

А. П. ЛЕВИЧ

ИСКУССТВО И МЕТОД В МОДЕЛИРОВАНИИ СИСТЕМ

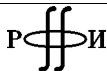
ВАРИАЦИОННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ,
СТРУКТУРНЫЕ И ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ ПРИНЦИПЫ,
КАТЕГОРИИ И ФУНКТОРЫ



Москва ♦ Ижевск

2012

УДК 57.02.001.57
ББК 28.08
Л 372



Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 11-04-07081

Издание РФФИ не подлежит продаже

Левич А. П.

Искусство и метод в моделировании систем: вариационные методы в экологии сообществ, структурные и экстремальные принципы, категории и функторы. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. — 728 с.

Цель книги — предъявить научную технологию для расчета (а не угадывания!) функционалов при постановке вариационных задач в моделировании естественных и антропоных систем.

Готфрид Вильгельм Лейбниц считал, что в мире действуют экстремальные принципы потому, что мы с вами живем в «лучшем из миров». На страницах книги предложено задумать эту мысль — в чем конкретно наш мир так хорош, что экстремальные принципы имеют к нему действительное отношение. Мотив исследования — не только любопытство, но и потребность науки в поиске законов изменчивости систем, особенно в тех исследовательских областях, в которых гениальное угадывание фундаментальных уравнений еще не свершилось.

Предложенный в книге подход предлагает читателю пути снижения доли творческой деятельности по угадыванию законов изменчивости (субъективной и лишенной систематических методов), т. е. снижения доли ИСКУССТВА модельера, в пользу алгоритмизируемых процедур их вывода, иначе говоря, в пользу строгого МЕТОДА для поиска уравнений обобщенного движения.

Теоретико-категорное описание систем позволяет, во-первых, обнаружить естественную математическую формулировку экстремального принципа для отбора реально осуществляющихся состояний системы из всех ее потенциально возможных состояний и, во-вторых, предложить строгий метод для расчета соответствующих экстремальному принципу функционалов. Поиск экстремума этих функционалов методами вариационного анализа приводит к точному количественному описанию состояний моделируемых систем.

Чтобы указать общенаучный контекст теоретико-категорного и вариационного моделирования, в книге приведены методологическое обоснование и методологический анализ развиваемого подхода; на примере модели из экологии сообществ сформулирована вариационная задача, теоремы и алгоритмы вариационного моделирования; приведены полные доказательства результатов; продемонстрирована работоспособность модели при описании эмпирических данных о лабораторных и природных сообществах одноклеточных организмов, а также возможности модели в решении количественных задач экологии сообществ, в объяснении законов и принципов функционирования экологических систем. В приложениях сведены первичные данные по опытам *in vitro* с лабораторными культурами и природными сообществами одноклеточных организмов. Данные включены в книгу для того, чтобы предоставить читателям издания материал для испытания собственных моделей.

ISBN 978-5-4344-0048-0

ББК 28.08

© А. П. Левич, 2012

© Ижевский институт компьютерных исследований, 2012

<http://shop.rcd.ru>

<http://ics.org.ru>

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ

Глава 1. Предваряющие слова.....	13
ЧАСТЬ 1. О МЕТОДОЛОГИИ МОДЕЛИРОВАНИЯ СИСТЕМ	21
Глава 2. Индуктивные и дедуктивные компоненты динамических описаний в теории систем	21
Глава 3. Уравнения движения или экстремальный принцип?	29
Глава 4. Категории вместо множеств.....	32
Глава 5. О моделировании в экологии сообществ.....	35
ЧАСТЬ 2. ТЕОРИЯ КАТЕГОРИЙ И ФУНКТОРОВ КАК ЯЗЫК И АППАРАТ ТЕОРИИ СИСТЕМ	38
Глава 6. Упорядочение состояний систем.....	38
Глава 7. Теоретико-категорное описание систем	148
ЧАСТЬ 3. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ	153
Глава 8. Модель сообщества организмов одного трофического уровня.....	153
Глава 9. Теоремы вариационного моделирования.....	159
Глава 10. Алгоритмы расчетов в вариационной модели	172
ЧАСТЬ 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ	187
Глава 11. Верификация модели.....	191
Глава 12. Задачи количественной экологии сообществ	300
Глава 13. Вариационное моделирование и принципы функционирования экологических сообществ.....	326
ЧАСТЬ 5. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕОРЕТИКО-КАТЕГОРНОГО ПОДХОДА	337
Глава 14. Методологические комментарии к теоретико-категорному описанию систем	337

Глава 15. Экспликация общенаучных и специальных научных понятий.....	339
Глава 16. Темпоральные аспекты теоретико-категорного подхода	345
Глава 17. Методологические комментарии к формулировкам экстремального принципа.....	351
Глава 18. Заключаящие слова	356

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Обзор применений систем дифференциальных уравнений в экологии сообществ.....	359
Приложение 2. Обзор применений вариационных методов в биологии.....	418
Приложение 3. Доказательства теорем вариационного моделирования.....	465
Приложение 4. Первичные данные по лабораторным ценозам одноклеточных организмов	504
Приложение 5. Первичные данные по природному фитопланктону <i>in vitro</i>	615

СОДЕРЖАНИЕ

Глава 1. Предваряющие слова.....	13
ЧАСТЬ 1. О МЕТОДОЛОГИИ МОДЕЛИРОВАНИЯ СИСТЕМ	21
Глава 2. Индуктивные и дедуктивные компоненты динамических описаний в теории систем	21
2.1. Компоненты динамических теорий.....	21
2.2. Структурные принципы наук.....	26
2.3. Уравнения движения: время создавать и время решать	27
Глава 3. Уравнения движения или экстремальный принцип?	29
Глава 4. Категории вместо множеств.....	32
Глава 5. О моделировании в экологии сообществ.....	35
ЧАСТЬ 2. ТЕОРИЯ КАТЕГОРИЙ И ФУНКТОРОВ КАК ЯЗЫК И АППАРАТ ТЕОРИИ СИСТЕМ	38
Глава 6. Упорядочение состояний систем	38
6.1. Множества, структуры	38
6.1.1. Основные конструкции	38
<i>Неопределяемые понятия.....</i>	<i>38</i>
6.1.2. Соответствия	41
<i>Определение и примеры.....</i>	<i>41</i>
<i>Образы и прообразы</i>	<i>43</i>
<i>Композиция соответствий</i>	<i>44</i>
<i>Сопряженное соответствие.....</i>	<i>48</i>
<i>Канонические свойства соответствий.....</i>	<i>49</i>
<i>Отображения</i>	<i>51</i>
<i>Характеристические функции множеств.....</i>	<i>57</i>
6.1.3. Отношения	59
<i>Канонические свойства отношений.....</i>	<i>60</i>
<i>Порядок</i>	<i>64</i>
<i>Толерантность</i>	<i>67</i>
<i>Эквивалентность</i>	<i>69</i>
6.1.4. Алгебраические конструкции.....	74
<i>Законы композиции.....</i>	<i>74</i>

<i>Алгебра множеств</i>	77
<i>Группы</i>	81
6.1.5. Структурированные множества	86
<i>Примеры, морфизмы, термины</i>	86
МНОЖЕСТВА С ОТНОШЕНИЯМИ	86
АЛГЕБРАИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ	87
АЛГЕБРАИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ.....	89
ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОСТРАНСТВА	89
СТРУКТУРА БОЛЬШИНСТВА	90
ТЕРМИНОЛОГИЯ	91
<i>Стандартные способы порождения производных структур</i>	93
ПРООБРАЗ СТРУКТУРЫ	94
ОБРАЗ СТРУКТУРЫ	95
6.1.6. Об аксиоматике теории множеств	96
6.2. Категории и функторы.....	98
6.2.1. Определение категории. Канонические морфизмы	98
6.2.2. Функторы.....	102
6.3. Сравнение математических структур	105
6.3.1. Сравнение бесструктурных множеств: мощности	105
<i>Кардинальные числа множеств</i>	105
<i>Упорядочение кардинальных чисел</i>	108
<i>Алгебра кардинальных чисел</i>	110
6.3.2. Сравнение структурированных множеств: сила структур	114
6.3.3. Пример: структура булевозначных множеств	120
6.3.4. Функторное сравнение структур.....	128
6.4. Функторные инварианты структур	132
6.4.1. Определение функторных инвариантов	132
6.4.2. Функторные инварианты множеств с соответствиями	134
6.4.3. Функторные инварианты множеств с разбиениями.....	140
6.4.4. Функторные инварианты множеств с покрытиями.....	143
6.4.5. Удельные функторные инварианты	145
Глава 7. Теоретико-категорное описание систем	148
7.1. Состояние системы и преобразование состояний	148
7.2. Энтропия систем	149
7.3. Экстремальные принципы как закон изменчивости систем .	151
ЧАСТЬ 3. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ	153
Глава 8. Модель сообщества организмов одного трофического уровня	153
8.1. Экспериментальный контекст исследования.....	153
8.2. Состояния и преобразования сообщества	154

8.3. Целевая функция в модели сообщества.....	155
8.4. От сообщества к экосистеме: ограничения на ресурсы	156
8.5. Постановка вариационной задачи	156
8.6. Замечания о моделировании иных структур сообщества.....	157
Глава 9. Теоремы вариационного моделирования.....	159
9.1. Существование и единственность решения	159
9.2. Теорема стратификации пространства ресурсов	161
9.3. Формула структуры сообщества	166
9.4. Теорема о максимуме относительных обилий.....	168
9.5. Свойства целевой функции вариационной задачи	168
9.5.1. Зависимость от ресурсов среды.....	168
9.5.2. «Теорема Гиббса»	169
9.5.3. Теорема о монотонности изменений энтропии и запаса- сов ресурсов.....	170
Глава 10. Алгоритмы расчетов в вариационной модели	172
10.1. Аналитические зависимости для потребностей.....	172
10.2. Экспериментальные значения потребностей	174
10.3. Формулы для случаев $w \leq 3, m \leq 3$ (согласно теореме стратификации).....	177
10.3.1. Решение для случая $w = 2, m = 2$	177
10.3.2. Решение для случая $w = 3, m = 2$	179
10.3.3. Решение для случая $w = 3, m = 3$	180
10.3.4. Решение для случая $w = 2, m = 3$	183
10.4. Случай $w \leq m$ (согласно ресурсным ограничениям)	185
ЧАСТЬ 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ	187
Глава 11. Верификация модели	191
11.1. Понятие потребности в ресурсах среды	191
11.1.1. Концепция потребностей фитопланктона в ресур- сах среды	191
11.1.2. Стадии роста фитопланктона	193
11.1.3. Методика измерения квот	196
11.1.4. Измерение потребностей фитопланктона	198
11.1.5. Концепция клеточной квоты и ее использование в моделях динамики фитопланктона	207
11.1.6. Определение потребностей диссоциантов бактерий <i>Pseudomonas aeruginosa</i> в основных компонен- тах питания	212

11.2. Выявление лимитирующих ресурсов	219
11.3. Формула структуры сообщества для лабораторных цено- зов.....	224
11.3.1. Альгоценозы	226
11.3.2. Сообщества диссоциантов <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	238
11.4. Управление структурой сообщества	244
11.4.1. Имитационное моделирование	244
11.4.2. Лабораторные альгоценозы.....	258
11.4.3. Природный фитопланктон <i>in vitro</i>	265
11.4.4. Природный фитопланктон <i>in situ</i>	274
11.4.5. Концепция направленного регулирования типов «цветения» водоемов	289
11.4.6. Обсуждение	293
11.4.7. О возможности регулирования состава сообщества диссоциантов бактерий <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	296
Глава 12. Задачи количественной экологии сообществ	300
12.1. Расчеты областей лимитирования.....	300
12.1.1. Культуры из одного вида	300
12.1.2. В сообществе более одного вида.....	302
12.2. Расчеты численностей организмов.....	304
12.2.1. Сообщество состоит из одного вида	304
12.2.2. Сообщество состоит из нескольких видов	305
12.3. Расчеты потреблений нелимитирующих ресурсов.....	306
12.4. Расчеты парциальных потребностей.....	307
12.5. Подбор видов для полной утилизации многокомпонент- ной нагрузки	308
12.6. Задача о «близких» видах.....	314
12.7. Происхождение ранговых распределений.....	316
12.7.1. Описание распределений.....	316
12.7.2. Применение распределений	317
12.7.3. Происхождение распределений	318
Существующие подходы	318
<i>Формула структуры сообщества и ранговые рас- пределения</i>	319
12.8. Происхождение индексов разнообразия	320
12.9. Экологический смысл множителей Лагранжа	321
12.10. Задача о доминировании вида	321
12.11. Анализ чувствительности модели к изменению парамет- ров.....	322
Глава 13. Вариационное моделирование и принципы функциони- рования экологических сообществ.....	326
13.1. Принцип лимитирующего звена.....	326

13.2. Отказ от принципа полного потребления	329
13.2.1. Преддимирующие факторы	329
13.2.2. Учет экстремальных принципов	333
13.3. Причина биологического разнообразия.....	335

ЧАСТЬ 5. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕОРЕТИКО-КАТЕГОРНОГО ПОДХОДА 337

Глава 14. Методологические комментарии к теоретико- категорному описанию систем	337
Глава 15. Экспликация общенаучных и специальных научных понятий	339
15.1. Обобщение понятия «количество элементов» бесструк- турного множества на множество со структурой	339
15.2. Структурная энтропия систем	340
15.3. Структурная информация систем.....	343
15.4. Приложение к квантовой механике	343
Глава 16. Темпоральные аспекты теоретико-категорного подхода	345
16.1. Время категорное, системное, структурное	345
16.2. Время метаболическое.....	345
16.3. Время энтропийное	346
16.4. Динамическое видение мира.....	348
Глава 17. Методологические комментарии к формулировкам экстремального принципа	351
17.1. Интерпретации экстремального принципа.....	351
17.2. Обобщение формализма Джейнса	354
Глава 18. Закрывающие слова	356

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Обзор применений систем дифференциальных уравнений в экологии сообществ	359
П1.1. Примеры уравнений.....	359
П1.1.1. Моделирование сообществ фитопланктона.....	359
П1.1.2. Дифференциальные уравнения в микробиологии..	367
П1.2. Концепция лимитирующих факторов.....	375
П1.2.1. Применение различных способов формализации закона минимума Либиха в моделях с диффе- ренциальными уравнениями.....	377
П1.2.2. Индикатор лимитирующего ресурса	382
П1.2.3. Развитие концепции лимитирующих факторов.....	384

П1.3. Моделирование конкуренции за ресурсы.....	385
П1.3.1. Совместное потребление ресурсов питания орга- низмами одного трофического уровня.....	385
П1.3.2. Эффекты влияния световой энергии.....	388
П1.3.3. Перестройки структуры фитопланктонного сооб- щества	390
П1.3.4. Конкурентное исключение или устойчивое сосу- ществование?	396
П1.3.5. «Графическая» теория межвидовой борьбы	405
П1.4. Моделирование влияния миграции видов на устойчи- вость сообщества	412
П1.5. Управление ростом и урожаем микроводорослей.....	413

Приложение 2. Обзор применений вариационных методов

в биологии	418
П2.1. Принцип минимума общего осмотического давления.....	422
П2.2. Принцип максимальной общей скорости биохимической реакции.....	423
П2.3. Принцип минимизации поверхностной энергии в разви- тии эмбриона	424
П2.4. Принцип оптимальной конструкции.....	425
П2.5. Оптимальная жизненная стратегия распределения энер- гетических ресурсов индивида	427
П2.5.1. Принцип максимума жизненного репродуктивно- го успеха особи	427
П2.5.2. Принцип максимальной биомассы потомства.....	429
П2.6. Оптимальная стратегия защиты индивида от патогенов....	430
П2.7. Принцип выживания.....	431
П2.8. Принцип максимизации репродуктивных усилий.....	434
П2.9. Принцип максимальной неожиданности протекания эво- люции	434
П2.10. Логистическое уравнение как экстремаль функционала действия.....	436
П2.11. Дифференциальные уравнения и принцип максимума Понтрягина в биоэкономической модели.....	438
П2.12. Максимизация функции энтропии	439
П2.12.1. Принцип стационарного состояния открытых систем	440
П2.12.2. Принцип максимального разнообразия	442
П2.13. Экстремальный принцип в описании микробиологиче- ских процессов	446
П2.14. Принцип максимума мальтузианского параметра	448

П2.15. Экстремальные свойства сообщества с горизонтальной структурой	448
П2.16. Принцип максимума использованной энергии	451
П2.17. Принцип максимального суммарного дыхания	454
П2.18. Задача оптимального управления в моделировании агроэкосистем	458
П2.19. Линейное программирование в оценке потоков биомассы экосистемы	459
П2.20. Модели динамической структуры	461
П2.21. Принцип наименьшей диссипации энергии и наискорейшего спуска	464
П2.22. Заключение	464
Приложение 3. Доказательства теорем вариационного моделирования	465
П3.1. Существование и единственность решения вариационной задачи	465
П3.2. Теорема стратификации	471
П3.3. Теорема о максимуме видовых обилий	483
П3.4. «Теорема Гиббса»	497
П3.5. Теорема о монотонном возрастании энтропии («теорема Больцмана»)	499
П3.6. Формулировки используемых теорем из теории экстремальных задач	501
Приложение 4. Первичные данные по лабораторным ценозам одноклеточных организмов	504
П4.1. Культивирование моно- и смешанных культур диссоциантов бактерий <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	504
П4.2. Первичные данные по лабораторным альгоценозам	528
Приложение 5. Первичные данные по природному фитопланктону <i>in vitro</i>	615
П5.1. Первичные данные по изучению влияния различных отношений n/p на фитопланктонное сообщество при трех уровнях воздействующих факторов	615
П5.1.1. Массы и размеры жизненных форм фитопланктона	616
П5.1.2. Динамика численности видов фитопланктона по пяти датам для семи опытных аквариумов	621
П5.1.3. Динамика биомасс видов фитопланктона по пяти датам для семи опытных аквариумов	653

П5.1.4. Динамика биогенных элементов в семи опытных аквариумах	686
П5.2. Первичные данные по изучению влияния различных отношений n/p на фитопланктонное сообщество при пяти уровнях воздействующих факторов.....	687
П5.2.1. Динамика численности видов фитопланктона по четырем датам для пяти опытных аквариумов ...	687
П5.2.2. Динамика биомасс видов фитопланктона по четырем датам для пяти опытных аквариумов.....	696
П5.2.3. Динамика биогенных элементов в пяти опытных аквариумах	705
Список литературы	706

Глава 1

ПРЕДВАРЯЮЩИЕ СЛОВА

Цель книги — предъявить научную технологию для расчета (а не угадывания!) функционалов при постановке вариационных задач в моделировании естественных и антропоных систем.

Мысль о том, что «природа действует простейшим образом», чрезвычайно стара и послужила источником многих научных идей и методических приемов. Всем экстремальным принципам присущи две основные черты: крайний лаконизм и простота и в то же время крайне общий и универсальный характер [Голицын, Левич, 2004]. В XIX веке установилась позитивистская точка зрения, согласно которой экстремальные принципы — суть только изящная и компактная упаковка для большого числа опытных фактов, не вносящая ничего нового в уже известные законы. Научная революция XX века, вызванная в физике теорией относительности и квантовой механикой, привела к пересмотру роли и места экстремальных принципов. Требования релятивистской инвариантности удается удовлетворить наиболее последовательным образом только исходя из вариационных формулировок законов природы. Сложилось убеждение, что основные законы физики (а весьма вероятно, что и любой другой науки) должны иметь форму экстремальных принципов [Полак, 1960].

Открытие экстремальных принципов в свое время породило надежду подойти к законам природы не только «снизу», путем индукции, обобщения фактов, но и «сверху», путем дедукции от экстремальных принципов. Л. Эйлер, в частности, считал, что для этого нужно только путем общих «метафизических» рассуждений найти ту величину, которую «экономит» природа в данной области знания (т. е. «целевую функцию», «функционал») и сформулировать соответствующий экстремальный принцип. В скрытом виде этот принцип содержит все нужные законы, и получить их в явной форме — дело простой математической ловкости. Несмотря на соблазнительную простоту этой программы, реализовать ее ни разу не удалось — ни самому Эйлеру, ни тем, кто пытался следовать за ним. Причина этого достаточно очевидна: не существовало никакого регулярного метода для отыскания экстремизируемой величины. Механике и оптике в этом смысле «повезло»: соответствующие величины были для них достаточно простыми и, в сущности, могли быть найдены путем перебора. Но уже в термодинамике максимизируемая величина — энтропия — не обладала

ни простотой, ни достаточно очевидным физическим смыслом. После ряда неудач программа Эйлера по отысканию законов природы «сверху» была заброшена. Более того, сами вариационные принципы были взяты под подозрение и «урезаны в правах» вследствие своего рода «телефобии», которой была заражена позитивистски настроенная наука.

Позднее незаметно и, как это часто бывает, без лишней рефлексии наука вновь полностью вернулась к идеям экстремальности. Широкое распространение в науках естественного и гуманитарного циклов получил принцип максимума энтропии [Gzyl, 1995]. С его помощью решают задачи в статистической физике, экологии, математике, лингвистике, кибернетике, экономике, психологии, теориях коммуникаций, надежности, распознавания образов и т. д. Основная проблема в применении этого принципа состоит в отсутствии явных процедур для сопоставления каждой из исследуемых систем адекватного ее природе энтропийного функционала. Даже в прародительнице энтропии — статистической физике — подходы к расчету энтропии в интересующих исследователя случаях крайне ограничены [как сетовал И. Пригожин, 1985, с. 93], «формулировка второго начала, с точки зрения современного физика, представляет собой скорее программу, чем утверждение, допускающее однозначную интерпретацию, т. к. ни Томпсон, ни Клаузиус не указали точный рецепт, позволяющий выразить изменение энтропии через наблюдаемые величины»). Поэтому обычная практика при работе с принципом максимума энтропии состоит в постулировании для исследуемой системы какого-либо аналога формул Больцмана или Шеннона. Наиболее последовательно указанная тенденция проявляет себя в так называемом формализме Джейнса (см. раздел 17.2).

Но почему же в мире действуют экстремальные принципы? Готфрид Вильгельм Лейбниц считал — потому, что мы с вами живем в «лучшем из миров». Предлагаю на страницах книги додумать эту мысль — в чем конкретно наш мир так хорош, что экстремальные принципы имеют к нему действенное отношение? Движет мной не только любопытство, но и потребность науки в поиске законов изменчивости систем, особенно в тех исследовательских областях, в которых гениальное угадывание фундаментальных уравнений еще не свершилось.

Предложенный в книге подход предлагает читателю пути снижения доли субъективной, лишенной систематических методов творческой деятельности по угадыванию законов изменчивости, т. е. снижение доли ИСКУССТВА модельера, в пользу алгоритмизируемых процедур их вывода, иначе говоря, в пользу строгого МЕТОДА для поиска уравнений обобщенного движения.

В методологии экстремальных принципов поиск выделенных — реально осуществляющихся — состояний систем среди всех потенциально возможных требует умения, во-первых, каким-либо образом упорядочить состояния между собой на шкале «больше-меньше», «сильнее-слабее»

и т. п. и, во-вторых, выбрать экстремальное из этих состояний в полученном упорядочении. На языке математических структур такой поиск означает умение упорядочить структурированные множества, описывающие систему, и выбрать наиболее «сильную» (или наиболее «слабую») структуру в качестве той, что выделяет реализующееся состояние из всех возможных. Назову сформулированное утверждение *«принципом экстремальной структуры»*.

Один из шагов на пути к поставленной цели — это теоретико-категорное описание систем. Теория категорий и функторов была создана для адекватного описания математических структур в самом общем их понимании [Eilenberg, Mac Lane, 1945; Grothendieck, 1972]. Язык этой теории позволяет отказаться от теоретико-множественного описания «застывших» состояний систем и перейти к формальному описанию процессов — движений и преобразований систем [Левич, 1982].

