{PS}$ будет удовлетворять определению.

□ Достаточно привести пример. Пример тривиальный: S=MPS. ■

Определение 1.3. $\overline{PS}$ $\tau-$стабилизировалось на множестве состояний S по метрике ρ начиная с $N \Leftrightarrow$

$$\forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} \rho(PS_n, S) < \tau \\ \forall s \in S \wedge \exists k > n \wedge \exists \overrightarrow{X} = (x_i) : \xi(PS_k, \overrightarrow{X}) = s \\ \forall s \in MPS \setminus S \wedge \forall \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) = 0 \end{array} \right\}$$

Определение 2.3. $\overline{PS}$ слабо $\tau - \beta - \varepsilon -$ стабилизировалось на множестве состояний S по метрике ρ начиная с $N \Leftrightarrow$

$$\forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} \rho(PS_n, S) < \tau \\ (*) \\ \forall s \in MPS \setminus S \wedge \forall \overrightarrow{X} = (x_i) : P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Определение 3.3. $\overline{PS}$ нормально $\tau - \beta - \varepsilon -$ стабилизировалось на множестве состояний S по метрике ρ начиная с $N \Leftrightarrow$

$$\forall n > N : \left\{ \begin{array}{c} \rho(PS_n, S) < \tau \\ (*) \\ \sum\limits_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X} = (x_i)}} P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Определение 4.3. $\overline{PS}$ сильно $\tau - \beta - \varepsilon -$ стабилизировалось на множестве состояний S по метрике ρ начиная с $N \Leftrightarrow$

$$\left\{ \begin{array}{c} \forall n > N : \rho(PS_n, S) < \tau \\ \forall n > N : (*) \\ \sum\limits_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X} = (x_i) \\ k > N}} P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau) < \varepsilon \end{array} \right\}$$

Теорема 2. Для любого набора популяционных систем $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ и любого из определений (1.3-4.3) и любых характеристик τ, β, ε и S найдется единственное N, такое, что, начиная с этого N, $\overline{PS}$ будет удовлетворять одному из определений ((1.3)-(4.3)).

□ Существование следует из Теоремы 1.

Единственность. Рассмотрим доказательство от противного. Пусть нашлось $N_1 \neq N_2$ (пусть для определенности $N_1 < N_2$) оба удовлетворяющие определению. Тогда из того, что N_1 удовлетворяет условиям определения, следует, что $\forall n > N$ n удовлетворяет условиям определения. Но для $n = N_2 - 1$ условия не выполнены, таким образом, получили противоречие. ■

Теорема 3. Для любого набора популяционных систем $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ и любого из определений (1.3-4.3) и любых характеристик N, τ, β ,ε, если ε≤β, то найдется единственное множество S, такое, что $\overline{PS}$ будет удовлетворять определению, а любое S_1 (подмножество MPS, содержащее S) – не будет.

□ Существование следует из Теоремы1.

Единственность. Рассмотрим доказательство от противного. Пусть нашлось $S_1 \neq S_2$ (пусть для определенности в S_2 присутствует элемент s, отсутствующий в S_1) оба удовлетворяющие определению. Значит, элемент s – удовлетворяет условию2 определения, и условию3 одновременно.

$\varepsilon \le \beta < P(\xi(PS_n, \overrightarrow{X}) = s) < \varepsilon$. Противоречие. ■

Теорема 4. Для любого набора популяционных систем $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ и любого из определений (1.3-4.3) , любых характеристик N, β, ε и множества S найдется единственное такое τ, такое, что $\overline{PS}$ будет удовлетворять определению, а любое ($\tau > \tau_1$)– нет.

□ Существование следует из Теоремы 1.

Единственность. Аналогично доказательству Теоремы 2. ■

Далее, для простоты, будем рассматривать β=ε.

Теорема 5. Для любого набора популяционных систем $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ и любого из определений (2.3-4.3) и любых характеристик N, τ, ε и множества S найдется единственное такое $\beta \ge \varepsilon$, что $\overline{PS}$ будет удовлетворять определению.

□ Существование следует из Теоремы1.

Единственность. Аналогично доказательству Теоремы 3. ■

Теорема 6. Для любого набора популяционных систем $\overline{PS} \in MPS^{\infty}$ и любого из определений (2.3-4.3) и любых характеристик N, τ, β и множества S найдется единственное такое $\varepsilon \le \beta$, что $\overline{PS}$ будет удовлетворять определению.

□ Существование следует из Теоремы1.