Второй шаг — метод функторного сравнения состояний систем [Левич, 1982; Levich, Solov'yov, 1999] — позволяет естественным образом упорядочивать состояние систем. Этот шаг открывает путь для наиболее общей формулировки принципа экстремальной структуры в теории систем.

Третий шаг — расчеты функторных инвариантов для состояний систем — предоставляет систематический метод вычисления функции состояния, которая может быть интерпретирована как обобщенная энтропия системы, согласована со степенью структурированности этого состояния и тем самым может играть роль экстремизируемого функционала при дальнейшем вариационном моделировании.

Четвертый шаг — применение современных методов вариационного исчисления, которые позволяют исследовать задачи с ограничениями в виде неравенств, а не равенств [Левич и соавт., 1994]. Такое, казалось бы, небольшое техническое усовершенствование влечет радикальное расширение возможностей вариационного моделирования на актуальные, реалистичские и сложные классы задач научного познания.

Существует еще один — темпорологический — аспект поиска законов изменчивости природных систем [Levich, 1995; 2003; 2011; Левич, 1996а; 2009в]. Дело в том, что фактически закон движения есть описание изменчивости исследуемого объекта с помощью изменчивости эталонного объекта, называемого часами. Поэтому от выбора часов зависит форма искомого уравнения. Так же как уравнения движения однозначно связаны с порождающим их экстремальным принципом, так и темпоральные свойства уравнений порождены параметризацией изменчивости системы, имплицитно содержащейся в соответствующем экстремальном принципе.

Работы по применению вариационного моделирования к биологическим проблемам достаточно разрознены. Впрочем, и в статистической физике, где метод условной оптимизации в начале века был применен

Л. Больцманом [Boltzmann, 1964], эффективность метода была осознана лишь пол столетия спустя, когда был сформулирован формализм Е. Джейнса [Jaynes, 1957], с тех пор неоднократно применявшийся как во многих прикладных задачах, так и при формулировке М. Трайбусом и Р. Фейнманом [Фейнман, 1975] самих оснований методов статистической механики.

Книга включает вводные замечания по методологии моделирования систем (часть 1); язык и аппарат теории систем, основанные на теории категорий и функторов (часть 2); математические (часть 3), экологические (часть 4) и методологические (часть 5) аспекты вариационного моделирования систем.

Главное в книге — теоретико-категорное описание систем (глава 7). Для того чтобы представленное в вербальной форме описание было формально достаточно корректным, понадобилась вся глава 6, посвященная элементарному, но строгому изложению необходимых понятий теории множеств и теории категорий. Шестая глава основана на переработанном материале спецкурса, прочитанного для группы теоретической биологии на Биологическом факультете МГУ имени М. В. Ломоносова [Левич, 1982]. Для понимания главы 6, по-видимому, достаточно иметь школьное физико-математическое образование и необходимо — склонность к абстрактному мышлению.

На изложение материала о структурированных множествах повлияла позиция многоголового автора эпохи Н. Бурбаки (1963): на основании абстрактной теории множеств всю математику можно представить как переплетение нескольких математических структур — алгебры, топологии и отношения порядка (по моему же личному, показавшемуся мне откровением впечатлению от знакомства с «Теорией множеств» Н. Бурбаки (1965) — не только всю математику, но и все естествознание!). «В 1935 году Анри Картан вместе с Жаном Дьедоне, Андре Вейлем, Жаном Фредериком Дельсартом, Клодом Шевалле основали математическую энциклопедию «Элементы математики» (*точнее*, «Начала математики» — А. Л.), которая издавалась под общим псевдонимом «Николя Бурбаки». Анри Картан и его друзья работали в составе этой группы до своего 50-летия, после чего в коллектив пришли молодые математики» [Акивис, Розенфельд, 2007, с. 23]. «... в первые послевоенные годы к группе Бурбаки присоединились, в частности, Ж. Диксмье, Р. Годеман, Ж.-Л. Кошуль, П. Самюэль, Ж.-П. Серр, С. Эйленберг и Л. Шварц ... В середине пятидесятых к группе присоединилась “третья волна”: А. Борель, Ф. Брюа, А. Гротендик, П. Картье, С. Ленг и Дж. Тейт» [Сосинский, 1998, с. 7]. Подготовка «Начал математики» была прекращена, когда авторы осознали, что благодаря развитию математики за период выпуска 40 томов «Начал» (при активном участии «ассоциации сотрудников Николя Бурбаки») основания математики уже не должны исходить из теории структурированных мно-

жеств. Научный фольклор утверждает, будто в ноябре 1968 года было объявлено, что «господин Бурбаки скончался» и в сопутствующем некрологе о причине кончины сказано, что усопший «влюбился в девушку Категорию».

Язык теории категорий и функторов не просто удобен в предполагаемом подходе, он существует, поскольку главное для теории систем понятие инварианта математической структуры обязательно подразумевает рассмотрение, помимо структуры системы, еще и всей совокупности допустимых ее преобразований. Наличие же равноправного с объектами-системами класса преобразований — одно из основных отличий теории категорий от теории множеств.

Теоретико-категорное описание систем позволяет:

- 1) обнаружить естественную математическую формулировку экстремального принципа для отбора реально осуществляющихся состояний системы из всех ее потенциально возможных состояний;
- 2) предложить строгий метод для расчета соответствующих экстремальному принципу функционалов. Поиск экстремума этих функционалов методами вариационного анализа приводит к точному количественному описанию состояний моделируемых систем.

Чтобы указать общенаучный контекст теоретико-категорного и вариационного моделирования, в книге приведены методологическое обоснование (часть 1) и методологический анализ (часть 5) развиваемого подхода.

В части 3 на примере модели из экологии сообществ сформулирована вариационная задача, теоремы и алгоритмы вариационного моделирования. Полные доказательства результатов приведены в приложении 3.

Часть 4 посвящена демонстрации работоспособности модели при описании эмпирических данных о лабораторных и природных сообществах одноклеточных организмов. Продемонстрированы также возможности модели в решении количественных задач экологии сообществ, в объяснении законов и принципов функционирования экологических систем.

Приложения 1 и 2 содержат обзоры применения некоторых математических методов в биологии и, в частности, в экологии сообществ.

В приложениях 4 и 5 сведены первичные данные по опытам *in vitro* с лабораторными культурами и природными сообществами одноклеточных организмов. Данные включены в книгу не только для того, чтобы дотошные читатели могли проверить приведенные в главе 11 результаты верификации модели автора. Главный мотив размещения данных — предоставить материал для испытания собственных моделей их создателям — читателям книги (опубликованные данные, например Г. Ф. Гаузе [Gause, 1934], А. И. Лоткой [Lotka, 1925], В. Вольтерра [Volterra, 1931], и в настоящее время модельеры регулярно используют для проверки своих формальных гипотез).

Перечислю основные представленные в книге результаты, чтобы читатель мог выбрать интересующие его в первую очередь аспекты исследования:

1) В области моделирования систем:

- Функторный метод сравнения математических структур (раздел 6.3.4). В соответствующем разделе теорема о достаточных условиях монотонности функтора — ядро всей работы.
- Обобщение понятия «количество элементов множества» на структурированные множества (разделы 6.3 и 15.1).
- Математическая формулировка теоретико-системного экстремального принципа как принципа экстремальной структуры для реального состояния системы (главы 7 и 17).
- Строгий метод расчета функционалов, соответствующих принципу экстремальной структуры, как инвариантов математических структур (раздел 6.4).
- Строгое количественное определение обобщенной энтропии и метод ее расчета для произвольных состояний систем вне каких-либо статистических и вероятностных предпосылок (раздел 7.2).
- Метод корректного учета в вариационных задачах многочисленных ресурсных ограничений, если известны запасы ресурсов, но не известно, какие из них будут потреблены полностью (раздел 8.4).
- Доказательство эквивалентности принципов максимума энтропии и минимума потребления, лимитирующих развитие системы ресурсов (раздел 9.5.2).

2) В области количественной экологии сообществ:

- Алгоритм расчета численностей групп организмов в сообществах как функций от количества доступных ресурсов среды (разделы 9.3, 10 и 12.2).
- Алгоритм расчета областей в пространстве ресурсов, в которых развитие ограничено произвольной совокупностью из полного набора потребляемых сообществом ресурсов (разделы 9.2 и 12.1).
- Алгоритм расчета количества потребляемых из среды нелимитирующих ресурсов (раздел 12.3).
- Алгоритм расчета парциальных потребностей организмов в ресурсах среды (раздел 12.4).
- Метод регулирования видового состава сообществ с помощью отношений в среде потребляемых ресурсов на основе расчета оптимальных для каждого вида отношений (разделы 9.4, 11.4.5 и 11.4.7).

- Парадоксальный метод дезэтрофирования «цветущих» водоемов, состоящий не в снижении, а в увеличении биогенной нагрузки на водоем (раздел 11.4.5).
- Метод подбора видов в сообществе для полной утилизации из среды многокомпонентной ресурсной нагрузки (раздел 12.5).
- Обоснование происхождения и классификации инструментов описания и измерения разнообразия групп организмов в сообществах — ранговых распределений и индексов разнообразия (разделы 12.7 и 12.8).

3) В области методологии моделирования систем:

- Обоснование роли теории категорий и функторов в формировании динамического видения мира (части 2 и 5).
- Формирование темпорологических концептов — конструкции «динамических множеств» и модели «вневременных» свойств систем (глава 16).
- Генерация «качественных» структур для моделирования систем (глава 14).
- Формулировка подходов к выводу, а не угадыванию законов изменчивости («уравнений движения») систем (главы 2, 3 и 17).
- Обобщение и развитие формализма Джейнса, задающего алгоритм моделирования широкого круга систем (глава 17).

Монография «Искусство и метод в моделировании систем» может оказаться полезной в образовательном процессе:

- В книге все результаты приведены с полными доказательствами и необходимыми предварительными сведениями.
- Книга содержит схемы и параметры экспериментов для воспроизведения их в экологических практикумах.
- Приведенные в книге первичные данные экспериментов и алгоритмы компьютерного моделирования процессов роста и потребления могут стать основой задач в практикумах по моделированию.
- Книга содержит обзоры литературы, задающие необходимый для вхождения в тему контекст исследования.

Я признателен за поддержку и дружбу коллективам кафедр общей экологии, гидробиологии и биофизики Биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова. Представленная работа прямо или косвенно содержит труд многих моих соавторов и коллег. Это — В. А. Абакумов, И. А. Акчурин, В. В. Алексеев, В. Л. Алексеев, В. И. Артохова, Н. Г. Булгаков, Г. П. Гаврилов, А. М. Гиляров, Г. А. Голицын, И. А. Гончаров, А. Г. Дмитриева, Д. Г. Замолотчиков, В. П. Иванов, И. А. Ильиных, W. Lampert, А. Б. Лебедь, П. А. Левич, Е. Г. Личман, Д. О. Логофет, Е. Д. Любимо-

ва, Л. Н. Любинская, Н. З. Мазитова, В. Н. Максимов, С. В. Мамихин, Е. В. Мелокумов, Е. С. Милько, М. Mupava, В. С. Никонова, В. А. Никулин, В. Н. Носов, Д. В. Осин, Р. И. Пименов, А. Л. Постнов, Н. В. Ревкова, С. Reynolds, Г. Ю. Ризниченко, Г. С. Розенберг, Ю. Э. Романовский, Е. Л. Ростовцева, С. А. Рошин, А. Б. Рубин, К. Ю. Рыбка, Т. В. Саломатина, Ю. Г. Симаков, Н. А. Смирнов, V. Smith, А. Ф. Сокольский, А. В. Соловьёв, Н. К. Струбалина, U. Sommer, M. Strashcraba, В. Д. Фёдоров, П. В. Фурсова, А. А. Худоян, А. А. Шаров, Н. А. Шидловская, Ю. А. Шрейдер. Без сотрудничества с ними книга не была бы написана. Я рад возможности сердечно поблагодарить их и судьбу, позволившую нам работать вместе.

Безусловное влияние на методологические позиции автора в области применения теории категорий оказали участники Рабочей группы конструктивных исследований по теоретической биологии, работавшей с 1974 года по 1984 годы на Биологическом факультете МГУ имени М. В. Ломоносова, а в области темпорологии — участники Российского междисциплинарного семинара по изучению времени, работающего в МГУ имени М. В. Ломоносова с 1984 года, сотрудники и посетители Веб-института исследований природы времени www.chronos.msu.ru. Общение с коллегами по Группе, Семинару и Институту не только стимулировало научную работу, но и придавало смысл всей научной жизни автора, за это — низкий поклон моим друзьям и коллегам.

Благотворную поддержку работам, вошедшим в книгу, оказали Российский фонд фундаментальных исследований (гранты №№ 96-04-48025а, 97-04-62131д, 98-01-10016г, 99-04-48338а, 00-06-85001г, 00-07-90211в, 02-04-48085а, 02-04-06044а, 03-07-90245а, 05-04-49238а, 05-06-80062а, 08-06-00073а, 08-04-00775а, 08-04-07014д, 11-06-00155а), Российский гуманитарный научный фонд (гранты №№ 00-03-00360а, 01-03-14002г, 03-03-00040а, 04-03-14056г, 06-03-00163а, 08-03-16009д, 11-03-00035а) и Правительство Москвы (гранты №№ 2004-3.1, 2005-1.1.88, 2005-3.5).

ЧАСТЬ 1

О МЕТОДОЛОГИИ МОДЕЛИРОВАНИЯ СИСТЕМ

Глава 2

ИНДУКТИВНЫЕ И ДЕДУКТИВНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ДИНАМИЧЕСКИХ ОПИСАНИЙ В ТЕОРИИ СИСТЕМ

2.1. Компоненты динамических теорий

Предмет науки — структура и изменчивость природных и антропных систем. Изменчивость предстает перед исследователями в двух своих ипостасях — 1) изменениях во времени и 2) разнообразии одновременно сосуществующих объектов. «Вневременное» разнообразие — предмет учений о классификации, типологии и систематике. Закономерности изменений во времени изучают динамические теории.

Динамическая теория любого фрагмента реальности обязательно включает ряд компонентов, разработка которых осознанно, а чаще неявно выступает этапами создания теории [Акчурун, 1974; Левич, 1996б].

О-компонент состоит в описании идеализированной структуры элементарного объекта теории.

S-компонент заключается в перечислении допустимых состояний объектов теории. Другими словами, о компоненте *S* говорят как о пространстве состояний исследуемой системы.

C-компонент фиксирует способы изменчивости объектов и исправляет чрезмерную идеализацию, связанную с выделением объектов, поскольку в мире нет объектов, а есть лишь процессы, абстракцию от которых составляют представления об объектах. *C-компонент* вводит в теорию процессы и изменчивость систем.

Вместо строгих дефиниций приведу примеры элементарных объектов и их изменчивости.

В классической механике элементарными объектами являются материальные точки вместе с их положениями и скоростями в физическом пространстве. Например, планеты Солнечной системы. Изменчивость задают траектории точек. Пространство состояний есть шестимерное фазовое пространство — произведение трехмерного евклидова пространства на трехмерное пространство скоростей.

В квантовой механике элементарные объекты — амплитуды вероятностей состояний микробъектов (например, энергетических состояний атома). Изменчи-

вость в пространстве состояний задается траекториями векторов в бесконечномерном гильбертовом пространстве.

В теории ядра элементарные объекты — нуклоны и некоторые другие элементарные частицы, обладающие специфическим набором квантовых чисел. Изменчивость — взаимные превращения частиц и излучений. Пространство состояний ограничено допустимыми согласно законам сохранения комбинациями квантовых чисел для совокупностей превращающихся частиц.

В эмбриологии роль элементарного объекта играет живая клетка, а роль изменчивости — процесс деления клеток. Пространство состояний описывают морфологические признаки архетипов зоологических систематик.

В экологии сообществ объект — популяция организмов. Изменчивость складывается из процессов рождения и гибели особей. Пространство состояний — набор всевозможных векторов (n_1, n_2, \dots, n_w) , где n_i — численность популяции вида i , входящего в сообщество. Набор ограничен доступными организмам ресурсами среды.

T-компонент теории состоит во введении способа измерения изменчивости, или часов и параметрического времени, в описание систем. Параметрическое время предлагается понимать как образ меняющихся объектов при отображении процесса изменчивости в линейной упорядоченное, обладающее метрикой (как правило, числовое) множество. Обычно изменчивость некоторого избранного объекта принимают за эталон и с ее помощью измеряют иные изменчивости. Часы и есть естественный объект, изменчивость которого служит эталоном и операциональным способом устройства нужного отображения.

Традиционные часы естествознания основаны на физических процессах — конструкциях с упругими или гравитационными маятниками; астрономических системах, фиксирующих вращение Земли вокруг оси или вокруг Солнца; цезиевых или иных источниках электромагнитных колебаний; интенсивно обсуждаемемся в последние годы пульсарном эталоне сверхстабильных периодов; радиоактивном распаде вещества.

Вот как А. А. Фридман [1965, с. 50–53] описывает появление физических часов: «Сопоставим каждой физической точке M пространства определенное основное движение и назовем часами данной точки M инструмент, показывающий длины дуг t , проходимых материальной точкой по траектории в основном движении... Величину t ... назовем физическим местным временем точки M . Рассмотрим прежде всего звездное время... За основное движение примем движение конца стрелки определенной длины, направленной из центра Земли на какую-либо звезду. Звездное время t_z будет длиной пути, описываемого концом указанной стрелки. Звездное время t_z будет одно и то же во всех точках пространства, это будет универсальное время. Рассмотрим теперь другое время, которое мы для краткости назовем гравитационным временем... Положим, что материальная точка падает в постоянном поле тяготения, и выберем это движение за основное; часы покажут длину пути t_f , пройденную этой точкой. Эта величина и будет гравитационным временем... по отношению к гравитационному времени звезды движутся неравномерно... Введем ... время маятниковое. Построим значительное количество одинаковых часов с маятником и примем за основное движение конец секундной стрелки часов с маятником, помещенным в этой точке. Путь, пройденный концом се-

кундной стрелки наших часов с маятником от некоторой начальной точки, обозначим t_m и назовем маятниковым временем... в отличие от универсальных звездного или гравитационного времен, маятниковое время будет местным и на разных широтах будет различным».

А вот как вводил время и его измерение И. Ньютон [1977, с. 95] почти за 300 лет до А. Фридмана: «...т. к. мы здесь привлекаем к рассмотрению время лишь в той мере, в которой оно выражается и измеряется равномерным местным движением, и т. к., кроме того, сравнивать друг с другом можно только величины одного рода, а также скорости, с которыми они возрастают или убывают, то я в нижеследующем рассматриваю не время как таковое, но предполагаю, что одна из предложенных величин, однородная с другими, возрастает благодаря равномерному течению, а все остальные отнесены к ней как ко времени. Поэтому по аналогии за этой величиной не без основания можно сохранить название времени. Таким образом, повсюду, где в дальнейшем встречается слово «время» (а я его очень часто употребляю ради ясности и отчетливости), под ним нужно понимать не время в его формальном значении, а только ту отличную от времени величину, посредством равномерного роста или течения которой выражается и измеряется время».

Параметризация изменчивости с помощью физических часов пронизывает почти все контролируемое сознанием человека бытие — науку, культуру, быт... Однако изменения, происходящие в мире, не сводятся к механическим перемещениям: существуют, например, химические превращения веществ, геологическая летопись Земли, развитие и гибель живых организмов и целых сообществ, нестационарность Вселенной, социогенез... Не правильнее ли признать, что часы, которые мы устанавливаем в системах отсчета, чтобы описать изменчивость природных объектов, могут быть различными? Можно ли при этом утверждать, что одни из этих часов, например, физические, — это «хорошие» часы, а непохожие на них часы — «плохие»?

Такая оценка была бы понятной, если бы относилась, например, к Галилею, пытавшемуся установить закономерность механического движения маятника — храмовой люстры, пользуясь «физиологическими часами» — ритмом собственного сердца.

Еще А. Пуанкаре подчеркивал [Poincare, 1898], что не существует способа измерения времени, который был бы более правильным, чем другой. Тот, который принимается, лишь более удобен. Сравнивая часы, мы не имеем права сказать, что одни из них идут хорошо, а другие плохо, мы можем только сказать, что предпочтение отдается показаниям одних из них. В нефизических областях естествознания все чаще возникает необходимость в часах, которые не должны быть синхронизированы с физическими эталонами, но оказываются более удобными и адекватными, чем последние, при описании нефизических форм движения.

В эмбриологии развитие различных организмов эффективно описывают с помощью единицы биологического времени, равной интервалу между одноименными фазами делений дробления [Детлаф, 1996]. Эта единица («детлаф») за-

висит от температуры и видоспецифична, поэтому закономерности развития, описываемые в детлафах, не обнаруживаются при использовании шкалы астрономического времени. Популяционное время в экологии [Абакумов, 1969], этнографии [Алексеев, 1975], генетике [Свирижев, Пасеков, 1982] удобно измерять количеством сменившихся поколений.

Хроностратиграфическая шкала геологического времени образована последовательностью горных пород со стандартизированными точками, выбранными в разрезах с максимально полными сохранившимися пограничными областями [Харленд и соавт., 1985]. Для стратиграфии, базирующейся на палеобиологической основе, длительности геологических эпох Земли могут быть измерены вертикальной толщиной слоев, в которых встречаются организмы ископаемых видов [Симаков, 1994].

В модели психологического времени [Головаха, Кроник, 1984] длительности промежутков между значимыми для личности событиями измеряют количеством межсобытийных связей.

П. В. Куракин и Г. Г. Малинецкий (2004) в своей теории «скрытого времени» предлагают измерять время квантово-механических систем нормированным количеством элементарных событий — поглощенных атомом фотонов, пришедших от фиксированного источника.

Главное, чем могут отличаться возможные типы часов, это равномерность их хода [Левич, 1996а]. Более строго — промежутки времени, оказывающиеся равными при измерении их одними часами, становятся неравными при использовании других часов. Таким образом, для возможности измерения изменчивости требуется соглашение о том, каким эталонным процессом следует измерять промежутки, принимаемые по договоренности за равные.

Необходимость подобного соглашения осознана естествоиспытателями: «*A priori* мы можем взять любое динамическое явление и использовать его развивающийся процесс, чтобы определить масштаб времени. Однако не существует равномерного естественного масштаба времени, т. к. мы не можем сказать, что имеем в виду под словом «равномерный» в отношении времени: мы не можем схватить текущую минуту и поставить рядом с ней последующую. Иногда говорят, что равномерный масштаб времени определяется периодическими явлениями. Однако разрешите задать вопрос: может ли кто-либо нам сказать, что два следующие друг за другом периода равны?» [Milne, 1948, с. 5].

В физике роль соглашения о равномерности играет первый закон Ньютона: равными принимают промежутки времени, за которые тело, не участвующее во взаимодействии с другими телами, проходит равные расстояния [Tomson, Tait, 1890].

L-компонент теории представляет собой формулировку закона изменчивости, выделяющую реальное обобщенное движение объектов в пространстве состояний из всех возможных движений (термин «обобщенное движение» употреблен как синоним изменчивости объектов).

В механике, теории поля такой закон чаще всего имеет вид «уравнений движения», которые являются постулатами теории, например, уравнения Ньютона для движений макрообъектов с небольшими скоростями и в несиловых полях или уравнения Шрёдингера в нерелятивистской квантовой механике, уравнения Мак-

светла, Эйнштейна, Дирака и т. д. Закон может быть сформулирован и не в виде уравнений, а, скажем, в форме экстремального принципа, например принципа минимального действия (реальна траектория, для которой интеграл по времени от разности кинетической и потенциальной энергий минимален). Формулировки закона изменчивости в виде уравнений движения и в виде экстремальных принципов равносильны. Для «вывода» функционалов, используемых в экстремальных принципах, нередко привлекают соображения, основанные на принципах инвариантности пространственно-временных или полевых переменных.

Если известен вид функционала действия исследуемой системы, то динамические уравнения, (например в квантовой механике) могут быть получены методом Р. Фейнмана [Feynman, Hibbs, 1965] с помощью интегрирования по траекториям. Принцип наименьшего действия оказывается частным случаем принципа Фейнмана.

Нетрадиционный способ получения законов изменчивости, в частности, и в форме уравнений движения Ньютона, Дирака, возникает в теории физических структур и бинарной геометрофизике [Кулаков, 1982; Владимиров, 1996]. Формально законы выглядят как требование равенства нулю специально сконструированного определителя Грама.

Закон изменчивости может возникать в результате постулирования принципов симметрии и необходимости подбора экстремизируемых функционалов, удовлетворяющих этим принципам. Так, например, поступают Л. Ландау и Е. Лившиц (1965), выводя лагранжиан свободного движения материальной точки $mv^2/2$ из принципов однородности и изотропии физического пространства.

Закон движения можно получить, используя условия дифференцируемости функций гиперкомплексного переменного (условий типа Коши – Римана), играющие роль уравнений первичного физического поля [Кассандров, 2009].

Для многих областей естествознания (в частности, в приводившихся примерах для теории атомного ядра, эмбриогенеза, экологии) формулировка законов изменчивости составляет цель построения теории. Эта цель недостижима без корректного решения классов проблем, составляющих разработку O -, C -, S - и T -компонентов теории. В методологии естествознания наименее разработаны C - и T -компоненты. Существует тесная взаимосвязь между выбором этих компонентов и способом получения L -компонента. По А. А. Шарову (1996), закон движения — это описание изменчивости исследуемого объекта с помощью изменчивости эталонных часов, поэтому от степени адекватности выбора часов исследуемым процессам может зависеть способность обнаружить закон изменчивости. Законы движения влияют на способы измерения времени в тех областях, где T - и L -компоненты теории согласованы [Время и современная физика, 1970], например: одновременность двух событий или порядок их следования, равенство двух длительностей должны определяться таким образом, чтобы формулировка естественных законов была бы настолько простой, насколько это возможно [Poincaré, 1898].

По-видимому, трудности получения уравнений движения во многих областях науки связаны как раз с несогласованностью физических спосо-

бов измерения времени с нефизической природой исследуемых закономерностей.

Наконец, *I-компонент* теории составляет набор интерпретирующих процедур. Во-первых, это процедура сопоставления формальным, как правило, математическим конструкциям теории абстрактных понятий предметной реальности, во-вторых — правила соотнесения предметных понятий с экспериментально измеряемыми величинами.

Так, аппарат квантовой механики в качестве формальных объектов работает с комплекснозначными волновыми функциями и действующими на них операторами. Переход к понятиям макрофизической реальности осуществляется постулируемыми правилами: квадрат волновой функции есть вероятность обнаружить микрочастицы в определенной точке пространства и времени, а собственное значение оператора есть количественное среднее значение соответствующей физической характеристики. Для наблюдения вероятностных распределений требуются, например, интерференционные эксперименты с прохождением частиц через препятствия. Энергетические характеристики атома определяются через расстояние между спектральными линиями в экспериментах по испусканию или поглощению излучения атомами.

I-компонент — обязательная составная часть теории. Именно интерпретирующие процедуры превращают формальную теоретическую схему в науку о реальности. Возможности развития *I-компонента* теории, особенно в части экспериментальных идентификаций, зависят не только, а порою не столько от достоинств теоретической схемы, сколько от «суммы технологий», достигнутой всей цивилизацией.

Гипотезе Демокрита об атомном строении вещества понадобились тысячелетия, чтобы превратиться в верифицированную теорию.

Накопленный опыт рентгеноструктурного анализа оказался необходимым, чтобы гипотеза о дискретном наследственном веществе почти через сто лет после возникновения оформилась в конструктивную модель ДНК.

Интерпретационные процедуры крайне неоднозначны. Разработка *I-компонента* часто оказывается наиболее трудным и самым уязвимым этапом создания работающей теории.

2.2. Структурные принципы наук

Поговорим подробнее о начальных этапах создания теории: выборе элементарных объектов и способов их изменчивости. Соответствующие компоненты теории получили название «структурных принципов» [Newell, Simon, 1987]. Приведу примеры структурных принципов:

- Атомистическое учение.
- Материальные точки в фазовом пространстве положений и скоростей в классической механике.
- Амплитуды вероятностей в бесконечномерном гильбертовом пространстве квантовой механики.

- Планетарная модель атома.
- Строение атомного ядра.
- Мир элементарных частиц и физических полей.
- Концепция физического вакуума.
- Гео- или гелиоцентрическая система ближнего космоса.
- Космология расширяющейся Вселенной.
- Параллельные Вселенные Эверетта.
- Клеточная теория организмов.
- Бактериальная природа инфекционных болезней.
- Дискретная природа биологической наследственности.
- Популяционная, трофическая и другие структуры экосистем и биосферы Земли.
- Тектоника плит в геологии. Оболочечная структура земных недр.
- Классовая теория общества.

Структурные принципы на многие годы определяют рамки, в которых функционируют целые науки. Структурные принципы представляют «само собой разумеющуюся», часто не осознаваемую альтернативной, неотрафлексированную, но обязательную часть любого знания, «впитанную с молоком образования». Статус самих принципов весьма различен — от строгих научных фактов до символов веры и явных заблуждений. Так, атомистической гипотезе Демокрита около 2400 лет, но еще около 100 лет назад не угасал драматический спор великих Л. Больцмана и Э. Маха о том, действительно ли атомы существуют. Около 100 лет понадобилось, чтобы гипотеза Г. Менделя о дискретных единицах генетического кода воплотилась в образе двойной спирали дезоксирибонуклеиновой кислоты. Но, как утверждает М. Ичас [1971, с. 23]: «Самым трудным в “проблеме кода” было понять, что код существует».

Предпосылками, которые приводят исследователя к формированию структурных принципов, могут быть эмпирические обобщения, фрагменты научных теорий, интуитивные озарения, заимствования из научных или вненаучных картин Мира, философские элементы мировоззрения, художественные образы и т. п. Структурные принципы — как правило, гипотезы или постулаты, а не логические выводы, поэтому не так важны приведшие к ним пути. Важен результат — близость к реальности непосредственных и отдаленных следствий нашей веры в существование самих принципов.

2.3. Уравнение движения: время создавать и время решать

В научных изысканиях присутствуют, по крайней мере, два рода деятельности, относящиеся к разработке различных групп перечисленных выше компонентов динамических теорий. Наиболее ярко это утверждение можно проиллюстрировать примером физики.

Обычная деятельность физика-теоретика состоит в поиске и интерпретации решений для известного набора фундаментальных уравнений. (Например, уравнения Гамильтона в классической механике, Максвелла — в электродинамике, Шрёдингера или Дирака — в квантовой механике, Эйнштейна — в общей теории гравитации, Больцмана — в статистической физике... Список можно продолжить, но он окажется не слишком длинным.)

Второй род деятельности — задачи по поиску или угадыванию самих фундаментальных уравнений. Решение таких задач с необходимостью включает анализ базовых компонентов теории: элементарных объектов, пространства их состояний, способов изменчивости и ее измерения.

Первым родом деятельности занимаются многие тысячи исследователей. Вторым — десятки, из которых единицы имен стали именами найденных уравнений.

Первый вид деятельности — ежедневная работа в науке многих поколений исследователей в течение сотен лет ее существования. Второй — короткие промежутки в несколько лет (или пусть — десятилетий) в периоды становления каждой из теорий.

При получившемся соотношении «человеко-лет» немудрено, что сложилось мнение, будто правильное занятие физикой — это умение хорошо решать известные уравнения и на основе решений точно рассчитывать наблюдаемые эффекты. Вопросы же о происхождении уравнений и о смысле базовых понятий, по выражению великого физика и позитивиста Л. Ландау, есть «филология».

Пользуясь производственной терминологией, можно сказать, что решение уравнений — методически оснащенное ремесло, хорошо развитая научная технология (требующая, однако, как и любая другая деятельность и таланта, и озарения, и везения). Создание же уравнений — ручная, штучная работа, граничащая с искусством правдоподобных рассуждений, полумпирических доводов и интуитивных предвидений.

Предшествующие решению уравнений компоненты научных теорий мельком, в качестве терминов упоминаются в процессе обучения исследователей (ярчайшие физические примеры: пространство, время, взаимодействие, масса...). Неявно подразумевается, что неопределяемые понятия и огромная база их эмпирических прообразов интуитивно известны адресатам учений и, более того, одинаковы для различных носителей знания. В такой установке лежат корни взаимного недопонимания исследователей, борьбы научных школ, трудностей как внутри-, так и междисциплинарного общения.

Заклучая главу, повторю, что задача поиска путей вывода (а не угадывания) законов изменчивости систем требует предварительного осмысления и разработки структурных принципов, порождающих наши исходные представления об объекте моделирования.

Глава 3

УРАВНЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ ИЛИ ЭКСТРЕМАЛЬНЫЙ ПРИНЦИП?

Существует не так много вариантов формального представления фундаментальных законов в теоретическом естествознании (см. раздел о компонентах динамических теорий в предыдущей главе). Самый распространенный из них — так называемые уравнения движения — постулат, изобретенный гением, имя которого становится именем фундаментального закона.

Другой распространенный вариант — формулирование экстремального принципа. Например, в физике известны принцип наименьшего времени распространения света П. Ферма, принцип наименьшего действия П. Мепертюи, принцип максимальной энтропии, принцип минимума производства энтропии... В биологии известны принцип наибольшей приспособленности Ч. Дарвина, принцип максимальной экспансии, более дюжины экстремальных экологических принципов (см. главу 5, приложение 2) и многие другие. Угадывание постулата-уравнения в теориях, основанных на экстремальных принципах, заменено угадыванием (т. е. тем же постулированием) функции или функционала, поиск экстремума которых методами вариационного исчисления приводит к описанию движения или развития исследуемой системы. Теории, построенные с помощью постулатов-уравнений или постулатов-функционалов, как правило, эквивалентны друг другу. А именно, вариационные методы позволяют для любого заданного функционала выписать уравнения движения в форме уравнений Эйлера – Лагранжа, а для любого уравнения движения можно подобрать функционал, для которого оно является уравнением Эйлера – Лагранжа.

Однако экстремальные принципы, на мой взгляд, обладают большей обобщающей и эвристической силой. Рассмотрим пример камня, брошенного под углом к горизонту. Почему он движется по параболе? Объясняя явление, можно указать на квадратичное уравнение равнопеременного движения. Само это уравнение представляет следствие второго закона Ньютона для тела, движущегося под действием постоянной силы. Возможно и более общее объяснение — через движение по геодезической линии, которая является решением уравнения Эйнштейна в общей теории относительности. И уравнение Ньютона, и уравнение Эйнштейна могут быть получены из принципа наименьшего действия. Однако уравнение равнопе-

ременного движения относится к узкому классу движений под действием постоянной силы; второй закон Ньютона описывает движения под действием произвольных сил в слабых полях и с невысокими скоростями; уравнение Эйнштейна уже не связаны и этими ограничениями, а принцип наименьшего действия применим ко всем формам механического, электромагнитного и ряда других движений.

О роли экстремальных принципов в истории физических теорий, возможно, нельзя сказать точнее, чем это сделал В. П. Визгин (2010): «С середины XIX в. аналитическая механика, прежде всего в форме уравнений Лагранжа или вариационных принципов стала применяться и при формулировке физических теорий. Особенно велика в этом отношении была роль Г. Гельмгольца, который с середины 1880-х гг. демонстрировал эффективность принципа наименьшего действия в теории теплоты и электродинамике [Гельмгольц, 1886]. При этом он допускал использование феноменологических лагранжианов, которые называл кинетическими потенциалами, не сводимых к разности кинетической и потенциальной энергий. В этом же направлении работали Р. Клаузиус, В. Томсон, Л. Больцман, Дж. Дж. Томсон, Дж. Лармор и другие физики конца XIX века, полагавшие, как правило, что аналитико-механические формулировки физических теорий приведут к сведению их к классической механике.

Однако вскоре выяснилось, что такие фундаментальные физические теории, как электродинамика, специальная теория относительности, релятивистская теория тяготения (или общая теория относительности), явно выходящие за рамки классической механики, также могут быть сформулированы на языке лагранжева или гамильтонова формализма. Пуанкаре в своей классической работе «О динамике электрона» (1905–1906) вывел уравнение Максвелла из принципа действия и доказал инвариантность его относительно преобразований Лоренца [Bracco, Provost, 2009]. М. Планк затем дал вариационную формулировку релятивистской механики и вскоре после этого провозгласил принцип наименьшего действия универсальным принципом теоретической физики [Планк, 1914].

Методы аналитической механики были важны и при разработке квантовой механики. После ее создания стала интенсивно разрабатываться квантовая теория поля, и оказалось, что все основные классические полевые уравнения (не только электродинамические и гравитационные) также имеют вариационную структуру, а значит, допускают аналитико-механическую формулировку на языке лагранжева и гамильтонова формализма. Несмотря на то что в 1950–1960-е гг. многие теоретики испытывали серьезные сомнения в эффективности и универсальности лагранж-гамильтоновского формализма, впоследствии эти сомнения рассеялись, особенно после триумфа локально-калибровочного подхода в физике элементарных частиц [Сао, 1997]. В результате и на рубеже XX и XXI веков лагранжианы

и гамильтонианы восстановили свою репутацию. И, наряду с «непостижимой эффективностью математики в естественных науках» (Вигнер), стало возможным говорить о *непостижимой эффективности аналитической механики в физике* [Визгин, 2001]. Каким образом и почему структуры, возросшие на бедной почве классической механики, оказались столь универсальными и эффективно применимыми в самых различных отраслях теоретической физики переднего края? Современные теоретики говорят о «магических лагранжианах» и о том, «как лагранжианы двигают современную теорию» [Пенроуз, 2007], о том, что «жизненный цикл физика-теоретика» начинается с лагранжиана [Борчердс, 2006] и т. д.».

Глава 4

КАТЕГОРИИ ВМЕСТО МНОЖЕСТВ

Уверенность в том, что «книга природы написана языком математики», выразил еще Галилей. С тех времен познание законов — устойчивых, повторяющихся, воспроизводимых связей в явлениях природы — как правило, сопряжено с определенными математическими структурами.

И уравнения движения, и экстремальные принципы — это инструменты теоретического естествознания. Единственный путь построения формальной теории, открытый для теоретика, состоит в подборе математической структуры, удачно описывающей интересующий исследователя фрагмент реальности. Например, эмпирическое пространство описывают трехмерным многообразием действительных чисел. Совокупность «точечных» событий мира можно описать четырехмерным многообразием Минковского с псевдоевклидовой метрикой или метрикой, учитывающей риманову кривизну. Совокупность состояний атома принято описывать векторами в бесконечномерном гильбертовом пространстве или — равносильным образом — полем бесконечных матриц. Экологическое сообщество удобно описывать множествами со структурой разбиений.

Да и сама математика, по словам Н. Бурбаки (1963), представляет собой переплетение нескольких математических структур — алгебраической, топологической и структуры порядка. Многовековой процесс математизации естественных наук показал и то, что каждая фундаментальная естественно-научная теория в своих основаниях связана с весьма специфическими разделами математики. Например, чтобы сформулировать законы механики, Ньютону пришлось создать дифференциальное и интегральное исчисления; теория поля неотделима от теории уравнений в частных производных и векторного анализа; статистическая физика — от теории вероятностей; теория относительности — от тензорного исчисления; квантовая механика — от теории бесконечномерных гильбертовых пространств.

В современной науке возникли предпосылки — идеи и разработки — для возврата к программе Эйлера («путем общих рассуждений найти ту величину, которую “экономит” природа, затем с помощью простой математической ловкости отыскать все нужные законы» — смотри главу 1). К концу XX столетия сформировалась область математического знания, позволяющая оперировать полными совокупностями одинаково структурированных множеств, а также устанавливать соответствия между класса-

ми структурированных объектов с различной аксиоматикой. Эта область — теория категорий и функторов [Букур, Деляну, 1972; Цаленко, Шульгейфер, 1974; Акчурин, 1974; Месарович, Тахикара, 1978; Левич, 1982; Голдблатт, 1983; Джонстон, 1986; Егоров и соавт., 1990; Lequizamon, 1993] — включает в себя и способы сравнения по «степени структурированности» различных состояний моделируемых систем [Левич, 1982]. Другими словами, на самом абстрактном уровне описания систем возникает конструктивная возможность рассчитывать количественные характеристики состояний и с их помощью выявлять экстремальные состояния системы [Левич, 1982; 2000; Levich, Solov'ov, 1999].

До самого недавнего времени наиболее общими рамками (явно сформулированными или неявно предполагавшимися) теоретического описания систем во всякой естественно-научной теории были рамки теории множеств — любой объект исследований должен принадлежать некоторому множеству. Это приносило до сих пор, скажем, в физике и химии положительные результаты, поскольку в таких областях становилась автоматически применимой вся основанная на теории множеств математика. Но насколько концептуальная база теории множеств достаточна для построения теории любых систем? Не окажется ли более соответствующей специфике «не точных» наук теория категорий и функторов, альтернативная теории множеств в плане построения оснований математики?

Если в теории множеств конструкция отображения, или функции, является производной и вспомогательной по отношению к самим множествам, то в теории категорий преобразование объектов (объекты — аналоги множеств) входят в аксиоматическое определение категории наравне с объектами. Более того, объекты оказываются частным, предельным случаем преобразований. Таким образом, при категорно-функторном описании систем акцент переносится с «застывших», «мертвых» состояний объектов на различные формы их движений и преобразований. Предметом исследования становятся не столько состояния систем, сколько совокупности способов их преобразований (постоянное обновление, смена, преобразование материального субстрата — существеннейшая черта большинства естественных и антропных систем).

Одними из первых в области приложения конструкций теории категорий к описанию и анализу естественных процессов и систем были работы школы математической биологии Н. Рашевского [Rashevsky, 1954]. В начале пятидесятых годов XX века в работах Н. Рашевского были заложены основы абстрактной биологии, существенно использующей средства теории категорий для математического моделирования биологических явлений и процессов. Концепции, введенные Н. Рашевским, получили дальнейшее развитие в работах Р. Розена, сформулировавшего принципы реляционной биологии. Р. Розен [Rosen, 1958] впервые применил теорию категорий с целью математического обоснования и унификации реляцион-

ной биологии и построил теорию представлений биологических систем в категориях. Абстрактный категорно-функторный подход к системному описанию биологических явлений и процессов развивался в последующие годы в нескольких направлениях различными исследователями в области математической биологии. В результате этих исследований были построены теория систем Р. Розена, описывающая существенные особенности, обусловленные взаимосвязью метаболических и генетических процессов в живой клетке; теория «молекулярных множеств» А. Бартоломея [Bartholomay, 1965]; теория организмических суперкатегорий А. Баяну [Baianu, 1970], реализующая на основе теории категорий потенциал концепции организмических множеств Н. Рашевского, и энергетическая теория абстрактных экосистем К. Легизамона [Lequizamón, 1993]. Ряд биологических проблем теории систем исследовал М. Арбиб [Arbib, 1966]. Формальный математический аппарат теории категорий и функторов был создан С. Эйленбергом и С. Маклейном [Eilenberg, Mac Lane, 1945] в процессе разработки алгебраических основ теории групп гомологий и когомологий, топологических комплексов, сопряженных пространств и других объектов математики. Впоследствии выяснилось, что теория категорий и функторов является универсальной формой математического познания в той его части, которая формулируется в терминах математических структур [Grothendieck, 1972].

Две уже упоминавшиеся особенности теоретико-категорного описания систем позволяют думать, что язык теории категорий более адекватен реальности, нежели язык теории множеств. Они заслуживают того, чтобы напомнить о них еще раз. Первая особенность — возможность оперировать сразу всей совокупностью одинаково структурированных множеств, что позволяет отождествить эту совокупность с пространством всех возможных состояний системы. Вторая особенность — та, что в категорию, наряду со структурированными объектами, равноправно и обязательно входят все допустимые их структурой способы изменения объектов, т. е. преобразования состояний системы. Это позволяет заменить теоретико-множественное идеализированное представление мира в виде «застывших» объектов на адекватное миру представление его процессами.

Итак, будем формально описывать систему категорией структурированных множеств. Категория представляет собой объединение двух классов — класса объектов и класса морфизмов. Класс объектов — это совокупность всех одинаково структурированных множеств. На языке теории систем объект — это состояние системы. Таким образом, класс объектов представляет пространство состояний системы. Представления об изменчивости системы на языке теории категорий формализованы как изменения базового множества при сохранении его структуры.

Глава 5

О МОДЕЛИРОВАНИИ В ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ

Цель моделирования в экологии сообществ я вижу в строгом количественном предсказании (расчете) численностей видов (или других групп организмов, образующих сообщество) как функций, аргументами которых являются факторы, определяющие жизнедеятельность организмов. Среди таких факторов одно из первых мест занимает обеспеченность особей ресурсами среды. Если указанные выше функции известны, то становится возможной постановка обратных задач — способов отыскания значений факторов среды и характеристик групп, обеспечивающих заданные их численности. Критерием адекватности расчетных схем может служить умение управлять структурой сообщества или, другими словами, умение поддерживать необходимые численности групп организмов, составляющих сообщество, изменяя значения аргументов функций, найденных при моделировании.

Любые подходы к моделированию в экологии сталкиваются с рядом трудностей, причина которых состоит в высокой сложности экологических систем. Одна из трудностей — «проклятие размерности» — большое количество групп организмов, требующих предсказания численностей. Вторая трудность связана с большим количеством факторов, от которых зависят численности. Живые организмы потребляют из окружающей среды десятки различных ресурсов, необходимых для их жизнедеятельности. Это и биогенные элементы, и микроэлементы, и энергия и т. п. При построении экологических моделей формально мы обязаны учесть влияние всех этих факторов. Однако строгий учет всех ресурсов при моделировании, например, системами дифференциальных уравнений невозможен из-за технических трудностей, поскольку модель в этом случае должна содержать слишком много компонент и параметров. Доступная же для анализа модель будет опираться на субъективный отбор «наиболее существенных», по мнению исследователя, ресурсов или на концепцию лимитирующих факторов. В практике применения принципов экологического лимитирования в подавляющем большинстве случаев используют две формулировки, составляющие предельные случаи реалистичных ситуаций: принцип минимума Либиха, когда лимитирующим фактором оказывается единственный фактор, и принцип совокупного действия Митчерлиха, утверждающий влияние на сообщество всех факторов среды. Методы обоснованного вы-

явления реального набора лимитирующих ресурсов в мировой практике моделирования, как правило, не оговорены.

Математическое моделирование биологических процессов — достаточно обширная область исследования и по выбору объектов моделирования, и по набору методов, и по спектру решаемых задач. Наиболее широко распространенными являются модели, основу которых составляют дифференциальные уравнения [Фурсова, Левич, 2002; см. приложение 1]. Альтернативой этому традиционному направлению исследований является применение экстремальных принципов [Фурсова и соавт., 2003; см. приложение 2].

Модели каждого из методов, безусловно, обладают своими достоинствами и недостатками [Фурсова, Левич, 2002]. Так, дифференциальные, или разностные, уравнения позволяют описывать динамику процессов в режиме реального времени, тогда как вариационные методы, как правило, предсказывают лишь конечное стационарное состояние сообщества. Но на пути имитаций с помощью уравнений возникают трудности как принципиального, так и технического характера. Принципиальная трудность состоит в том, что не существует систематических правил вывода самих уравнений. Процедуры их составления основываются на полуэмпирических закономерностях, правдоподобных рассуждениях, аналогиях и искусстве модельера. Технические трудности связаны с высокой размерностью задач по моделированию сообществ. Для существенно многовидовых сообществ, потребляющих многочисленные ресурсы, требуется подбор сотен коэффициентов и анализ систем из десятков уравнений. (Если изучают сообщество из w групп организмов, потребляющих m ресурсов, то соответствующая система дифференциальных уравнений должна содержать по крайней мере $w + mw + m$ уравнений с $2w + 4mw$ параметрами, требующими идентификации.) Обычные приемы снижения числа переменных — их агрегирование или учет только доминирующих групп организмов — непригодны во многих задачах экологии. С течением времени существенную роль начинают играть редкие и малочисленные виды, которые тем самым следует включать в число переменных на начальных этапах моделирования. Агрегация переменных может нивелировать возможность управления функционированием сообществ. При работе с системами из десятков и более дифференциальных уравнений оказывается, что проследить причинные связи (для отладки, исключения ошибок, интерпретаций) в системе уравнений так же сложно, как и в реальной экосистеме. В конце концов оказывается, что мы не можем узнать, чему обязаны полученными результатами: реальному положению вещей, ошибкам в исходных данных, недочетам алгоритма или еще чему-либо.