Единственность. Аналогично доказательству Теоремы 5. ■

Замечание. В случае β < ε единственность гарантировать нельзя. □ ■

В результате исследования мы получили, что при β=с параметры имеют одну зависимость: зная все параметры, кроме одного, можно восстановить оставшийся. Сложнее всего вычислить ε. Рассмотрим для определения (4.3) пример поиска параметра ε(= β).

Лемма (лемма оценки остатка). $\forall N \in \mathrm{N} \wedge \forall S \subset MPS \wedge \forall \rho \wedge \forall \tau$ выполняется:

$$\sum_{\substack{s \in MPS \setminus S \\ \overrightarrow{X}=(x_i) \\ n>N}} P(\rho(\xi(PS_n, \overrightarrow{X}), s) < \tau) \le \varepsilon = \beta < \max_{\substack{s \in S \\ \overrightarrow{X}=(x_i) \\ k>N}} P(\rho(\xi(PS_k, \overrightarrow{X}), s) < \tau)$$

На практике с помощью этой леммы, можно существенно уменьшить число производимых операций.

До этого момента мы рассматривали бесконечный набор $\overline{PS}$, теперь можем перейти к конечному множеству $\overline{PS} \in MPS^{A}$, где $A < \infty$.

4. Задача определения состояния ПС.

Рассматривая возможность классификации ПС, мы подразумевали, что мы знаем, в каком состоянии система находится в каждый момент времени. Теперь рассмотрим, как определять эти состояния.

Рассмотрим функцию $ST : MPS^T \to \Delta$,

где $\Delta = \{S, \rho, \tau, \beta, \varepsilon, N\}$.

Рассмотрим один из алгоритмов построения *ST*, в результате которого *ПС* будет удовлетворять определению 4.3.:

1. выбираем метрику ρ_1;
2. задаем *N*;
3. находим среднее состояние *s* всех состояний после N и *S ={s};*
4. находим r как максимум расстояния от *s* до всех состояний ПС после заданного *N*;
5. вычисляем $\beta = \varepsilon = \max\limits_{\substack{\vec{X}=(x_i)\\ k>N}} P(\rho(\xi(PS_k, \vec{X}), s) < \tau)$.

Выбор *ST* может быть осуществлен многими способами, при этом существенным критерием эффективности выбранного метода является количество выполняемых операций. В этом смысле предложенный алгоритм не является оптимальным и может быть усовершенствован.

5. Направления дальнейших исследований

На настоящий момент была сделана постановка задачи, разработан математический аппарат для формализации задач и анализа результатов. Была построена имитационная модель, реализующая заданные правила перехода из состояния в состояние сложной динамической системы. В результате работы модели были получены результаты как в математике, так и биологии, которые позволили определить направления дальнейших исследований. Одним из важных результатов было наличие у множества состояний ПС атракторных траекторий (назовем их типами). Таким образом, следующими задачами дальнейшего исследования будут:

- формализация и определение понятия типа;
- задача принадлежности состояния ПС одному из типов;
- нахождение распределения вероятностей состояния ПС по типам.

При изучении биологических систем желательна возможность перехода от перечня описаний компонентов системы и правил их взаимодействия к целостной характеристике свойств всей системы. В данной работе описан подход, с помощью которого на основании правил взаимодействия особей зеленых лягушек можно получить распределение вероятностей состояния ПС как целого. Такое распределение может быть основой для построения «естественной» (апостериорной) типологии состояний изучаемых систем. Сравнение полученного распределения вероятностей с эмпирическими данными о разнообразии соответствующих систем может быть инструментом проверки положений, использованных при построении модели.

Авторы надеются, что аналогичный подход окажется плодотворным и при описании значительного количества иных биологических систем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кравченко М. А.. Преобразование популяционных систем *Rana esculenta* complex как особый тип процессов естественного развития // Материалы III съезда Герпетологического об-ва им. А.М. Никольского. — 2007. (в печати).
2. Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology, 2004. — Vol. 11, No 3. — P. 194–213.
3. Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазепа Г. А. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. — 2006. — Випуск 3 (№729). — 208–220.
4. В. М. Кадец Курс функционального анализа : Учебное пособие для механико-математического факультета: / Владимир Михайлович Кадец . - Х. : Изд-во ХНУ им.В.Н.Каразина, 2006. - 607 с.: портр. - Библиогр.: с.594-596.
5. Тюрин Ю. Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере / Под ред. В.Э. Фигурнова – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: ИНФРА-М, 2003. – 544 с.