Модели, основанные на экстремальных принципах, как правило, преодолевают «проклятие размерности», но сохраняют произвол в выборе самих исходных принципов. Согласно экстремальным принципам в реальности осуществляются лишь некоторые состояния системы, а именно со-

стояния с экстремальным значением числовой функции (или функционала), называемой «целевой функцией», которая определяет развитие природной системы. Широкое применение экстремальные принципы получили в физике, механике, термодинамике, экономике, теории управления. В биологии вопрос о «целевой функции» стал более популярен с распространением эволюционного мышления в противовес статическому видению мира [Wilhelm, Brüggemann, 2000]. Упомяну [Фурсова, Левич, 2002; см. также приложение 2] следующие биологические экстремальные принципы: принцип минимума общего осмотического давления [Schuster, Heinrich, 1991]; принцип максимальной общей скорости биохимической реакции [Wilhelm et al., 1994]; принцип минимизации поверхностной энергии в развитии эмбриона [Goel et al., 1986]; принцип оптимальной конструкции [Розен, 1969]; принцип максимума жизненного репродуктивного успеха особи [Терехин, 2001; Teriokhin, 1998]; принцип максимальной биомассы потомства [Инсаров, 1975]; принцип выживания [Ханин, 1982]; принцип максимизации репродуктивных усилий [Zeide, 1991]; принцип максимальной неожиданности протекания эволюции [Евдокимов, 1999]; принцип максимального рассеяния энергии [Ulanowicz, Hannon, 1987; Schneider, Kay, 1994; Mauersberger, 1996]; принцип максимизации биомассы [Margalef, 1968]; принцип максимума устойчивости органического вещества [Whittaker, Woodwell, 1971]; принцип максимума Понтрягина в биоэкономической модели [Chaudhuri, 1986]; принцип стационарного состояния открытых систем [Приц, 1974]; принцип максимального разнообразия [Lurie et al., 1983]; принцип максимальной обобщенной энтропии [Левич, 1980]; принцип минимума потребления лимитирующего вещества [Паников, 1991]; принцип максимума мальтузианского параметра [Свирижев, 1991]; принцип максимума использованной энергии [Печуркин, 1982]; принцип максимального суммарного дыхания [Washida, 1995]. Предложен [Webb, 1995] вывод логистического уравнения роста популяции, основанный на требовании экстремальности функционала действия. Описаны [Свирижев, Логофет, 1978] экстремальные свойства сообщества с горизонтальной структурой. В основе так называемых моделей динамической структуры лежит максимизация скорости изменения общего потока энергии через систему, асценденции, эмергентности, эксергии, косвенных эффектов, индекса зрелости [Jørgensen, Mejer, 1982; Jørgensen et al., 1995; Patten, 1986; 1995; Pérez-España, Arreguin-Sánchez, 1999]. Использование термодинамики для решения проблем эволюции отражено в принципе наименьшей диссипации энергии и принципе наискорейшего спуска [Зотин, Зотин, 1999].

Столь широкий набор вариантов в формулировках экстремальных принципов говорит о неуниверсальности каждого из них. Поэтому проблема поиска экстремальных принципов, расчета соответствующих им функционалов и обоснования ограничивающих экстремум условий, актуальная для теории систем, сохраняется и в теоретической экологии.

ЧАСТЬ 2

ТЕОРИЯ КАТЕГОРИЙ И ФУНКТОРОВ КАК ЯЗЫК И АППАРАТ ТЕОРИИ СИСТЕМ

Глава 6

УПОРЯДОЧЕНИЕ СОСТОЯНИЙ СИСТЕМ

6.1. Множества, структуры

6.1.1. Основные конструкции

Неопределяемые понятия

МНОЖЕСТВО

Синонимы: совокупность, набор, семейство, ансамбль...

ЭЛЕМЕНТ

Синонимы: предмет, индивид...

Обозначения:

$a \in A$ (элемент a *принадлежит* множеству A);

$x \notin A$ (элемент x *не принадлежит* множеству A);

$A = \{a, b, c, d\}$ (множество A *состоит из элементов* a, b, c и d).

РАВЕНСТВО МНОЖЕСТВ

Предполагается, что для каждой двух пар элементов множества мы можем выяснить, совпадают они или нет.

О равенстве, или совпадении, множеств говорят, если каждый элемент одного множества является элементом другого и наоборот.

Обозначение: $A = B$ (множество A *совпадает* с множеством B).

УПОРЯДОЧЕННАЯ ПАРА

Обозначение: (a, b) .

Элемент a называют *первым*, а элемент b называют *вторым* элементом пары.

Понятия «**ЭЛЕМЕНТ**» и «**МНОЖЕСТВО**» относительны: элемент сам может быть множеством, содержащим индивиды, и множеством может оказаться элементом некоторой совокупности.

У читателя может естественно возникнуть вопрос: любые ли множества допустимы, т. е. существуют ли ограничения при составлении множеств из элементов? Можно указать в первом приближении два рода сомнений в справедливости так называемого наивного взгляда на теорию множеств, допускающего рассмотрение любых множеств. Первый род ограничений связан с интерпретацией множеств как «естественных систем». Если допустимо умозрительное рассмотрение «множества, состоящего из солнца, разума и апельсина» (пример, ставший уже классическим), то интуиция естествоиспытателей часто требует мотивированного обоснования системообразующего признака. Другие причины отказа от наивной теории — логические. Логически противоречивыми оказываются такие конструкции, как «множество всех множеств» или «множество M , которое состоит из всех множеств, не являющихся элементами самих себя» (во втором примере будет ли элементом описываемого множества само множество M ?). Один из способов избежать логических противоречий рассмотрен в разделе 6.1.6 об аксиоматике теории множеств.

Примеры.

1) $U = \{a, b, c\}$.

2) Созвездие, например:



3) Атом, состоящий из ядра и электронов, молекула — из атомов, физическое тело — из молекул.

4) Экологическое сообщество, включающее популяции различных биологических видов; популяция, состоящая из особей одного вида.

5) Пустое множество (обозначение — \emptyset).

6) Совокупность всех рыб в Мировом океане.

7) Множество решений уравнения Ферма.

8) Множество всех натуральных чисел $\mathbb{N} = \{1, 2, 3, 4, \dots\}$.

Подмножество

Определение. Множество A есть *подмножество* множества U , если любой элемент из множества A оказывается также элементом и множества U .

Обозначения и термины:

$A \subset U$ (множество A есть подмножество универсума U , или A включено в U , или U включает A);

$B \not\subset U$ (B не включено в U).

Примеры.

1) $U = \{a, b, c\}$, тогда $\{a, b\} \subset U$.

2) Для каждого A выполняется $\emptyset \subset A$, также для каждого A выполняется $A \subset A$. Подмножества \emptyset и A называют **несобственными подмножествами** множества A .

3) Равносторонние треугольники представляют собой подмножество множества равнобедренных треугольников.

4) Трофические уровни — подмножества популяций из сообщества, например: сообщество хищного зоопланктона представляет собой подмножество всего планктонного сообщества.

5) Множество положительных четных чисел есть подмножество множества натуральных чисел.

Замечание. Если в некотором контексте рассмотрены только подмножества некоторого множества U , то в этом контексте множество U может быть названо **универсумом**.

Булеан

Определение. *Булеаном*, или *множеством-степенью*, множества U называют совокупность всех подмножеств множества U .

Обозначение: $P(U)$ или 2^U .

Примеры.

1) $U = \{a, b, c\}$, тогда $2^U = \{\emptyset, \{a\}, \{b\}, \{c\}, \{a, b\}, \{a, c\}, \{b, c\}, \{a, b, c\}\}$.

2) U — студенческая группа, $P(U)$ — совокупность потенциальных студенческих компаний.

Произведение

Определение. Пусть заданы множества A и B . Совокупность всех упорядоченных пар (a, b) , где $a \in A$ и $b \in B$, называют **декартовым произведением** множеств A и B .

Обозначение: $A \times B$.

Замечания.

1) Произведение большего, чем два, количества сомножителей определяют аналогично. Например, произведение $A \times B \times C$ есть совокупность всех упорядоченных троек $\{(a, b, c) \mid a \in A, b \in B, c \in C\}$.

Обозначение: $A_1 \times A_2 \times \dots \times A_n = \prod_{k=1}^n A_k$.

2) $A \times B \neq B \times A$.

Примеры.

1) Пусть $A = \{a, b, c\}$ и $B = \{1, 2, 3, 4\}$. Тогда

$$A \times B = \left\{ \begin{array}{l} (a,1), (a,2), (a,3), (a,4) \\ (b,1), (b,2), (b,3), (b,4) \\ (c,1), (c,2), (c,3), (c,4) \end{array} \right\}.$$

Графическое изображение произведения $A \times B$ приведено на рис. 6.1.

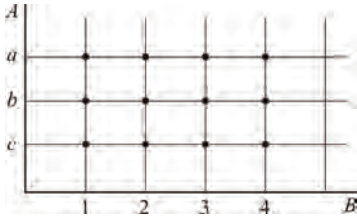


Рис.6.1. Декартово произведение множеств $A = \{a, b, c\}$ и $B = \{1, 2, 3, 4\}$. Элементы произведения $A \times B$ отмечены зачерненными кружками

2) Пусть \mathbb{R} обозначает множество всех действительных чисел. Тогда геометрическая плоскость может быть представлена как произведение $\mathbb{R}^2 = \mathbb{R} \times \mathbb{R}$, а трехмерное евклидово пространство есть произведение $\mathbb{R}^3 = \mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}$.

3) Пространство ресурсов экологического сообщества определяется как произведение $\prod_{k=1}^m L^k$, где m — число ресурсов среды, а L^k , $k = \overline{1, m}$ — множества значений ресурсов.

6.1.2. Соответствия**Определение и примеры**

Определение. *Соответствием* S из множества A в множество B называют произвольное подмножество произведения $A \times B$.

Обозначение: $S: A \rightarrow B$ или $A \xrightarrow{S} B$.

Примеры.

1) Пусть заданы множества $A = \{a, b, c\}$ и $B = \{1, 2, 3, 4\}$. Изображение соответствия $S: A \rightarrow B$ как подмножества произведения $A \times B$ приведено на рис. 6.2; изображение соответствия $S: A \rightarrow B$ с помощью стрелок приведено на рис. 6.3.

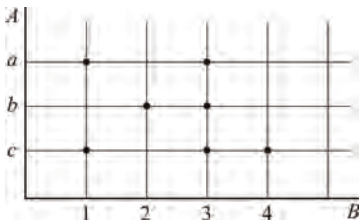


Рис. 6.2. Изображение соответствия $S: A \rightarrow B$ как подмножества произведения $A \times B$

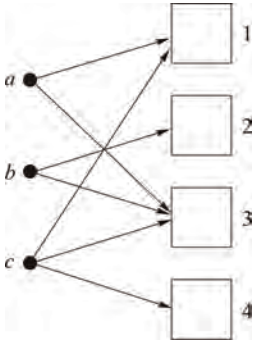
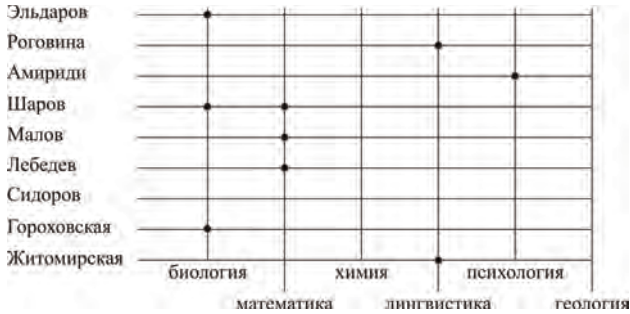


Рис. 6.3. Изображение соответствия $S: A \rightarrow B$ с помощью стрелок

2) \mathbb{N} — множество натуральных чисел, а $S \subset \mathbb{N} \times \mathbb{N}$ — множество $\{(1,2), (2,4), (3,6), \dots, (n, 2n), \dots\}$, т.е. $S: \{n\} \rightarrow \{2n\}$.

3) A — совокупность научных дисциплин, а B — список членов Рабочей группы исследований по теоретической биологии:



4) A — множество людей и $(a,b) \in S$ (где $a, b \in A$), если a и b — братья.

5) **Тождественное**, или **диагональное**, соответствие $\Delta \subset A \times A$ состоит из так называемых диагональных элементов произведения $A \times A$: $\Delta = \{(a,a), (b,b), (c,c), \dots\}$.

6) **Постоянное** соответствие $C \subset X \times Y$, где $C = \{(x, y_4) \mid x \in X\}$ (рис. 6.4).

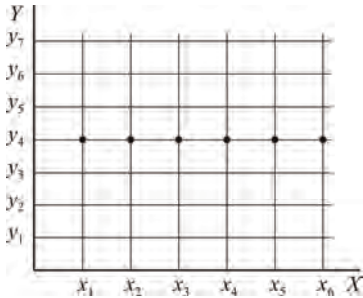


Рис. 6.4. Постоянное соответствие

Образы и прообразы

Определение 1. Пусть задано соответствие $S: A \rightarrow B$. Если $(a, b) \in S$ то элемент b называют **образом** элемента a по соответствию S , а элемент a — **прообразом** элемента b по соответствию S .

Обозначение: $b = s(a)$; $a = s^*(b)$.

Пример (см. рисунки 6.5 и 6.6):

$$1 = s(a), \quad a = s^*(1), \quad 3 = s(c), \quad a = s^*(3),$$

$$2 = s(b), \quad c = s^*(1), \quad 3 = s(a), \quad b = s^*(3),$$

$$3 = s(b), \quad b = s^*(2), \quad 1 = s(c), \quad c = s^*(3).$$

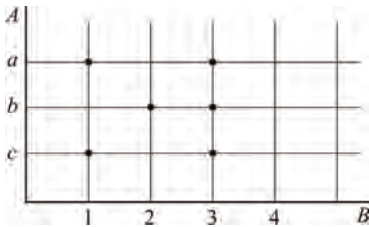


Рис. 6.5. Образы и прообразы по соответствию $S: A \rightarrow B$. Графическое изображение

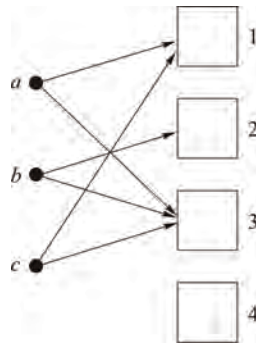


Рис. 6.6. Образы и прообразы по соответствию $S: A \rightarrow B$. Стрелки начинаются на прообразах и заканчиваются на образах

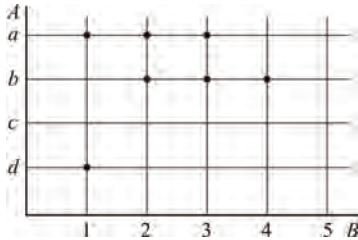
Определение 2. Совокупность всех образов элемента a по соответствию S называют **полным образом** $S(a)$ элемента a по соответствию S , аналогично вводится **полный прообраз** $S^*(b)$ по соответствию S элемента b .

Определение 3. Пусть задано соответствие $S: A \rightarrow B$, а также подмножества $X \subset A$ и $Y \subset B$. Совокупность $\{S(a) | a \in X\}$ всех образов всех элементов a из подмножества X называют **образом подмножества** X по соответствию S , а совокупность $\{S^*(b) | b \in Y\}$ всех прообразов всех элементов b из подмножества Y называют **прообразом подмножества** Y .

Обозначения: $S(X)$ и $S^*(Y)$.

Пример.

$A = \{a, b, c, d\}$; $B = \{1, 2, 3, 4, 5\}$; $X = \{a, b\} \subset A$; $\tilde{X} = \{b\} \subset A$; $Y = \{2, 3, 4\} \subset B$ (рис. 6.7).



$$S(X) = \{1, 2, 3, 4\},$$

$$S(\tilde{X}) = \{2, 3, 4\},$$

$$S^*(Y) = \{a, b\}.$$

Рис. 6.7. Образы и прообразы подмножеств

Определение 4. Пусть задано соответствие $S : A \rightarrow B$. Множество A называют *областью отправления* соответствия S , а множество B — *областью прибытия* соответствия S . Образ $Y = S(A)$ области отправления по соответствию S называют *областью изменения* соответствия S , а прообраз $X = S^*(B)$ области прибытия по соответствию S — *областью определения* соответствия S . Пример изображен на рис. 6.8.

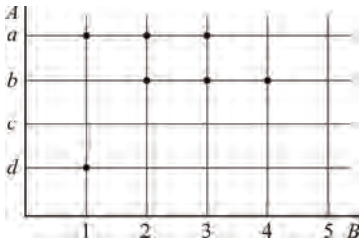


Рис. 6.8. Область определения $X = \{a, b, d\}$

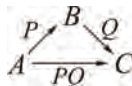
и область изменения $Y = \{1, 2, 3, 4\}$ соответствия $S : A \rightarrow B$

Толкование. Область определения — это совокупность тех элементов из A , которые встречаются в парах из $S : A \rightarrow B$. Область изменения — совокупность элементов из B , встречающихся в парах из S .

Композиция соответствий

Определение. Пусть заданы соответствия $P : A \rightarrow B$ и $Q : B \rightarrow C$. *Композицией* соответствий P и Q назовем соответствие PQ такое, что для элементов $a \in A$ и $c \in C$ выполняется утверждение: элемент $b \in B$ такой, что $((a, b) \in P$ и $(b, c) \in Q$) существует тогда и только тогда, когда $(a, c) \in PQ$.

Композицию PQ соответствий P и Q часто представляют в виде диаграммы



говоря при этом, что диаграмма коммутативна.

Толкование. Для любого элемента a из области определения соответствия P его образ по композиции PQ получается так: $(PQ)(a) = Q(P(a))$. Это означает, что для построения композиции $PQ: A \rightarrow C$ по заданным $P: A \rightarrow B$ и $Q: B \rightarrow C$ следует для каждой пары $(a,b) \in P$ перебрать все пары вида $(b,c_1), (b,c_2), (b,c_3), \dots$ из Q и образовать пары $(a,c_1), (a,c_2), (a,c_3), \dots$. Т. е. элемент $(a,b) \in P$ порождает в PQ элементы вида (a,c) , где c принадлежит множеству $Q(b)$, т. е. образу элемента b по соответствию Q .

Пример.

Соответствия P и Q изображены на рисунках 6.9 и 6.10.

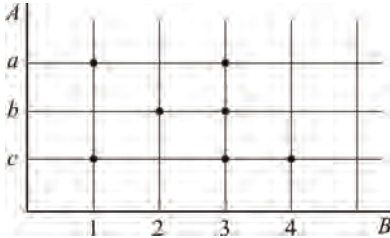


Рис. 6.9. Соответствие $P: A \rightarrow B$

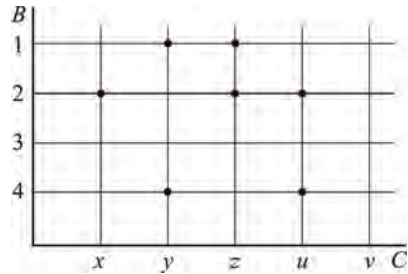


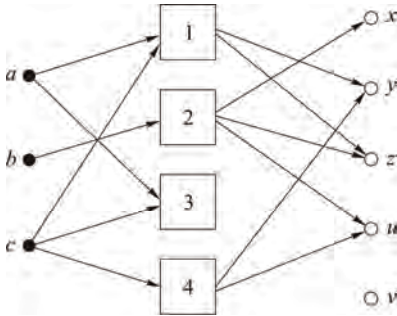
Рис. 6.10. Соответствие $Q: B \rightarrow C$

Для пары $(a,1)$ из соответствия P ищем в соответствии Q пары с первым элементом 1. Ими будут пары $(1,y)$ и $(1,z)$. Следовательно, пара $(a,1)$ вводит в композицию PQ пары (a,y) и (a,z) . Переходим к паре $(a,3)$ из соответствия P . В соответствии Q нет ни одного элемента, начинающегося с 3, поэтому в композиции PQ вклад от пары $(a,3)$ отсутствует. Для пары $(b,2)$ из соответствия P в соответствии Q существуют три пары с первым элементом 2: $(2,x)$, $(2,z)$ и $(2,u)$, откуда в композиции PQ появляются элементы (b,x) , (b,z) и (b,u) . Аналогичной процедуре подвергаются оставшиеся нерассмотренными в соответствии P пары $(c,1)$, $(c,3)$ и $(c,4)$, порождая в соответствии PQ пары (c,y) , (c,z) и (c,u) .

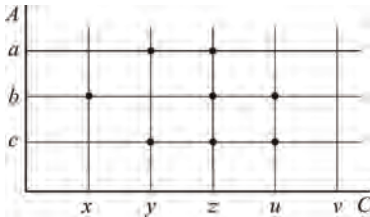
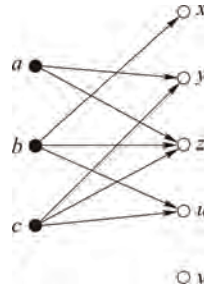
Описанный только что процесс поиска композиции соответствий иллюстрируют таблица 6.1 и рис. 6.11.

Таблица 6.1. Поиск композиции соответствий

P	Q	PQ
$(a,1)$	$(1,y),(1,z)$	$(a,y),(a,z)$
$(a,3)$	—	—
$(b,2)$	$(2,x),(2,z),(2,u)$	$(b,x),(b,z),(b,u)$
$(c,1)$	$(1,y),(1,z)$	$(c,y),(c,z)$
$(c,3)$	—	—
$(c,4)$	$(4,y),(4,u)$	$(c,y),(c,u)$

Рис. 6.11. Поиск композиции соответствий $A \xrightarrow{P} B \xrightarrow{Q} C$

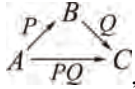
Результат композиции изображен на рисунках 6.12 и 6.13.

Рис. 6.12. Композиция $PQ: A \rightarrow C$ соответствий P и Q . Изображение в виде подмножества произведения $A \times C$ Рис. 6.13. Композиция $PQ: A \rightarrow C$ соответствий P и Q . Изображение с помощью стрелок

Замечания.

1) Композиция определена только для соответствий, для которых область прибытия первого из них совпадает с областью отправления второго.

2) В математической литературе распространены два способа обозначения композиции соответствий $P: A \rightarrow B$ и $Q: B \rightarrow C$. А именно: обозначение $PQ: A \rightarrow C$, принятое в настоящем тексте, и противоположное ему обозначение $QP: A \rightarrow C$. Выбор обозначения PQ удобен в диаграммах



где порядок «сомножителей» совпадает с порядком стрелок. Обозначение же QP удобно при необходимости записи аргументов соответствий: $QP(a) = Q(P(a))$. Такой порядок «сомножителей» совпадает с общепринятым способом записи аргументов в скобках справа от знака функции.

3) Пусть заданы соответствия $P: A \rightarrow A$ и $Q: A \rightarrow A$. В общем случае $PQ \neq QP$ (при $P \neq Q$).

ТЕОРЕМА об ассоциативности композиции соответствий. Пусть заданы соответствия $S_1: A \rightarrow B$, $S_2: B \rightarrow C$ и $S_3: C \rightarrow D$. Тогда $(S_1 S_2) S_3 = S_1 (S_2 S_3)$.

Доказательство. В теореме утверждается совпадение двух множеств: $(S_1 S_2) S_3$ и $S_1 (S_2 S_3)$. Таким образом, нам следует показать, что любой элемент из первого множества входит во второе и наоборот.

Обозначим $S_1 S_2 = P$ и $S_2 S_3 = Q$. Утверждение $(a, d) \in PS_3$: $A \xrightarrow{P} C \xrightarrow{S_3} D$ означает, что существует элемент $c \in C$ такой, что выполняется $((a, c) \in P$ и $(c, d) \in S_3)$. В свою очередь, $(a, c) \in P$ означает, что существует элемент $b \in B$ такой, что $((a, b) \in S_1$ и $(b, c) \in S_2)$. Но $((b, c) \in S_2$ и $(c, d) \in S_3)$ влечет $(b, d) \in Q = S_2 S_3$, также $((a, b) \in S_1$ и $(b, d) \in Q$ влечет $(a, d) \in S_1 Q$, т. е. оказалось, что $(a, d) \in PS_3$ влечет $(a, d) \in S_1 Q$; другими словами, все элементы из $(S_1 S_2) S_3$ являются и элементами из $S_1 (S_2 S_3)$.

Рассмотрим теперь произвольный элемент (\tilde{a}, \tilde{d}) из $S_1 Q$. Утверждение $(\tilde{a}, \tilde{d}) \in S_1 Q$: $A \xrightarrow{S_1} B \xrightarrow{Q} D$ означает, что существует элемент $\tilde{b} \in B$ такой, что $((\tilde{a}, \tilde{b}) \in S_1$ и $(\tilde{b}, \tilde{d}) \in Q)$. Следующий шаг: $(\tilde{b}, \tilde{d}) \in Q = S_2 S_3$: $B \xrightarrow{S_2} C \xrightarrow{S_3} D$ влечет существование $\tilde{c} \in C$ такого, что $((\tilde{b}, \tilde{c}) \in S_2$ и $(\tilde{c}, \tilde{d}) \in S_3)$. Существование $((\tilde{a}, \tilde{b}) \in S_1$ и $(\tilde{b}, \tilde{c}) \in S_2)$ влечет $(\tilde{a}, \tilde{c}) \in P = S_1 S_2$, и теперь уже $((\tilde{a}, \tilde{c}) \in P$ и $(\tilde{c}, \tilde{d}) \in S_3)$ влечет $(\tilde{a}, \tilde{d}) \in PS_3$, т. е. произвольный элемент из $S_1 (S_2 S_3)$ оказался элементом и $(S_1 S_2) S_3$, что завершает доказательство.

Сопряженное соответствие

Наряду с произведением $A \times B$ рассмотрим (отличное, вообще говоря, от него) произведение $B \times A$.

Определение 1. Пусть задано соответствие $S: A \rightarrow B$. **Сопряженным** ему соответствием $S^*: B \rightarrow A$ называют подмножество $S^* \subset B \times A$ такое, что $(a, b) \in S \Leftrightarrow (b, a) \in S^*$. Примеры см. на рисунках 6.14 и 6.15.

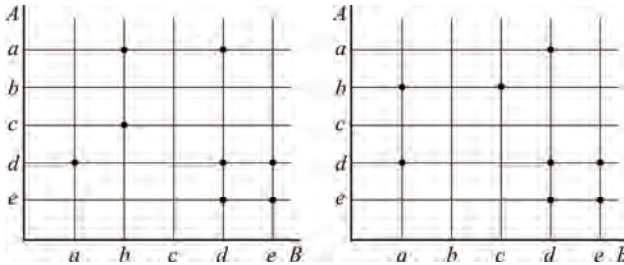


Рис. 6.14. Соответствие $S: A \rightarrow B$ (слева) и сопряженное ему соответствие $S^*: B \rightarrow A$ (справа)



Рис. 6.15. Соответствие S (слева) и сопряженное ему соответствие S^* (справа)

Толкование. Пусть задано соответствие $S: A \rightarrow B$. Прообразы по соответствию S являются образами по S^* и образы по S становятся прообразами по S^* . Допуская вольность речи, можно сказать, что в прямом и сопряженном соответствии образы и прообразы «меняются ролями», или S^* получается из S обращением стрелок.

Предложение 1. Пусть заданы соответствия $P: A \rightarrow B$ и $Q: B \rightarrow C$. Тогда $(PQ)^* = Q^*P^*$.

Доказательство. Рассмотрим произвольный элемент (c, a) соответствия $(PQ)^*: C \rightarrow A$. По определению сопряженного соответствия $(a, c) \in (PQ): A \rightarrow C$, что по определению композиции соответствий означает, что существует элемент $b \in B$ такой, что $((a, b) \in P$ и $(b, c) \in Q)$. Заметим, что $(a, b) \in P$ влечет $(b, a) \in P^*$ и $(b, c) \in Q$ влечет $(c, b) \in Q^*$.

Но $((c,b) \in Q^*$ и $(b,a) \in P^*$) влечет $(c,a) \in Q^*P^*$. Т. е. оказалось, что $(c,a) \in (PQ)^*$ влечет $(c,a) \in Q^*P^*$, а это означает, что все элементы множества $(PQ)^*$ входят в множество Q^*P^* . Аналогично доказывается включение $Q^*P^* \subset (PQ)^*$.

Замечание. Справедливость предложения 1 означает, что обращение стрелок в коммутативных треугольных диаграммах приводит к коммутативным же диаграммам.



Предложение 2. Пусть заданы соответствие $S : A \rightarrow B$ с областью определения $X \subset A$ и областью значений $Y \subset B$, сопряженное к нему соответствие $S^* : B \rightarrow A$, а также диагональные (тождественные) соответствия $\Delta_X : X \rightarrow X$ и $\Delta_Y : Y \rightarrow Y$. Тогда $SS^* \supset \Delta_X$ и $S^*S \supset \Delta_Y$.

Доказательство. Рассмотрим произвольный элемент $(a,b) \in S$. По определению сопряженного соответствия $(b,a) \in S^*$, и по определению композиции $((a,b) \in S$ и $(b,a) \in S^*)$ влечет $(a,a) \in SS^*$. Это означает, что диагональные элементы, соответствующие всем элементам из области определения S , действительно входят в SS^* . Второе утверждение доказывается аналогично.

Канонические свойства соответствий

Определение 1. Соответствие $S : A \rightarrow B$ называем *всюду определенным*, если любой элемент из области отправления A имеет непустой образ по S . Другими словами, для всюду определенного соответствия область определения совпадает с областью отправления (рис. 6.16).

Определение 2. Соответствие $S : A \rightarrow B$ называется *сюрьективным*, или соответствием из A на B , если любой элемент из области прибытия B имеет прообраз по S . Т. е. для сюрьективного соответствия область изменения совпадает с областью прибытия (рис. 6.17).

Определение 3. Соответствие $S : A \rightarrow B$ называем *функциональным*, если любой элемент из области отправления A или не имеет образов, или имеет единственный образ по S (рис. 6.18).

Определение 4. Соответствие $S : A \rightarrow B$ называем *инъективным*, если любой элемент из области прибытия B или не имеет прообразов, или имеет единственный прообраз по S (рис. 6.19).



Рис. 6.16. Всюду определенное соответствие. Стрелки выходят из всех элементов области отправления

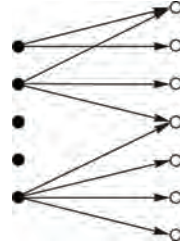


Рис. 6.17. Сюръективное соответствие. Стрелки приходят во все элементы области прибытия

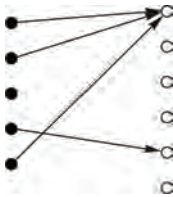


Рис. 6.18. Функциональное соответствие. Из любого элемента области отправления выходит не более чем одна стрелка

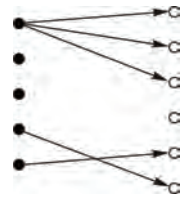


Рис. 6.19. Инъективное соответствие. В каждый из элементов области прибытия приходит не более чем одна стрелка

Замечание. Свойство функциональности соответствия S нередко удобно формулировать как « $(S(a) = b_1$ и $S(a) = b_2)$ влечет $b_1 = b_2$ », а свойство инъективности как « $(S^*(b) = a_1$ и $S^*(b) = a_2)$ влечет $a_1 = a_2$ ».

Предложение 1. Соответствие, сопряженное ко всюду определенному, является сюръективным. Соответствие, сопряженное к сюръективному, всюду определено.

Доказательство. Утверждения следуют из того факта, что для сопряженного отображения область отправления — это область прибытия прямого соответствия, а область прибытия сопряженного есть область отправления прямого.

Аналогично обосновывается и следующее предложение.

Предложение 2. Соответствие, сопряженное к функциональному соответствию, является инъективным. Соответствие, сопряженное инъективному соответствию, является функциональным.

Замечание. Предложения 1 и 2 демонстрируют так называемую двойственность некоторых понятий, связанных с соответствиями. Двойственны понятия, переходящие друг в друга при переходе от соответствия

к его сопряженному (или на диаграммах — при обращении стрелок). Так, двойственны понятия области отправления и прибытия, области определения и области изменения, прообраза и образа, а по предложениям 1 и 2 — всюду определенности и сюръективности, функциональности и инъективности соответствий. Нередко при доказательствах используют принцип двойственности. Он состоит в том, что утверждение, получающееся заменой соответствий на сопряженные, а конструкций — на двойственные им, имеет ту же истинность, что и исходное.

Предложение 3. Пусть заданы соответствие $S : A \rightarrow B$, его область определения $X \subset A$ и диагональное соответствие $\Delta_X : X \rightarrow X$. Если S инъективно, то $SS^* = \Delta_X$.

Доказательство. По предложению 2 предыдущего раздела о сопряженных соответствиях соответствие SS^* включает диагональ Δ_X . Так что осталось показать, что в SS^* не могут входить диагональные члены вида (\tilde{a}, \tilde{a}) , где $\tilde{a} \in A$, но \tilde{a} не входит в область определения X , а также не входят недиагональные члены (a, \tilde{a}) , где $a \in A$, $\tilde{a} \in A$ и $a \neq \tilde{a}$.

Пусть $(\tilde{a}, \tilde{a}) \in SS^*$, тогда по определению композиции существует $b \in B$ такое, что, в частности, существует $(\tilde{a}, b) \in S$. Это противоречит утверждению, что \tilde{a} не входит в область определения соответствия S .

Пусть пара $(a, \tilde{a}) \in SS^*$. Это означает, что существует элемент $b \in B$ такой, что существует пара $(a, b) \in S$ и существует пара $(b, \tilde{a}) \in S^*$. Но $(b, \tilde{a}) \in S^*$ влечет $(\tilde{a}, b) \in S$. Оказалось, что $S^*(b) = a$ и $S^*(b) = \tilde{a}$, т. е. что элемент $b \in B$ имеет не менее двух различных прообразов по S , что противоречит инъективности S .

Следствие. В силу принципа двойственности предложение 3 влечет справедливость двойственного утверждения: для функционального соответствия S выполняется соотношение $S^*S = \Delta_Y$.

Отображения

Определение 1. Всяду определенные и функциональные соответствия называются *отображениями*, или *функциями*.

Толкование. Раскрывая понятия всюду определенности и функциональности, получаем определение функции как соответствия, по которому каждый элемент области отправления имеет образ и этот образ единственный. Вспоминая определение соответствия, видим, что функция — это совокупность пар $\{(a, b)\}$, где $a \in A$, $b \in B$, выбранных из $A \times B$ так, чтобы выполнялись условия всюду определенности и функциональности.

Замечания.

1) Различные элементы из области отправления A отображения f могут иметь один и тот же образ:



Т. е. для функции прообразы элементов из области изменения не обязаны быть единственными. Кроме того, прообразов по функции может не быть вовсе.

2) Исторически понятие функции, видимо, предшествовало понятию соответствия. Поэтому, например, функциональные, но не всюду определенные соответствия иногда называют **частичными функциями**, а не функциональные всюду определенные соответствия — **многозначными функциями**.

Примеры.

1) Пусть x элемент множества действительных чисел. $f(x) = x^2$ — отображение.

2) A — множество людей, \mathbb{R} — множество действительных чисел. $G: A \rightarrow \mathbb{R}$ сопоставляет человеку его рост в метрах.

3)

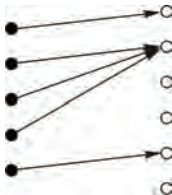


Рис. 6.20. Отображение. Стрелки выходят из всех элементов области отправления, причем из каждого элемента выходит в точности по одной стрелке

4)



Рис. 6.21. Функция $f = \{(a, 3), (b, 1), (c, 4), (d, 1)\}$

Определение 2. Пусть задано множество X и его подмножество Z . **Каноническим вложением** называется функция, сопоставляющая каждому элементу из Z этот же элемент в X (рис. 6.22).

Определение 3. **Тождественным отображением** множества A в себя называют функцию, сопоставляющую каждому элементу из A этот же самый элемент (диагональное соответствие $\Delta: A \rightarrow A$).

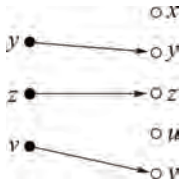


Рис. 6.22. Пример канонического вложения

Определение 4. Всюду определенное, функциональное и сюръективное соответствие носит название *сюръективного отображения*, «*отображения на*», или *сюръекции* (рис. 6.23).

Определение 5. Всюду определенное, функциональное и инъективное соответствие называют *инъективным отображением*, «*отображением в*», или *инъекцией* (рис. 6.24).

Определение 6. Всюду определенное, функциональное, сюръективное и инъективное соответствие называется *биективным отображением*, *биекцией*, *взаимно однозначной функцией*, или *взаимно однозначным соответствием* (рис. 6.25).

Примеры.

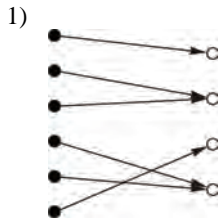


Рис. 6.23. Сюръекция

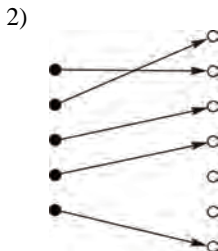


Рис. 6.24. Инъекция

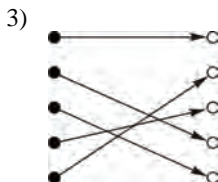


Рис. 6.25. Биекция

- 4) Каноническое вложение — инъекция.
- 5) Тожественное отображение — биекция.

Завершим определения схемой (рис. 6.26), резюмирующей канонические свойства соответствий. Заметим, что, естественно, существуют как соответствия, не обладающие ни одним из канонических свойств, так и функции, не являющиеся ни инъекцией, ни сюръекцией.

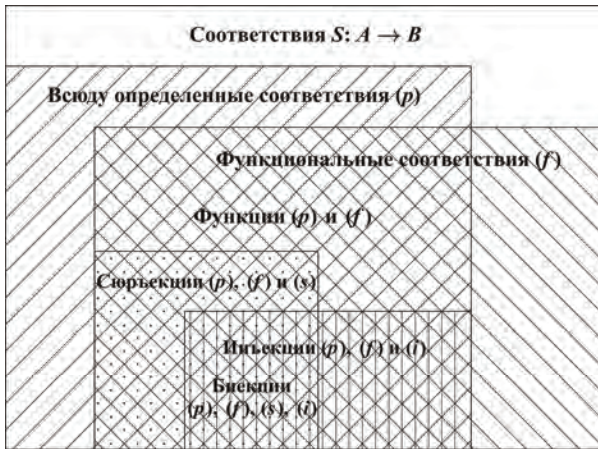


Рис. 6.26. Канонические свойства соответствий. Обозначения: (p) — любое $a \in A$ имеет образ; (f) — образ единственный; (s) — любое $b \in B$ имеет прообраз; (i) — прообраз единственный

Определение 7. Пусть заданы соответствие $S : A \rightarrow B$ и тождественные отображения $\Delta_A : A \rightarrow A$ и $\Delta_B : B \rightarrow B$. Соответствие $S^{-1} : B \rightarrow A$ такое, что $SS^{-1} = \Delta_A$ и $S^{-1}S = \Delta_B$ называют соответствием, **обратным** к S .

Предложение 1. Если существует соответствие S^{-1} , обратное к соответствию S , то оно сопряжено с S .

Доказательство. Рассмотрим элемент $(a, b) \in S$. Возможны два варианта:

- 1) в соответствии S^{-1} существует пара с элементом b ;
- 2) в соответствии S^{-1} пары с элементом b не существует.

Второй вариант противоречит условию $S^{-1}S = \Delta_B$, поскольку отсутствие пары вида $(b, c) \in S^{-1}$ влечет отсутствие пары (b, b) в композиции $S^{-1}S$. Таким образом, пара вида $(b, c) \in S^{-1}$ существует, но тогда в компо-

зиции SS^{-1} будет пара (a, c) . Но $SS^{-1} = \Delta_A$ влечет $(a, c) \equiv (a, a)$. Итак, получили, что $(a, b) \in S$ влечет существование $(b, a) \in S^{-1}$. Аналогично доказывается, что $(b, a) \in S^{-1}$ влечет существование $(a, b) \in S$.

Предложение 2. Если соответствие S имеет обратное, то соответствие S — биекция.

Доказательство.

1) Всюду определенность. Согласно определению 5 выполняется $SS^{-1} = \Delta_A$. Тогда для любого элемента $a \in A$ пара $(a, a) \in SS^{-1}$, а значит, существует элемент $b \in B$ такой, что $(a, b) \in S$.

2) Сюръективность. Поскольку $SS^{-1} = \Delta_B$, то для любого элемента $b \in B$ существует элемент $a \in A$ такой, что $(a, b) \in S$.

3) Функциональность. Пусть существуют элементы $a \in A$ и $b_1, b_2 \in B$ такие, что $(a, b_1) \in S$ и $(a, b_2) \in S$. Тогда $SS^{-1}(b_1) = b_2$, но $(b_1, b_2) \in \Delta_B$, только если $b_1 = b_2$.

4) Инъективность. Пусть существуют элементы $a_1, a_2 \in A$ и $b \in B$ такие, что $(a_1, b) \in S$ и $(a_2, b) \in S$. Тогда $SS^{-1}(a_1) = a_2$, но $(a_1, a_2) \in \Delta_A$, только если $a_1 = a_2$.

Предложение 3. Чтобы соответствие f^* , сопряженное к функции f , было функцией, необходимо, чтобы функция f была биекцией. При этом сопряженное соответствие f^* обратно к функции f .

Доказательство. Пусть соответствие f^* — функция, т. е. всюду определено и функционально. В силу двойственности это означает, что функция f сюръективна и инъективна, т. е. является биекцией. Утверждение $f^* = f^{-1}$ для биекции f очевидно.

ТЕОРЕМА о «сокращении множителей» при композиции.

1) Для любых функций f и g из множества B в множество C импликация $uf = ug \Rightarrow f = g$ справедлива тогда и только тогда, когда $u: A \rightarrow B$ — сюръекция.

2) Для любых функций f и g из множества A в множество B соотношение $fu = gu \Rightarrow f = g$ справедливо тогда и только тогда, когда $u: B \rightarrow C$ — инъекция.

Доказательство. Имеется в виду, что множество C содержит более одного элемента.

1) *Необходимость.* Пусть u — не сюръекция, т. е. существует $b \in B$, для которого нет прообраза по u . Рассмотрим функции $f: B \rightarrow C$ и $g: B \rightarrow C$, которые совпадают на всех элементах из B , кроме b , и не

совпадают на элементе b . Таким образом, $f \neq g$. Но тем не менее $uf = ug$. Сказанное можно пояснить графически (рис. 6.27).

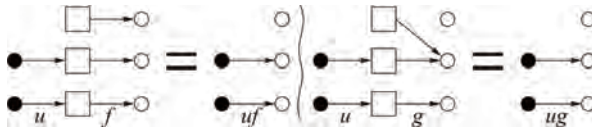


Рис. 6.27. Иллюстрация необходимости утверждения (1) теоремы о «сокращении множителей»

Достаточность. Пусть для некоторых f и g выполняется $uf = ug$, u — сюръекция, но $f \neq g$. Это означает, что существует $b \in B$ такое, что $f(b) \neq g(b)$. Рассмотрим $a = u^*(b)$. Такой элемент a существует, поскольку u — сюръекция. Для этого a выполняется $(uf)(a) = f(u(a)) = f(b)$ и $(ug)(a) = g(u(a)) = g(b)$, т. е. $(uf)(a) \neq (ug)(a)$ и, следовательно, $uf \neq ug$ (рис. 6.28).

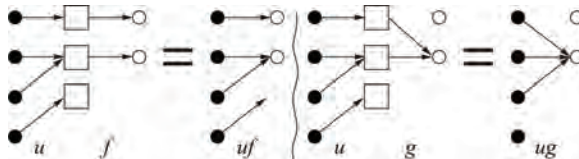


Рис. 6.28. Иллюстрация достаточности утверждения (1) теоремы о «сокращении множителей»

2) *Необходимость.* Пусть для любых функций f и g выполнено $fu = gu \Rightarrow f = g$, но u — не инъекция, т. е. существуют $b_1, b_2 \in B$ и $b_1 \neq b_2$ такие, что $u(b_1) = u(b_2)$. Зададим на $A \times B$ функции f и g . Причем $f^*(b_1) = a_1$, и $f^*(b_2) = a_2$, и $g^*(b_1) = a_2$, и $g^*(b_2) = a_1$, а на всех элементах из A , кроме a_1 и a_2 , функции f и g совпадают. Тогда $fu = gu$, но $f \neq g$ (рис. 6.29).



Рис. 6.29. Иллюстрация необходимости утверждения (2) теоремы о «сокращении множителей»

Достаточность. Пусть существуют f и g такие, что $fu = gu$, u — инъекция, но $f \neq g$. Утверждение, что $f \neq g$ означает, что существует элемент $a \in A$ такой, что $f(a) = b_1 \neq g(a) = b_2$. Рассмотрим $u(b_1)$ и $u(b_2)$. Из инъективности u следует: $u(b_1) \neq u(b_2)$, но тогда $(fu)(a) = u(f(a)) = u(b_1) \neq u(b_2) = u(g(a)) = (gu)(a)$.

Характеристические функции множеств

Определение 1. Пусть заданы множества A и B . Совокупность всех соответствий с определенными свойствами из A в B называют **множеством-степенью**, или просто **степенью из соответствий** с этими свойствами, множеств A и B .

Обозначения: $H(A, B)$ — множество-степень, в которое входят соответствия из A в B . Степень из отображений из A в B обозначают через B^A . Степень из произвольных соответствий, будучи множеством всех подмножеств произведения $A \times B$, может быть обозначена и как $2^{A \times B}$.

Примеры.

1) $A = B = \{a, b\}$. Степень $H(A, B)$ из соответствий есть следующее множество:

$$\left\{ \emptyset, \{(a, a)\}, \{(a, b)\}, \{(b, a)\}, \{(b, b)\}, \{(a, a), (a, b)\}, \{(a, a), (b, a)\}, \{(a, a), (b, b)\}, \{(a, b), (b, a)\}, \{(a, b), (b, b)\}, \{(b, a), (b, b)\}, \{(a, a), (a, b), (b, a)\}, \{(a, a), (a, b), (b, b)\}, \{(a, a), (b, a), (b, b)\}, \{(a, b), (b, a), (b, b)\}, \{(a, a), (a, b), (b, a), (b, b)\} \right\}.$$

2) Степень из отображений есть множество

$$B^A = \{ \{(a, a), (b, a)\}, \{(a, a), (b, b)\}, \{(a, b), (b, a)\}, \{(a, b), (b, b)\} \}.$$

3) $A = \{a, b, c\}; B = \{0, 1\}$.

$$B^A = \left\{ \begin{pmatrix} a0 \\ b0 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a1 \\ b0 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a0 \\ b1 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a0 \\ b0 \\ c1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a1 \\ b1 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a1 \\ b0 \\ c1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a0 \\ b1 \\ c1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a1 \\ b1 \\ c1 \end{pmatrix} \right\}.$$

4) $H(A, B)$ из сюръекций есть множество

$$\left\{ \begin{pmatrix} a1 \\ b0 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a0 \\ b1 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a0 \\ b0 \\ c1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a1 \\ b1 \\ c0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a1 \\ b0 \\ c1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a0 \\ b1 \\ c1 \end{pmatrix} \right\}.$$

Определение 2. Пусть заданы совокупности — универсум U и пространство истинности $I = \{0, 1\}$. Отображение $\varphi_A : U \rightarrow I$ называют **харак-**

характеристической функцией подмножества $A \subset U$, если для элемента $a \in U$ выполняется $\varphi_A(a) = \begin{cases} 0, a \notin A \\ 1, a \in A \end{cases}$.

Примеры.

1) $U = \{a, b, c\}; A \subset U$. Характеристические функции подмножеств универсума U сведены в табл. 6.2.

2)

Таблица 6.2. Характеристические функции подмножеств универсума $U = \{a, b, c\}$

A	\emptyset	$\{a\}$	$\{b\}$	$\{c\}$	$\{a, b\}$	$\{a, c\}$	$\{b, c\}$	$\{a, b, c\}$
$\varphi_A(a)$	0	1	0	0	1	1	0	1
$\varphi_A(b)$	0	0	1	0	1	0	1	1
$\varphi_A(c)$	0	0	0	1	0	1	1	1

2) $U = \mathbb{N}$ есть множество натуральных чисел. Тогда характеристические функции подмножеств из множества \mathbb{N} можно рассматривать как двоичную запись действительных чисел из отрезка $[0, 1]$.

3) Характеристические функции таксономической классификации (рис. 6.30):

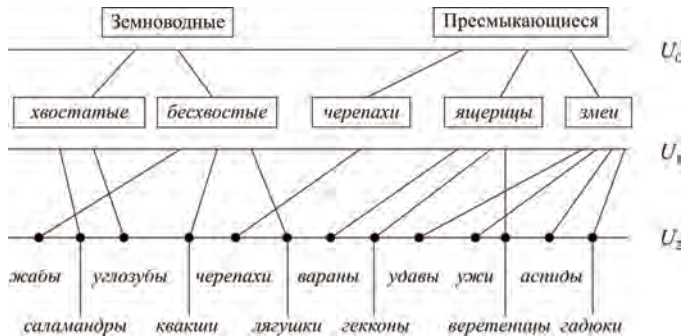


Рис. 6.30. Фрагмент таксономической классификации

а) $U = U_1, A \in U_2 \subset 2^{U_1}$;

A	Земноводные	Пресмыкающиеся
φ_A	11000	00111

$$\text{б) } U = U_0, A \in U_1 \subset 2^{U_0}.$$

A	Хвостатые	Бесхвостые	Черепahi	Ящерицы	Змеи
φ_A	011000000000	100101000000	000010000000	0000001100100	0000000011011

ТЕОРЕМА об эквивалентности описаний множеств как подмножеств универсума и с помощью характеристических функций. Пусть заданы универсум U , булеан универсума $P(U) = 2^U$ и пространство истинности $I = \{0,1\}$. Существует биекция из булеана $P(U)$ в I^U .

Доказательство. Каждому $A \in P(U)$ сопоставим его характеристическую функцию $\varphi_A \in I^U$.

1) Каждое $A \in P(U)$ имеет образ в I^U . Это следует из существования операционального способа построения характеристической функции, данного в предыдущем определении.

2) Этот образ единственен. Допустим противное, т. е. что существуют $A \in P(U)$ и $\varphi_A, \tilde{\varphi}_A$, причем $\varphi_A(a) \neq \tilde{\varphi}_A(a)$ для некоторого a . Но по определению характеристических функций последнее неравенство следует интерпретировать так, что $a \in A$ и одновременно $a \notin A$, т. е. получено противоречие.

3) Каждое $\varphi_A \in I^U$ имеет прообраз. Прообраз A элемента φ_A состоит из тех элементов универсума, которые по φ_A имеют в I образом единицу.

4) Этот прообраз единственный. Предположим противное, т. е. что существуют A_1 и A_2 такие, что $A_1 \neq A_2$, но $\varphi_{A_1} = \varphi_{A_2}$. Последнее равенство означает, что если $a \in A_1$, то $a \in A_2$, и также $a \notin A_1$ влечет $a \notin A_2$. Таким образом, A_1 и A_2 состоят из одних и тех же элементов универсума и $A_1 = A_2$.

Оказалось, что соответствие $A \rightarrow \varphi_A$ обладает всеми необходимыми для биективности свойствами.

6.1.3. Отношения

В этом разделе будет дано определение *бинарного отношения* как подмножества произведения множества на само себя. Читателю может броситься в глаза сходство *отношений* с *соответствиями*, которые вводились как подмножества произведений отличающихся (в общем случае) сомножителей. Но совпадение или несовпадение сомножителей базового произведения вовсе не существенно в различии отношений и соответствий. Без всякого труда и отношения могут быть обобщены на подмножества произведений несовпадающих множеств. Часто термины «отношение» и «соответствие» употребляются как синонимы. Различные же употребления

этих терминов обусловлено теми свойствами соответствий (или, если угодно, отношений), которые в данном контексте интересуют исследователя. Если важны свойства подмножеств произведений, описанные в разделе о канонических свойствах, — функциональность, сюръективность и др., — то об этих подмножествах говорят как о соответствиях. Говоря же об отношениях, имеют в виду другие свойства, которые условно можно назвать свойствами симметрии подмножеств произведений. Эти свойства и будут проанализированы в настоящем разделе.

Рекомендую книгу Ю. А. Шрейдера (1971) как дополнительный источник сведений о математических отношениях.

Канонические свойства отношений

Определение 1. *Бинарным отношением* R на множестве A называют подмножество произведения $A \times A$.

Примеры.

1) Пусть задано множество $A = \{a, b, c, d\}$. Отношение R изображено на рис. 6.31.



Рис. 6.31. Пример бинарного отношения на множестве $A = \{a, b, c, d\}$

2) На рис. 6.32 продемонстрировано отношение $a \geq b$ на множестве $A = \{2, 5, 4, 1, 3\}$.

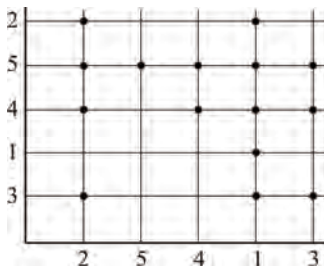


Рис. 6.32. Отношение $a \geq b$ на множестве $A = \{2, 5, 4, 1, 3\}$

3) Пусть множество A — ограниченный набор слов. Отношение R «иметь одинаковое количество букв» продемонстрировано на рис. 6.33.

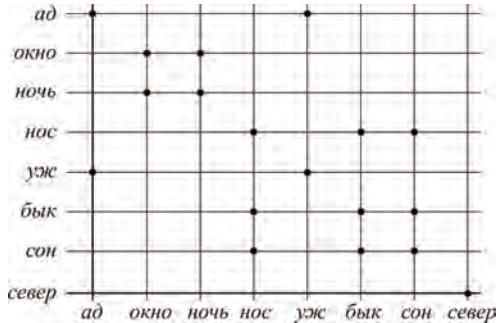


Рис. 6.33. Отношение «иметь одинаковое количество букв» на множестве слов

4) A — множество присутствующих на лекции студентов. R — «иметь похожий цвет глаз».

5) A — множество участников шахматного турнира. Отношение R таково, что $(a, b) \in R$ означает «игрок a выиграл у игрока b ».

6) **Диагональное**, или **тождественное**, отношение Δ_A на множестве A характеризуется следующим: из $(a, b) \in \Delta_A$ следует $a = b$ и для всех $a \in A$ выполняется соотношение $(a, a) \in \Delta_A$.

7) Пустое отношение: $R \in \{\emptyset\}$.

8) Полное отношение: $R = A \times A$.

Замечание.

Поскольку бинарное отношение есть частный случай соответствия, то для отношений применимы все конструкции, определенные для соответствий. В частности, *сопряженное отношение* R^* и *композиция отношений*.

Определение 2. Отношение $R \subset A \times A$ называется **рефлексивным**, если для любого $a \in A$ выполняется условие $(a, a) \in R$. Другими словами, R рефлексивно, если $\Delta_A \subset R$.

Примеры.

1) Примеры 2, 3, 4, 6 и 8 к предыдущему определению демонстрируют рефлексивные отношения.

2) Отношение «быть братом» на множестве людей не рефлексивно.

Определение 3. Отношение $R \subset A \times A$ называется **симметричным**, если из $(a, b) \in R$ следует, что $(b, a) \in R$.

Примеры.

1) Пусть задано множество $A = \{a, b, c, d, e, f\}$. Рис 6.34 демонстрирует симметричное отношение на множестве A .

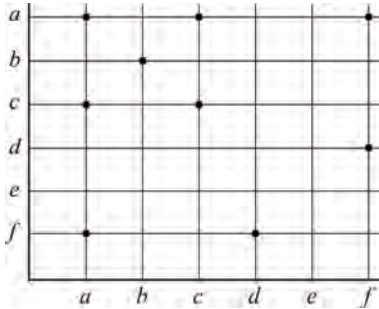


Рис. 6.34. Пример симметричного отношения

2) Примеры 3, 4, 6 и 8 к определению 1 демонстрируют симметричные отношения.

3) A — множество действительных чисел. R_ε таково, что $(a, b) \in R_\varepsilon$, если $|a - b| < \varepsilon$.

4) Отношение «быть братом» на множестве людей не симметрично, поскольку некоторые из имеющих братьев — сестры.

Предложение 1. Отношение R симметрично тогда и только тогда, когда $R = R^*$.

Доказательство.

1) *Достаточность.* Пусть $(a, b) \in R$. Из симметричности R следует, что $(b, a) \in R$, откуда $(a, b) \in R^*$. Пусть $(\tilde{a}, \tilde{b}) \in R^*$, тогда $(\tilde{b}, \tilde{a}) \in R$, и из симметричности R вытекает, что $(\tilde{a}, \tilde{b}) \in R$, т. е. $R = R^*$.

2) *Необходимость.* Имеем $R = R^*$. Пусть $(a, b) \in R$, но из определения сопряженного соответствия вытекает, что если $(b, a) \in R^*$, то $(b, a) \in R$, т. е. R симметрично.

Определение 4. *Асимметричным* называется соотношение $R \subset A^2$ такое, что $(a, b) \in R$ влечет $(b, a) \notin R$. Пример приведен на рис. 6.35.

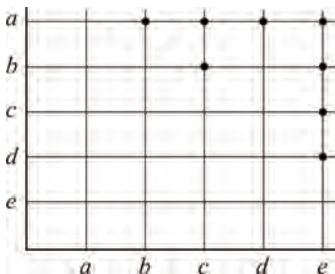


Рис. 6.35. Асимметричное отношение

Определение 5. *Антисимметричным* называется отношение $R \subset A^2$, для которого справедливо, что из условий $(a,b) \in R$ и $(b,a) \in R$ следует $a = b$. Пример приведен на рис. 6.36.

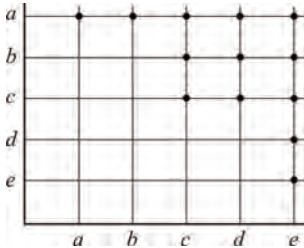


Рис. 6.36. Антисимметричное отношение

Определение 6. Отношение $R \subset A^2$ называется *транзитивным*, если из того, что $((a,b) \in R$ и $(b,c) \in R)$, следует, что $(a,c) \in R$.

Примеры.

1) Пусть задано множество $A = \{a, b, c, d, e, f\}$. На рис. 6.37 приведен пример транзитивного отношения на множестве A .

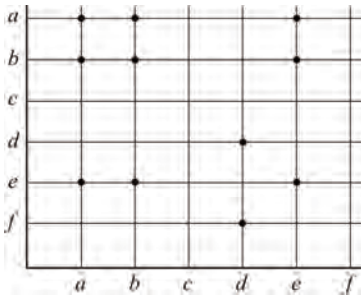


Рис. 6.37. Транзитивное отношение

2) Введем отношение R на множестве действительных чисел следующим образом: $(x,y) \in R$, если $x - y > 0$. Легко видеть, что отношение R транзитивно.

3) Примеры 2, 3, 4 к определению 1 демонстрируют транзитивные отношения.

Предложение 2. Отношение R транзитивно тогда и только тогда, когда $RR \subset R$, а если R рефлексивно, то транзитивность R равносильна равенству $RR = R$.

Доказательство.

1) *Необходимость.* Отношение R транзитивно. Пусть $R \subset A \times A$. Соотношение $(a,c) \in RR$ влечет существование элемента $b \in A$ такого, что

$(a,b) \in R$ и $(b,c) \in R$, отсюда и из транзитивности R следует, что $(a,c) \in R$.

Пусть $(a,c) \in R$. Возможны два варианта:

а) существует элемент $b \in A$ такой, что $(a,b) \in R$ и $(b,c) \in R$;

б) не существует такого элемента b .

В случае (а) $(a,c) \in RR$, а в случае (б) пара (a,c) не входит в RR , поэтому в отношении R могут оказаться элементы, не входящие в RR . Если же R рефлексивно, то, наряду с (a,c) , в R входит и (c,c) и тогда $(a,c) \in RR$.

2) *Достаточность.* Дано $RR \subset R$. Рассмотрим элементы (a,b) и (b,c) из R . По определению композиции (a,c) входит в RR , а по условию и в R , следовательно, R транзитивно. Второе утверждение очевидно, поскольку $RR = R$ есть частный случай включения $RR \subset R$.

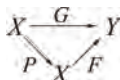
Порядок

Определение 1. Рефлексивное и транзитивное отношение P на множестве A называется *отношением предпорядка* на множестве A .

Примеры.

1) Пусть спортсмены из федерации A проводят ряд соревнований. Будем считать, что спортсмен a сильнее спортсмена b , если в части соревнований a показал результаты не худшие, чем b . Отношение для спортсменов «быть сильнее» — предпорядок на A . Действительно, каждый спортсмен показывает результат не худший, чем свой собственный, т. е. отношение P рефлексивно. Если спортсмен a в части соревнований показал результаты не хуже, чем спортсмен b , а b в той же части соревнований — не хуже, чем спортсмен c , то, очевидно, результаты спортсмена a в каких-то соревнованиях не хуже, чем у спортсмена c , и отношение P транзитивно. Заметим, что если $(a,b) \in P$, то пара (b,a) может как входить в отношение P (в части соревнований результаты спортсмена a превосходили результаты спортсмена b , а в части — уступали им), так и не входить в отношение P (спортсмен a победил спортсмена b во всех соревнованиях). Таким образом, отношение предпорядка может быть как не симметричным ($(a,b) \in P$ не влечет $(b,a) \in P$), так и не асимметричным ($(a,b) \in P$ не влечет $(b,a) \notin P$).

2) Пусть A — множество всех отображений из множества X в множество Y , т. е. степень из функций Y^X . Определим на множестве A отношение P следующим образом: $(F,G) \in P$, если существует функция $p \in X^X$ такая, что $pF = G$. В этом случае говорят, что диаграмма



коммутативна. Отношение P рефлексивно, поскольку $F = \Delta_x F$. Отношение P транзитивно, поскольку соотношение $(F, G) \in P$ влечет существование функции p такой, что $pF = G$; соотношение $(G, H) \in P$ влечет существование функции q такой, что $qG = H$, но тогда $(F, H) \in P$, поскольку $qG = q(pF) = (qp)F = H$, т. е. существует функция t такая, что $tF = H$ и $t = qp$. Заметим, что и в этом примере может оказаться, что при $(F, G) \in P$ как $(G, F) \in P$, так и $(G, F) \notin P$.

Определение 2. Рефлексивное, транзитивное и антисимметричное отношение P на множестве A называется **порядком** на A .

Примеры.

1) \mathbb{R} — множество действительных чисел. Пусть $(x, y) \in P$, если $x - y \geq 0$. Тогда отношение P — порядок.

2) \mathbb{N} — множество натуральных чисел. Введем порядок P на множестве \mathbb{N} следующим образом: $(m, n) \in P$, если число n делится на число m . Так, $(2, 8) \in P, (2, 9) \notin P, (7, 98) \in P$ и т. д.

3) Пусть множество A есть булеан универсума U . Для множеств $X, Y \subset U$ выполняется $(X, Y) \in P$, если $X \subset Y$. Таким образом, включение подмножеств есть отношение порядка на булеане.

Замечания.

1) Часто, если пара (a, b) принадлежит порядку P , говорят, что «элемент a больше элемента b » и что «элементы a и b сравнимы», и обозначают $a >_p b$.

2) В множестве с отношением порядка некоторые элементы могут быть не сравнимыми. Так, в примере 3 с универсумом $U = \{a, b, c\}$ $\{a, c\} \subset \{a, b, c\}$, $\{a, b\} \subset \{a, b, c\}$, но пары $\{a, b\}$ и $\{a, c\}$ не сравнимы. А в примере 1 для любых двух чисел можно утверждать, что либо $a - b \geq 0$, либо $b - a \geq 0$, т. е. либо пара (a, b) , либо пара (b, a) входит в отношение порядка P .

Иногда рефлексивное, транзитивное и антисимметричное отношение, имея в виду отмеченный только что факт, называют **частичным порядком**.

Определение 3. Отношение порядка $P \subset A^2$ называют **линейным порядком**, если для всех элементов $a, b \in A$ выполняется одно из условий: либо $(a, b) \in P$, либо $(b, a) \in P$. Другими словами, порядок линейен, если любые элементы из множества A сравнимы.

Определение 4. Пусть задана степень из функций из множества A в множество B , а также порядок P на множестве B . **Распространением**

порядка P на множество-степень B^A назовем отношение $\rho \subset B^A \times B^A$, если для $(f, g) \in \rho$ выполняется условие: для всех элементов $a \in A$, оказывается, что $(f(a), g(a)) \in P$.

Предложение 1. Распространение ρ порядка P на множество-степень B^A есть порядок.

Доказательство.

1) Рассмотрим элемент $(f, f) \in B^A \times B^A$. Для каждого элемента $a \in A$ выполнено условие $(f(a), f(a)) = (b, b)$, где элемент $b \in B$ таков, что $b = f(a)$. Но $(b, b) \in P$, следовательно, $(f, f) \in \rho$.

2) Теперь обратимся к паре элементов произведения (f, g) и (g, h) . Для каждого элемента $a \in A$ выполнено условие $(f(a), g(a)) = (b_1, b_2) \in P$, также выполняется соотношение $(g(a), h(a)) = (b_2, b_3) \in P$, но тогда и $(b_1, b_3) \in P$. И так как $(b_1, b_3) = (f(a), h(a))$, то и $(f, h) \in \rho$.

3) Рассмотрим элементы (f, g) и (g, f) . Для каждого элемента $a \in A$ выполнены условия $(f(a), g(a)) = (b_1, b_2)$ и $(g(a), f(a)) = (b_2, b_1)$. Пусть $(f, g) \in \rho$ и $(g, f) \in \rho$, но тогда $(b_1, b_2) \in P$ и $(b_2, b_1) \in P$, и из антисимметричности порядка P следует $b_1 = b_2$. Откуда и $f = g$, что означает антисимметричность отношения ρ . (Здесь оказалось важным, что требование, составляющее определение распространения ρ , выполняется обязательно для всех элементов множества A).

Примеры.

1) A есть универсум U , B — пространство истинности $I = \{0, 1\}$. Тогда B^A есть множество характеристических функций подмножеств из U . Пусть в пространстве истинности I задан порядок, изображенный на рис. 6.38:

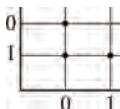


Рис. 6.38. Порядок в пространстве истинности $I = \{0, 1\}$

т. е. $0 \geq 0$; $1 \geq 0$; $1 = 1$. Тогда и на множестве I^U оказывается определенным порядок между характеристическими функциями: $\varphi_x \leq \varphi_y$, если в функции φ_y на местах, где в функции φ_x стоят единицы, также стоят единицы, а на местах, где в функции φ_x стоят нули, в функции φ_y могут быть как нули, так и единицы.

2) Пусть A и B — множества действительных чисел, а B^A — совокупность функций. На рис. 6.39 приведена иллюстрация упорядочения этих функций.

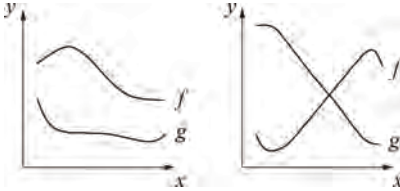


Рис. 6.39. $f \geq g$ (слева); функции f и g не сравнимы (справа)

Предложение 2. Пусть заданы универсум U , булеан универсума $P(U)$, пространство истинности $I = \{0,1\}$ с порядком $P = \{(0,0), (1,0), (1,1)\}$ и степень из характеристических функций I^U с порядком ρ — распространением порядка P . В этом случае $X \subset Y$ тогда и только тогда, когда $\varphi_X \leq \varphi_Y$. (Здесь $X, Y \subset U$ и $\varphi_X, \varphi_Y \in I^U$.)

Доказательство.

1) *Необходимость.* Пусть $X \subset Y$. Это значит, что для всех элементов $x \in X$ выполнено условие $x \in Y$, а для элементов $x \notin Y$ выполняется $x \notin X$. Тогда

для $a \in X$ выполняется $\varphi_X(a) = 1, \varphi_Y(a) = 1$;

для $a \in Y$ и $a \notin X$ выполняется $\varphi_X(a) = 0, \varphi_Y(a) = 1$;

для $a \notin Y$ выполняется $\varphi_X(a) = 0, \varphi_Y(a) = 0$,

т. е. для всех $a \in U$ выполняется условие $\varphi_X \leq \varphi_Y$.

2) *Достаточность.* Пусть $\varphi_X \leq \varphi_Y$, т. е. для всех элементов $a \in U$ выполняется условие $\varphi_X(a) \leq \varphi_Y(a)$. Могут быть следующие варианты для некоторого элемента b :

а) если $\varphi_X(b) = \varphi_Y(b) = 0$, то $b \notin X$ и $b \notin Y$;

б) если $\varphi_X(b) = 0 < 1 = \varphi_Y(b)$, то $b \notin X$ и $b \in Y$;

в) если $\varphi_X(b) = \varphi_Y(b) = 1$, то $b \in X$ и $b \in Y$.

Видим, что если $b \in X$, то $b \in Y$, т. е. $X \subset Y$.

Толерантность

Определение 1. Рефлексивное и симметричное отношение T на множестве A называют *отношением толерантности* на A .

Примеры.

1) Множество A есть булеан $P(U)$ универсума U . Подмножества X и Y входят в толерантность T , если они имеют общие элементы.

2) Пусть A — множество людей. Отношение T — «быть похожими».

3) Пример из книги «Равенство, сходство, порядок» [Шрейдер, 1971]: A — это множество слов из четырех букв, допустимы имена нари-

пательные в именительном падеже. Слова считаются толерантными, если отличаются (и в сорте букв, и в их порядке) не более чем на одну букву. Важным свойством отношений толерантности является необязательность их транзитивности. Два элемента, сходные (толерантные) с третьим, могут оказаться не сходными (не толерантными) между собой. Так, насколько «далеки» друг от друга «муха» и «слон» из множества A , но и для них существует толерантный переход: муха-мура-тура-тара-кара-каре-кафе-кафр-каюр-каюк-крюк-крок-срок-сток-стон-слон.

4) Пусть задано всюду определенное соответствие $S: A \rightarrow B$. Отношение $T \subset A \times A$ определяется следующим образом: $(a, b) \in T$, если a и b имеют общие образы по соответствию S .

Определение 2. На множестве A задана толерантность T . Подмножество $K \subset A$ называют **классом толерантности** T , если $(a \in K$ и $b \in K)$ влечет $(a, b) \in T$; другими словами, класс толерантности состоит из толерантных между собой элементов.

Примеры.

1) $A = \{\{1, 2, 3\}, \{1, 2\}, \{1, 3\}, \{2, 3\}, \{1\}, \{2\}, \{3\}, \{\emptyset\}\}$. Толерантны множества, пересечение которых не пусто. Например:

$$K_1 = \{\{1, 2, 3\}, \{1, 2\}, \{1, 3\}, \{1\}\}; K_2 = \{\{1, 2, 3\}, \{1, 2\}, \{2, 3\}, \{2\}\}.$$

2) A — множество слов из примера 3 к определению 1. Слова из множества $K = \{\text{муха}, \text{мура}, \text{муза}, \text{мука}\}$ толерантны.

Определение 3. Пусть задано множество A . Говорят, что совокупность $\{K_i\}$ классов $K_i \subset A$ образует **покрытие** множества A , если любой элемент из A входит хотя бы в один класс из совокупности $\{K_i\}$.

Предложение 1.

1) Совокупность классов произвольной толерантности на множестве A образует покрытие A .

2) Для любого покрытия множества A существует толерантность на A , для которой классы покрытия являются классами толерантности.

Доказательство.

1) Любой элемент из A толерантен сам себе. Это — следствие рефлексивности отношения толерантности. Так что для произвольного элемента $a \in A$ имеем: или a входит в некоторый класс K вместе с другими элементами, или a образует свой собственный класс $K = \{a\}$.

2) Пусть задано покрытие $\{K_i\}$ множества A . Введем отношение T на A следующим образом: $(a, b) \in T$, если существует класс K_i такой, что $a \in K_i$ и $b \in K_i$. Покажем, что отношение T — толерантность. Поскольку любой элемент $a \in A$ входит хотя бы в один из классов K_i , то отношение

T — рефлексивно. Так как элементы в классах K_i никак не упорядочены, то из условий ($a \in K_i$ и $b \in K_i$) следует, что $(a, b) \in T$ и $(b, a) \in T$, т. е. отношение T симметрично.

Замечание.

Толерантность не обязана быть транзитивным отношением. Поэтому классы толерантности (как и классы соответствующего покрытия) могут иметь общие элементы.

Предложение 2. Пусть задано всюду определенное соответствие $S: A \rightarrow B$ и отношение T на множестве A : $(a, \tilde{a}) \in T$, если существует $b \in B$ такое, что $s(a) = s(\tilde{a}) = b$. Тогда отношение T есть толерантность на множестве A .

Доказательство. Пусть $(a, \tilde{a}) \in T$. По условию теоремы это значит, что существует элемент $b \in B$ такой, что $s(a) = s(\tilde{a}) = b$. Но тогда $(\tilde{a}, a) \in T$, и отношение T симметрично. Условие $s(a) = s(\tilde{a})$ выполняется всегда, когда $a = \tilde{a}$, откуда $(a, a) \in T$, и отношение T рефлексивно. Следовательно, отношение T — толерантность.

Эквивалентность

Определение 1. Рефлексивное, симметричное и транзитивное отношение E на множестве A называется отношением *эквивалентности* на A .

Примеры.

1) A — множество всех треугольников на плоскости. Подобие треугольников есть эквивалентность.

2) A — множество всех прямых на плоскости. Параллельность прямых — эквивалентность.

3) A — множество натуральных чисел. $(m, n) \in E_k$, если числа m и n дают одинаковый остаток при делении на число k . Отношение E_k есть отношение эквивалентности.

4) A — множество живых организмов, эквивалентность E «иметь одинаковые признаки» порождает таксономическую классификацию организмов.

5) Диагональное отношение и полное отношение — эквивалентности.

Определение 2. Пусть на множестве A задана эквивалентность E . Подмножество $K \subset A$, состоящее из эквивалентных по E элементов, называют *классом эквивалентности* отношения E : $(a \in K$ и $b \in K)$ влечет $(a, b) \in E$.

Определение 3. Пусть задано множество A . Покрытие $\{K_i\}$ множества A называется *разбиением* множества A , если классы K_i не имеют общих элементов.

Предложение 1.

1) Совокупность классов эквивалентности любого отношения эквивалентности E на множестве A представляет собой разбиение множества A .

2) Для любого разбиения множества A существует эквивалентность на A , для которой классы разбиения будут классами этой эквивалентности.

Доказательство.

1) Поскольку любая эквивалентность является толерантностью, то классы эквивалентности по предложению 1 предыдущего раздела образуют покрытие множества A . И нам осталось показать, что транзитивность отношения эквивалентности влечет отсутствие в классах покрытия общих элементов. Действительно, пусть существует элемент $a \in A$ такой, что $a \in K_1$ и $a \in K_2$, где $K_1 \neq K_2$ — классы покрытия, соответствующего заданной на множестве A эквивалентности E . И к тому же существуют элементы b и c такие, что $b \in K_1$, $b \notin K_2$ и $c \in K_2$, $c \notin K_1$, и $b \neq c$ (если таких элементов b и c не существует, то $K_1 = K_2$). Для элементов a , b и c выполняются соотношения $(b, a) \in E$ и $(a, c) \in E$, но $(b, c) \notin E$. Это противоречит транзитивности E . Итак, мы доказали, что классы покрытия не имеют общих элементов, т. е. они образуют разбиение множества A .

2) Разбиение — частный случай покрытия, поэтому разбиению множества A соответствует описанная в предложении 1 предыдущего раздела толерантность. Докажем, что эта толерантность транзитивна. Рассмотрим элементы $(a, b) \in T$ и $(b, c) \in T$. Существует класс K_1 из разбиения множества A такой, что $a, b \in K_1$, и существует класс K_2 такой, что $b, c \in K_2$, но если классы K_1 и K_2 различны, то в них как в классах разбиения не должно быть общих элементов. Поэтому из того, что $b \in K_1$ и $b \in K_2$, следует равенство $K_1 = K_2 = K$. Но тогда $a, c \in K$, т. е. $(a, c) \in T$ и отношение T транзитивно.

Определение 4. Пусть на множестве A задано отношение эквивалентности E . Разбиение множества A , соответствующее этой эквивалентности, называется *фактормножеством* множества A по эквивалентности E .

Обозначение: A/E .

Примеры.

1) Пусть задано множество $A = \{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10\}$. Отношение E таково, что пара $(a, b) \in E$, если остаток от деления чисел a и b на 3 одина-

ков. Существует три класса эквивалентности отношения E : $K_1 = \{1, 4, 7, 10\}$, $K_2 = \{2, 5, 8\}$, $K_3 = \{3, 6, 9\}$. Фактормножество множества A по эквивалентности E есть $A/E = \{K_1, K_2, K_3\}$.

2) Задано множество $A = \{\text{черепахи, вараны, гекконы, веретеницы, саламандры, квакши, лягушки, жабы, углозубы, удавы, ужи, аспиды, гадюки}\}$. Отношение E есть «иметь совпадающие признаки». Эквивалентность E порождает таксономическую классификацию организмов. Классы фактормножества A/E — таксоны (рис. 6.40).

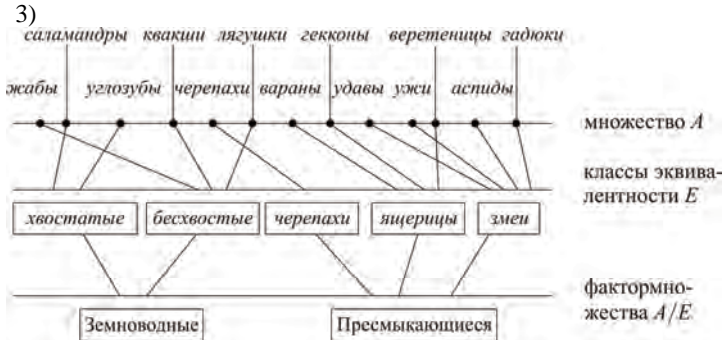


Рис. 6.40. Классы эквивалентности и фактормножество на примере таксономической классификации

4) Пусть A — множество слов, E — отношение классической рифмы, классы эквивалентности — совокупности рифмующихся между собой слов, фактормножество A/E — словарь рифм:

$\left. \begin{array}{l} \text{вол, стол, гол, мол} \\ \text{мел, съел} \\ \text{галка, палка} \\ \text{кровь, любовь} \\ \text{книжка, шишка} \\ \text{речка, овечка, печка} \\ \text{лужок, дружок, пирожок} \end{array} \right\}.$

Заметим, что неклассическая рифма может оказаться нетранзитивной, например:

дыра — раз — квас.

5) Множество A — совокупность особей в пруду, отношение эквивалентности E — «относиться к одному биологическому виду». Классы эквивалентности — популяции. Фактормножество A/E — экологическое сообщество.

Предложение 2. Пусть задано отображение $f: A \rightarrow B$. Отношение E_f на множестве A такое, что $(a, \tilde{a}) \in E_f$, если $f(a) = f(\tilde{a})$, есть эквивалентность на A .

Доказательство. Соответствие, являющееся отображением, обязательно всюду определено. Поэтому по предложению 2 предыдущего раздела о толерантностях отношение E_f — уже толерантность. Функциональность отображения влечет транзитивность этой толерантности. Действительно, пусть $(a_1, a_2) \in E_f$ и $(a_2, a_3) \in E_f$; это означает, что существует элемент $b \in B$ такой, что $b = f(a_1) = f(a_2) = f(a_3)$. В частности, $f(a_1) = f(a_3)$ и поэтому элементы a_1 и a_3 оказываются эквивалентными.

Определение 5. Пусть дано отображение $f: A \rightarrow B$. Эквивалентность E_f , введенная в предложении 2, называется **ядром отображения** f .

ТЕОРЕМА о разложении отображений. Любое отображение $f: A \rightarrow B$ раскладывается в композицию сюръекции s и инъекции i . образом элемента $a \in A$ по сюръекции $s: A \rightarrow A/E_f$ является класс K_a ядра E_f отображения f . А образом класса эквивалентности $K_a \in A/E_f$ по инъекции $i: A/E_f \rightarrow B$ является общий для всех элементов класса образ $f(a) \in B$:

$$\begin{array}{ccc} A & \xrightarrow{f=si} & B \\ s \swarrow & & \nearrow i \\ & A/E_f & \end{array}$$

Доказательство.

1) Докажем, что соответствие s — сюръекция. Из-за рефлексивности эквивалентностей любой элемент из множества A принадлежит какому-либо классу эквивалентности E_f . Поэтому соответствие s — всюду определено. Классы эквивалентности не имеют общих элементов (предложение 1), поэтому соответствие s функционально. Фактормножество A/E_f — разбиение множества A (предложение 1), из-за чего каждый класс из A/E_f содержит какой-либо элемент из множества A , что влечет сюръективность соответствия s .

2) Докажем, что соответствие i — инъекция. Отображение f всюду определено, т. е. любое $a \in A$ имеет образ по отображению f в множестве B . Это и влечет всюду определенность соответствия i : образом класса $K_a \in A/E_f$ будет образ по отображению f любого из элементов этого класса. Поскольку все элементы одного класса по определению

ядра E_f имеют общий образ, соответствие i функционально. Рассмотрим классы K_1 и K_2 из фактормножества A/E_f . Пусть $i(K_1) = i(K_2)$, но тогда $K_1 = K_2$, поскольку любой класс K образован всеми элементами, имеющими общий образ по отображению f , и соответствие i — инъекция.

3) Докажем, что $f = si$. Пусть для произвольного элемента $a \in A$ выполнено условие $f(a) = b$. Множество $s(a) = K_a$ — класс, в котором содержатся все элементы $\tilde{a} \in A$ такие, что $f(\tilde{a}) = b$, и по определению инъекции i выполняется равенство $i(K_a) = b$, т. е. $i(s(a)) = b = f(a)$.

ТЕОРЕМА о факторизации предпорядков и о распространении предпорядков на фактормножества.

1) Пусть задан произвольный предпорядок P на множестве A . Введем отношение E_p на A : $(a, b) \in E_p$, если выполняются условия $(a, b) \in P$ и $(b, a) \in P$. Отношение E_p есть эквивалентность на A , называемая **факторизацией предпорядка P** .

2) На множестве A/E_p введем отношение U_p : $(K_1, K_2) \in U_p$, если существуют элементы $a \in K_1$ и $b \in K_2$ такие, что $(a, b) \in P$. Отношение U_p есть порядок на множестве A/E_p , называемый **распространением предпорядка P** на фактормножество A/E_p .

Доказательство.

1) Поскольку для случая $a = \tilde{a}$ можно утверждать, что $(a, \tilde{a}) \in P$ и $(\tilde{a}, a) \in P$, то $(a, a) \in E_p$ и отношение E_p рефлексивно. Симметричность отношения E_p заложена в его определении.

Рассмотрим элементы $(a, b) \in E_p$ и $(b, c) \in E_p$. По определению отношения E_p имеем $(a, b) \in P$ и $(b, a) \in P$, также $(b, c) \in P$ и $(c, b) \in P$. Или $(a, b) \in P$ и $(b, c) \in P$, а также $(c, b) \in P$ и $(b, a) \in P$. Откуда из-за транзитивности отношения P выполняются условия $(a, c) \in P$ и $(c, a) \in P$, что, в свою очередь, влечет условие $(a, c) \in E_p$ и транзитивность отношения E_p .

2) Условие $(a, a) \in P$ влечет $(K_a, K_a) \in U_p$, и поэтому отношение U_p рефлексивно.

Рассмотрим пары $(K_1, K_2) \in U_p$ и $(K_2, K_3) \in U_p$. Для них выполняются условия: существуют элементы $a \in K_1$, $b \in K_2$, $\tilde{b} \in K_2$, $c \in K_3$ такие, что $(a, b) \in P$, $(\tilde{b}, c) \in P$, при этом и $(b, \tilde{b}) \in P$, откуда из-за транзитивности отношения P следует, что $(a, c) \in P$ и $(K_1, K_3) \in U_p$, т. е. транзитивность отношения U_p .

Пусть теперь $(K_1, K_2) \in U_p$ и $(K_2, K_1) \in U_p$. Это означает, что существуют элементы $a \in K_1$ и $b \in K_2$ такие, что $(a, b) \in P$, а также существуют

элементы $\tilde{b} \in K_2$ и $\tilde{a} \in K_1$ такие, что $(\tilde{b}, \tilde{a}) \in P$. При этом, в силу того что $a, \tilde{a} \in K_1$, как $(a, \tilde{a}) \in P$, так и $(\tilde{a}, a) \in P$. Также $b, \tilde{b} \in K_2$ влечет $(b, \tilde{b}) \in P$ и $(\tilde{b}, b) \in P$. Скомпонуем полученные принадлежности следующим образом: $(a, b) \in P$, далее $(b, \tilde{b}) \in P$, $(\tilde{b}, \tilde{a}) \in P$ и $(\tilde{a}, a) \in P$, откуда в силу транзитивности отношения P выполняется $(b, a) \in P$ или $(a, b) \in E_p$. Элементы $a \in K_1$ и $b \in K_2$ должны входить в один и тот же класс эквивалентности E_p , т. е. $K_1 = K_2$, и отношение U_p антисимметрично. Итак, мы получили, что отношение U_p рефлексивно, транзитивно и антисимметрично, т. е. U_p является порядком на фактормножестве A/E_p множества A .

6.1.4. Алгебраические конструкции

ЗАКОНЫ КОМПОЗИЦИИ

Определение 1. Функциональное соответствие $T: A \times \Omega \rightarrow X$ называют **законом композиции** элементов из множества A и множества Ω с результатом из множества X .

Обозначение: $x = T(a, \omega)$ или $aT\omega = x$ (здесь $a \in A$, $\omega \in \Omega$ и $x \in X$).

Определение 2. Если в определении закона композиции положить $A = \Omega = X$, то закон $T: A \times A \rightarrow A$ называют **внутренним законом композиции** на множестве A .

Определение 3. Если положить $A = X$ в определении закона композиции, то закон $T: A \times \Omega \rightarrow A$ называют **внешним законом композиции на множестве A с операторами из Ω** .

Определение 4. Внутренний закон композиции $T: A \times A \rightarrow A$ называют **ассоциативным**, если $T(T(a, b), c) = T(a, T(b, c))$, или $(aTb)Tc = aT(bTc)$.

Определение 5. Закон композиции $T: A \times A \rightarrow X$ называют **коммутативным**, если $aTb = bTa$ для всех пар (a, b) из области определения соответствия T .

Определение 6. Пусть на множестве A задан внутренний закон композиции $T: A \times A \rightarrow A$. Элемент $e \in A$ называют **нейтральным элементом** относительно закона T , если для всех элементов a из области определения закона T выполняется условие $aTe = eTa = a$.

Определение 7. Пусть T — внутренний закон композиции на множестве A и существует нейтральный элемент $e \in A$ относительно закона T . Элемент $\tilde{a} \in A$ называют **симметричным**, или **обратным**, элементу $a \in A$, если $aT\tilde{a} = \tilde{a}Ta = e$.

Обозначения: a^{-1} , $-a$.

Определение 8. Множество A с определенным на нем внутренним законом композиции T называют *полугруппой* (A, T) , если:

- а) T — отображение,
- б) закон T ассоциативен.

Примеры.

1) Операции над числами.

Пусть \mathbb{N} — множество натуральных чисел (с нулем). Сложение чисел — ассоциативный и коммутативный внутренний закон композиции на \mathbb{N} , число нуль — нейтральный элемент относительно сложения.

Вычитание натуральных чисел — неассоциативный, некоммутативный закон. Вычитание — *частичный закон* на множестве \mathbb{N} , т. е. закон (как внутренний закон композиции) определен не для любых пар натуральных чисел.

Пусть \mathbb{Q} — множество рациональных положительных чисел. Умножение на \mathbb{Q} всюду определено, ассоциативно и коммутативно, обладает нейтральным элементом — числом 1. Для любого из рациональных чисел q существует симметричный относительно умножения элемент — число $q^{-1} = 1/q$, обратное к q .

Возведение в степень чисел из множества натуральных чисел \mathbb{N} — всюду определенный, неассоциативный, некоммутативный закон. Нейтральный элемент относительно возведения в степень отсутствует.

2) Действия над векторами.

Пусть задано пространство $\mathbb{R}^3 = A$, где \mathbb{R} — множество действительных чисел. Элементы множества A — тройки $\vec{r} = (x, y, z)$ — станем называть *векторами*. Определим внешний закон композиции на множестве A с операторами из множества действительных чисел \mathbb{R} как умножение вектора на число: $\alpha\vec{r} = \tilde{\vec{r}}$, где $\tilde{\vec{r}} = (\alpha x, \alpha y, \alpha z)$.

Иной внешний закон на множестве $A = \mathbb{R}^3$ получается, если в качестве множества операторов рассмотреть всевозможные повороты векторов с началом в точке $(0, 0, 0)$.

3) Композиция соответствий.

Рассмотрим три множества, являющихся булеанами произведений: $A = P(B \times C)$, $\Omega = P(C \times D)$ и $X = P(B \times D)$.

Композиция соответствий, отображающая произведение $A \times \Omega$ в множество X , ассоциативна, но не коммутативна. Если $B = C = D$, то композиция становится внутренним законом на множестве B с нейтральным элементом — диагональным соответствием Δ_B ; симметричные относительно композиции элементы есть обратные соответствия (вспомним, что обратное соответствие существует только у биекций, что демонстрирует необязательность существования симметричных элементов по некоторому закону композиции).

Проиллюстрируем некоммутативность композиции действительных функций. Пусть $f(x) = \sin x$ и $g(x) = x^2$, тогда $(fg)(x) = \sin^2 x$, а $(gf)(x) = \sin(x^2)$; или, если $f(x) = ax + b$ и $g(x) = e^x$, легко видеть, что $(fg)(x) = e^{ax+b}$ и $(gf)(x) = ae^x + b$.

Приведем пример для нейтрального относительно композиции действительных функций элемента $y(x) = x$: $f(x) = a^x$, $g(x) = \log_a x$, $(fg)(x) = \log_a a^x = x$, $(gf)(x) = a^{\log_a x} = x$.

Множество соответствий $2^A \times 2^A$ с законом композиции соответствий есть полугруппа.

4) Алгебра логики.

Пусть задано пространство истинности $I = \{0,1\}$ и внутренние всюду определенные законы на множестве I :

Конъюнкция

\wedge	0	1
0	0	0
1	0	1

Разность

\div	0	1
0	0	0
1	1	0

Дизъюнкция

\vee	0	1
0	0	1
1	1	1

Симметрическая разность

\oplus	0	1
0	0	1
1	1	0

Покажем, что конъюнкция \wedge — ассоциативный закон. Для этого рассмотрим все возможные варианты предполагаемого равенства $a \wedge (b \wedge c) = (a \wedge b) \wedge c$, где $a, b, c \in \{0,1\}$:

$$\begin{array}{ll}
 0 \wedge (0 \wedge 0) = 0 \wedge 0 = 0, & (0 \wedge 0) \wedge 0 = 0 \wedge 0 = 0, \\
 0 \wedge (0 \wedge 1) = 0 \wedge 0 = 0, & (0 \wedge 0) \wedge 1 = 0 \wedge 1 = 0, \\
 0 \wedge (1 \wedge 0) = 0 \wedge 0 = 0, & (0 \wedge 1) \wedge 0 = 0 \wedge 0 = 0, \\
 1 \wedge (0 \wedge 0) = 1 \wedge 0 = 0, & (1 \wedge 0) \wedge 0 = 0 \wedge 0 = 0, \\
 0 \wedge (1 \wedge 1) = 0 \wedge 1 = 0, & (0 \wedge 1) \wedge 1 = 0 \wedge 1 = 0, \\
 1 \wedge (0 \wedge 1) = 1 \wedge 0 = 0, & (1 \wedge 0) \wedge 1 = 0 \wedge 1 = 0, \\
 1 \wedge (1 \wedge 0) = 1 \wedge 0 = 0, & (1 \wedge 1) \wedge 0 = 1 \wedge 0 = 0, \\
 1 \wedge (1 \wedge 1) = 1 \wedge 1 = 1, & (1 \wedge 1) \wedge 1 = 1 \wedge 1 = 1.
 \end{array}$$

Также можно доказать, что ассоциативны дизъюнкция и симметрическая разность, а разность не ассоциативна (например, $(1 \div 0) \div 1 = 1 \div 1 = 0$ и $1 \div (0 \div 1) = 1 \div 0 = 1$).

Непосредственно из определяющих таблиц видно, что конъюнкция, дизъюнкция и симметрическая разность, в отличие от разности, коммутативны.

Элемент 0 является нейтральным для дизъюнкции, а элемент 1 — для конъюнкции. Относительно закона симметрической разности каждый элемент симметричен сам себе и элемент 0 нейтрален.

АЛГЕБРА МНОЖЕСТВ

Определение 1. Пусть заданы множества A , B и множество-степень B^A из отображений $F: A \rightarrow B$. Пусть на множестве B задан всюду определенный внутренний закон композиции T . Введем на множество-степени B^A закон композиции τ следующим образом: для $F, G \in B^A$ и $H \in B^A$ выполняется соотношение $F\tau G = H$, где $H(a) = F(a)TG(a)$ или

$$\begin{pmatrix} a_1, a_2, \dots \\ b_1, b_2, \dots \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a_1, a_2, \dots \\ \tilde{b}_1, \tilde{b}_2, \dots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1, a_2, \dots \\ b_1 T \tilde{b}_1, b_2 T \tilde{b}_2, \dots \end{pmatrix}.$$

Закон τ называют *распространением закона T* на множество-степень.

ТЕОРЕМА о распространении законов композиции на множество-степени. Пусть заданы всюду определенный внутренний закон T на множестве B и распространение τ закона T на множество-степень B^A .

- 1) Если закон T ассоциативен, то и закон τ ассоциативен.
- 2) Если закон T коммутативен, то и закон τ коммутативен.
- 3) Если закон T обладает нейтральным элементом $e \in B$, то закон τ обладает нейтральным элементом $E: A \rightarrow B$, причем для любого элемента $a \in A$ выполняется равенство $E(a) = e$.
- 4) Если любой элемент $b \in B$ обладает симметричным относительно закона T элементом b^{-1} , то и функции $F \in B^A$ обладают симметричными относительно закона τ элементами $(F)^{-1}: A \rightarrow B$, причем если $F(a) = b$, то $(F)^{-1}(a) = b^{-1}$ для любых элементов a из множества A .

Доказательство. Рассмотрим отображения из множества-степени B^A в виде $\begin{pmatrix} a_1, a_2, \dots \\ b_1, b_2, \dots \end{pmatrix}$. Ниже в выкладках будет фигурировать одна из пар каждого отображения, но рассуждения будут относиться ко всем парам из отображений.

1) *Ассоциативность:*

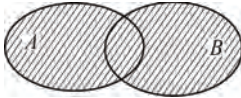
$$\begin{aligned} \left(\begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a \\ \tilde{b} \end{pmatrix} \right) \tau \begin{pmatrix} a \\ \hat{b} \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} a \\ b T \tilde{b} \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a \\ \hat{b} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ (b T \tilde{b}) T \hat{b} \end{pmatrix} = \\ &= \begin{pmatrix} a \\ b T (\tilde{b} T \hat{b}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a \\ \tilde{b} T \hat{b} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} \tau \left(\begin{pmatrix} a \\ \tilde{b} \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a \\ \hat{b} \end{pmatrix} \right). \end{aligned}$$

2) *Коммутативность:*

$$\begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a \\ \tilde{b} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ b T \tilde{b} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ \tilde{b} T b \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ \tilde{b} \end{pmatrix} \tau \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix}.$$

Закон τ , как и закон T , ассоциативен и коммутативен, кроме того, закон τ обладает нейтральным элементом $\begin{pmatrix} abc \\ 000 \end{pmatrix}$.

Определение 2. Пусть задан универсум U и булеан универсума $P(U)$. **Объединением** множеств из булеана $P(U)$ назовем внутренний закон композиции \cup на $P(U)$, по которому множествам A и B сопоставляется множество $A \cup B$, состоящее из элементов, входящих хотя бы в одно из них (рис. 6.41): $a \in A \cup B$ тогда и только тогда, когда $a \in A$ или $b \in B$.

Рис. 6.41. Объединение множеств A и B

В последующих предложениях 2, 3, 4 и 5 рассматриваются универсум U , пространство истинности $I = \{0,1\}$, законы конъюнкции \wedge , дизъюнкции \vee , разности $\dot{-}$ и симметрической разности $\dot{\vee}$ алгебры логики на множестве I и их распространения τ_\wedge , τ_\vee , $\tau_{\dot{-}}$, $\tau_{\dot{\vee}}$ на множество характеристических функций I^U .

Предложение 2. Соотношение $A \cup B = C$ выполняется тогда и только тогда, когда $\varphi_A \tau_\vee \varphi_B = \varphi_C$.

Доказательство.

1) *Необходимость.*

$A \cup B = C$. Рассмотрим произвольный элемент a . Возможны следующие случаи.

Если $a \in A$, $a \in B$, то $a \in C$, или $\varphi_A(a) = 1$, $\varphi_B(a) = 1$ и $\varphi_C(a) = 1$, т. е. $1 \vee 1 = 1$.

Если $a \in A$, $a \notin B$, то $a \in C$, и $\varphi_A(a) = 1$, $\varphi_B(a) = 0$, $\varphi_C(a) = 1$, или $1 \vee 0 = 1$.

Если $a \notin A$, $a \in B$, то $a \in C$, $\varphi_A(a) = 0$, $\varphi_B(a) = 1$, $\varphi_C(a) = 1$ и $0 \vee 1 = 1$.

Если, наконец, $a \notin A$, $a \notin B$, то $a \notin C$ и $\varphi_A(a) = 0$, $\varphi_B(a) = 0$ и $\varphi_C(a) = 0$, или $0 \vee 0 = 0$.

Получаем закон дизъюнкции алгебры логики согласно табл. 6.4.

Таблица 6.4. Закон дизъюнкции алгебры логики

\vee	0	1
0	0	1
1	1	1

Т. е. мы получили, что $\varphi_A \tau_\vee \varphi_B = \varphi_C$.

2) *Достаточность.*

Имеем $\varphi_A \tau_{\vee} \varphi_B = \varphi_C$. Рассмотрим возможные случаи для произвольного элемента a .

Пусть $\varphi_A(a)=1$, $\varphi_B(a)=1$, тогда по закону дизъюнкции $1 \vee 1=1$, т. е. $\varphi_C(a)=1$. Или ($a \in A, a \in B$) влечет $a \in C$.

Пусть $\varphi_A(a)=0$, $\varphi_B(a)=0$, тогда $\varphi_C(a)=0$ и ($a \notin A, a \notin B$) влечет $a \notin C$.

Пусть $\varphi_A(a)=0$, $\varphi_B(a)=1$, тогда $\varphi_C(a)=1$ и ($a \notin A, a \in B$) влечет $a \in C$.

Наконец, $\varphi_A(a)=1$, $\varphi_B(a)=0$, т. е. $\varphi_C(a)=1$ и ($a \in A, a \notin B$) влечет $a \in C$.

Таким образом, ($a \in A$ или $a \in B$) равносильно тому, что $a \in C$, т. е. $A \cup B = C$.

Следствие 1. Объединение множеств ассоциативно, коммутативно и обладает нейтральным элементом — множеством \emptyset .

Доказательство следует из предложений 1 и 2.

Определение 3. *Пересечением* множеств из булеана $P(U)$ называется внутренний закон композиции \cap на $P(U)$, по которому множествам A и B соответствует множество $A \cap B$, состоящее из элементов универсума U , общих для множеств A и B . Другими словами, принадлежность $a \in A \cap B$ равносильна условию ($a \in A$ и $a \in B$) (рис. 6.42).

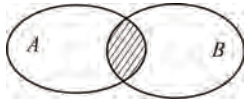


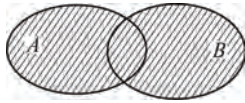
Рис. 6.42. Пересечение множеств A и B

Предложение 3. Соотношение $A \cap B = C$ выполняется тогда и только тогда, когда $\varphi_A \tau_{\wedge} \varphi_B = \varphi_C$.

Доказательство проводится аналогично доказательству предложения 2.

Следствие 2. Пересечение множеств ассоциативно, коммутативно и обладает нейтральным элементом — множеством U .

Определение 4. *Симметрической разностью* множеств из булеана $P(U)$ называется множество $A \div B$, в которое входят те элементы из множества A , которые не принадлежат множеству B , и те элементы из B , которые не входят в A . Другими словами, то, что $a \in A \div B$ равносильно условиям ($a \in A$ и $a \notin B$) или ($a \in B$ и $a \notin A$) (рис. 6.43).

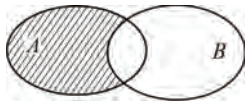
Рис. 6.43. Симметрическая разность множеств A и B

Предложение 4. Соотношение $A \div B = C$ выполняется тогда и только тогда, когда $\Phi_A \tau_* \Phi_B = \Phi_C$.

Доказательство проводится аналогично доказательству предложения 2.

Следствие 3. Модуль (симметрическая разность) множеств ассоциативен, коммутативен, обладает нейтральным элементом — множеством \emptyset , и каждое множество A из универсума U обладает симметричным относительно модуля элементом, совпадающим с самим множеством A .

Определение 5. *Разностью* множеств A и B из булеана $P(U)$ называют множество $A \dot{\div} B$, которое содержит те элементы из множества A , которые не принадлежат множеству B . Т. е. условие $a \in A \dot{\div} B$ равносильно условию ($a \in A$ и $a \notin B$) (рис. 6.44).

Рис. 6.44. Разность множества A и множества B

Предложение 5. Условие $A \dot{\div} B = C$ равносильно условию $\Phi_A \tau \dot{\div} \Phi_B = \Phi_C$.

Доказательство проводится аналогично доказательству предложения 2.

Определение 6. Разность $U \dot{\div} A$ называют *дополнением* множества A в универсуме U .

В разделах, посвященных отношениям толерантности и эквивалентности, были введены конструкции покрытия и разбиения множества. На языке законов композиции алгебры множеств эти конструкции могут быть описаны следующим образом.

Покрытие множества A есть совокупность $P = \{X_i \mid i \in I\}$ непустых подмножеств множества A таких, что $\bigcup_i X_i = A$; разбиение множества A — это такое покрытие множества A , классы которого не пересекаются.

ГРУППЫ

Определение 1. Множество A с заданным на нем внутренним законом композиции T называется *группой*, если:

- а) закон T всюду определен на множестве A ;
- б) этот закон ассоциативен;
- в) в множестве A существует нейтральный элемент относительно закона T ;
- г) в множестве A существуют симметричные элементы для каждого элемента из A .

Примеры.

- 1) Аддитивная группа целых чисел.

На множестве целых чисел \mathbb{Z} определен обычный закон сложения, который ассоциативен, элемент 0 нейтрален относительно сложения и для каждого числа $a \in \mathbb{Z}$ существует симметричный ему элемент — противоположное число $(-a)$, так что $a + (-a) = 0$.

- 2) Сравнения по модулю p .

На подмножестве натуральных чисел $P = \{1, 2, \dots, p-1\}$, где p — простое число, введем закон композиции, сопоставляющий паре чисел (x, y) остаток от деления на число p их произведения как элементов множества натуральных чисел. Такая композиция всюду определена, так же как и обычное умножение натуральных чисел, ассоциативна, и число 1 является нейтральным элементом. Существование симметричных элементов доказывается следующим образом. Рассмотрим числа x, x^2, x^3, \dots, x^p , где $x \in P$ и $x \neq 1$. Среди указанных p чисел нет ни одного, которое делилось бы на p , поэтому остатки от деления их на p содержатся среди чисел из множества $P = \{1, 2, \dots, p-1\}$, но чисел x, x^2, x^3, \dots, x^p есть p штук, а чисел в множестве P ровно $p-1$ штук, таким образом, среди степеней числа x хотя бы два числа имеют одинаковый остаток при делении на число p . Пусть ими будут числа x^m и x^n ($m > n$). Тогда число $x^m - x^n = x^n(x^{m-n} - 1)$ делится на число p . И, ввиду того что x^n на p не делится, оказывается, что число x^{m-n} дает 1 в остатке при делении на p . Теперь видно, что число $x^{-1} = x^{m-n-1}$ будет симметрично числу x относительно введенной во множестве P композиции. Действительно, $xx^{-1} = x^{m-n}$ при делении на число p дает остаток 1.

- 3) Группа аффинных преобразований.

Пусть числа a, b, c, d (a и c не равны нулю) принадлежат множеству действительных чисел \mathbb{R} . Каждому элементу $x \in \mathbb{R}$ сопоставим число $\varphi_{a,b}(x)$ по закону $\varphi_{a,b}(x) = ax + b$. Преобразования $\varphi_{a,b}(x)$ представляют группу с законом композиции $\varphi_{a,b} \varphi_{c,d} = \varphi_{ac, ad+b}$, который ассоциативен, обладает нейтральным элементом $\varphi_{1,0}$, и любое преобразование $\varphi_{a,b}$ обладает обратным преобразованием — функцией $\varphi_{a^{-1}, -a^{-1}b}$.

4) Группа преобразований множества M (*симметрическая группа* Σ_M).

В группу Σ_M входят биективные отображения множества M на себя, называемые в таком контексте подстановками, или перестановками. Групповым законом является композиция отображений, которая ассоциативна, и относительно нее диагональное отображение нейтрально, а каждая из биекций имеет обратное отображение (предложение 2 из раздела «Отображения» раздела 6.1.2).

Предложение 1. Нейтральный элемент в группе единственен.

Доказательство. Пусть в группе существуют два элемента: e_1 и e_2 , обладающие свойствами нейтральности. Тогда, $e_1 e_2 = e_1$ и $e_1 e_2 = e_2$. Т. е. $e_1 = e_2$.

Определение 2. Подмножество H группы G называется *подгруппой* группы G , если H — группа относительно того же закона. Другими словами, $H \subset G$ — подгруппа, если для любых элементов $x, y \in H$ выполняются условия $xy \in H$ и $x^{-1} \in H$. Отсюда следует, что элемент $e = xx^{-1} \in H$.

Примеры.

1) Аффинная группа является подгруппой группы преобразований множества действительных чисел.

2) Рассмотрим подстановки множества $A = \{1, 2, 3\}$:

$$\begin{pmatrix} 123 \\ 123 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 123 \\ 132 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 123 \\ 213 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 123 \\ 231 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 123 \\ 312 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 123 \\ 321 \end{pmatrix}, \text{ образующие группу } \Sigma_A.$$

Подстановки $p = \begin{pmatrix} 123 \\ 123 \end{pmatrix}$ и $q = \begin{pmatrix} 123 \\ 132 \end{pmatrix}$ образуют подгруппу группы Σ_A .

Действительно, $pq = q$, $pp = p$, $qq = p$. Таким образом, $p \equiv e$ и $q \equiv q^{-1}$.

3) Рассмотрим множество рациональных чисел \mathbb{Q} со сложением в качестве групповой операции и число $a \in \mathbb{Q}$. Числа at , где t — целое число, образуют подгруппу аддитивной группы \mathbb{Q} .

Определение 3. Пусть на множестве A заданы внутренний закон композиции T и отношение эквивалентности R . Говорят, что эквивалентность R *согласуется* с законом T , если $((x, \tilde{x}) \in R$ и $(y, \tilde{y}) \in R$) влечет $(xTy, \tilde{x}T\tilde{y}) \in R$. Закон композиции на фактормножестве A/R , относящий к классам эквивалентности элементов x и y из множества A класс эквивалентности элемента xTy , называется *факторзаконом закона T по отношению R* . Эквивалентность R , согласованная с групповым законом, называется *конгруэнцией*.

Замечание. Если закон T всюду определен, то и его факторзакон по отношению к R также определен всюду. Если закон T ассоциативен, то и факторзакон ассоциативен, если закон T коммутативен, то и факторзакон коммутативен. Если закон T обладает нейтральным элементом, то и факторзакон обладает нейтральным элементом (а именно: классом эквивалентности, которому принадлежит нейтральный элемент e). Элементам из множества A , симметричным относительно закона T , соответствуют в фактормножестве A/R элементы, симметричные относительно факторзакона. Таким образом, если совокупность (A, T) — группа, то и фактормножество A/R с факторзаконом — группа.

ТЕОРЕМА о стандартном виде конгруэнций.

1) Если отношение эквивалентности R на группе G согласуется с групповым законом, то существует подгруппа H группы G такая, что соотношение $(x, y) \in R$ равносильно соотношениям $(x^{-1}y \in H$ и $yx^{-1} \in H)$.

2) Если H — подгруппа группы G , то отношение R такое, что условия $(x^{-1}y \in H$ и $yx^{-1} \in H)$, равносильные условию $(x, y) \in R$, есть эквивалентность на G , согласующаяся с групповым законом.

Доказательство.

1) $(x, y) \in R$ влечет $(x^{-1}y, x^{-1}x) \in R$, что, в свою очередь, влечет $(x^{-1}y, e) \in R$. И наоборот, $(x^{-1}y, e) \in R$ влечет $(x(x^{-1}y), x) \in R$, что влечет $(y, x) \in R$. Это означает, что условие $(x, y) \in R$ равносильно тому, что $x^{-1}y \in H$, где множество H — класс эквивалентности, содержащий элемент e . Осталось показать, что множество H — группа, точнее, лишь то, что оно замкнуто относительно группового закона в группе G и содержит элементы, симметричные всем своим членам. Заметим, что условие $(x \in H$ и $y \in H)$ влечет $((x, e) \in R$ и $(e, y) \in R)$, откуда, в силу транзитивности отношения R , $(x, y) \in R$, т. е. $x^{-1}y \in H$. Но тогда условие $(x \in H$ и $e \in H)$ влечет то, что $x^{-1}e = x^{-1} \in H$. А из условий $x^{-1} \in H$ и $y \in H$ следует, что $xy \in H$.

2) Отношение $x^{-1}y \in H$ рефлексивно, поскольку $x^{-1}x = e \in H$; оно симметрично, поскольку $x^{-1}y \in H$ влечет $(y^{-1}x) = (x^{-1}y)^{-1} \in H$; оно транзитивно, ибо из условий $x^{-1}y \in H$ и $y^{-1}z \in H$ следует, что $x^{-1}z = (x^{-1}y) \times (y^{-1}z) \in H$. Наконец, оно согласуется с групповым законом композиции, т. к. $x^{-1}y = (zx)^{-1}(zy)$ для любого элемента z .

Определение 4. Пусть заданы группа G и ее подгруппа H . Пусть множество xH состоит из элементов вида xa , где a пробегает множество H , и элемент $x \in G$. Множества xH называются *левыми смежными*

классами группы G по подгруппе H . Аналогично определяются *правые смежные классы* по подгруппе H .

Предложение 2. Пусть задана группа G . Классами конгруэнции R являются левые или правые смежные классы по подгруппе $H \subset G$, являющейся классом эквивалентности нейтрального элемента группы G .

Доказательство. Согласно предыдущей теореме согласованность эквивалентности R с групповым законом равносильна отношению $x^{-1}y \in H$, где множество H — класс эквивалентности нейтрального элемента группы G , являющийся подгруппой. Но отношение $x^{-1}y \in H$ равносильно утверждению $y \in xH$. Таким образом, отношение «входить в левый смежный класс xH » оказывается эквивалентностью, сами левые смежные классы — классами этой эквивалентности.

Следствие. Смежные классы по подгруппе $H \subset G$ образуют разбиение группы G .

Предложение 3. В каждом из смежных классов конечной группы G по подгруппе H количество элементов такое же, как и в подгруппе H .

Доказательство. Конструкция смежных классов по подгруппе H , сводящая в класс xH элементы вида xa , где a пробегает множество H , не допускает, чтобы в множестве xH было больше элементов, чем в множестве H . Покажем, что все эти элементы различны. Пусть $xa = xb$, тогда $x^{-1}xa = x^{-1}xb$, откуда $a = b$.

Определение 5. Подгруппа H группы G называется *нормальной*, если левые и правые смежные классы группы G по подгруппе H совпадают, т. е. $xH = Hx$ для любого элемента $x \in G$.

Определение 6. Факормножество группы G по эквивалентности $y \in xH$, где H — нормальная подгруппа, называется *факторгруппой* группы G по подгруппе H и обозначается G/H .

Предложение 4. Пусть заданы группа G и ее подгруппа H . Факторзакон группового закона группы G по эквивалентности $y \in xH$ является групповым законом на факторгруппе G/H .

Доказательство предложения непосредственно следует из теоремы о стандартном виде конгруэнций и определения 3.

Пример.

Пусть задана аддитивная группа целых чисел $\mathbb{Z} = \{\dots, -3, -2, -1, 0, 1, 2, \dots\}$ и ее подгруппа $H = \{\dots, -3, 0, 3, 6, 9, \dots\}$, состоящая из чисел, делящихся на 3. Подгруппа H нормальна в силу коммутативности сложения:

$$x + H = H + x \Leftrightarrow x + H + (-x) = H \Leftrightarrow x + (-x) + H = H \Leftrightarrow 0 + H = H.$$

Смежными классами группы \mathbb{Z} по подгруппе H будут совокупности, содержащие числа, дающие одинаковый остаток при делении на 3:

$$K_0 = 0 + H = H = \{\dots, -3, 0, 3, 6, \dots\};$$

$$K_1 = 1 + H = \{\dots, -2, 1, 4, 7, 10, \dots\};$$

$$K_2 = 2 + H = \{\dots, -1, 2, 5, 8, \dots\}.$$

Факторзакон сложения по подгруппе H приведен в табл. 6.5.

Таблица 6.5. Факторзакон сложения в группе целых чисел по подгруппе чисел, делящихся на 3

	K_0	K_1	K_2
K_0	K_0	K_1	K_2
K_1	K_1	K_2	K_0
K_2	K_2	K_0	K_1

Факторгруппа \mathbb{Z}/H есть группа с нейтральным элементом K_0 .

ТЕОРЕМА о количестве классов в факторгруппе (теорема Лагранжа). Пусть заданы группа G и ее подгруппа H . Пусть G/H означает фактормножество группы G по эквивалентности $y \in xH$. Пусть $\text{Card}A$ означает количество элементов в конечном множестве A . Тогда справедливо соотношение: $\text{Card}G/H \cdot \text{Card}H = \text{Card}G$.

Доказательство теоремы непосредственно следует из предложений 2 и 3.

6.1.5. Структурированные множества: примеры, морфизмы, термины

МНОЖЕСТВА С ОТНОШЕНИЯМИ

Рассмотрим совокупность Ord , состоящую из элементов двух сортов. Во-первых, в Ord входят всевозможные пары вида (A_i, \leq_i) , где A_i — множества, а знаком \leq_i введено отношение порядка на множестве A_i . И, во-вторых — всевозможные множества $H_{\text{Ord}}(A_i, A_j)$, состоящие из соответствий $f: A_i \rightarrow A_j$ таких, что если $a, b \in A_i$ и соответствие f определено на элементах a и b , то выполняется условие: $a \leq_i b$ влечет

$f(a) \leq_j f(b)$. Соответствия $f \in H_{Ord}$ называют **морфизмами структуры порядка**. Например, если A_i — всевозможные подмножества множества действительных чисел, то морфизмами $f \in H_{Ord}(A_i, A_j)$ будут так называемые монотонные соответствия.

Пусть теперь совокупность E_q включает пары (A_i, E_i) , где A_i — множество, E_i — отношение эквивалентности на A_i , и множества морфизмов $H_{E_q}(A_i, A_j)$ таких, что если $(a, b) \in E_i$ и a, b входят в область определения соответствия f , то $(f(a), f(b)) \in E_j$. Таким образом, **морфизмы множеств с разбиениями** переводят все элементы из некоторого класса эквивалентности в один и тот же класс эквивалентности.

Пример.

Рассмотрим состояния экологического сообщества в различные моменты времени i . Эквивалентностью для особей, входящих в сообщество A_i , будет отношение «принадлежать к одному биологическому виду». Пусть преобразование из одного состояния сообщества в другое определяется переходом от особи к ней самой или к ее потомкам, тогда такие генеративные соответствия оказываются морфизмами структуры разбиения сообщества на виды.

Понятно, что структуру множеств с отношениями можно ввести общим образом как совокупность Rel пар (A_i, R_i) (где A_i — множества, R_i — отношения с одинаковой для всех индексов i аксиоматикой) и множества морфизмов $H_{Rel}(A_i, A_j)$, для которых $(a, b) \in R_i$ влечет $(f(a), f(b)) \in R_j$. Основная причина, заставившая ограничиться примерами, а не предъявлять строгую конструкцию, состоит в желании избежать слишком формального определения одинаковости отношений. Для этого, кроме основной интересующей нас конструкции совокупности Rel , понадобилась бы масса сведений о том, как устроен математический мир — какими бывают и какими не бывают отношения, какова их местность и какой набор аксиом их определяет. Таким образом, оперирование с конкретными примерами позволяет избежать необходимости общих рассуждений из теории моделей.

АЛГЕБРАИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ

Пусть в совокупность $Comp$ входят четверки $(A_i, \Omega_i, X_i, T_i)$, где A_i, Ω_i, X_i — множества, а $T_i: A_i \times \Omega_i \rightarrow X_i$ — законы композиции, и множества $H_{Comp}(i, j)$, состоящие из **морфизмов алгебраической структуры**.

Морфизмами называем тройки (f, g, h) , где $f: A_i \rightarrow A_j$; $g: \Omega_i \rightarrow \Omega_j$; $h: X_i \rightarrow X_j$ — соответствия, удовлетворяющие свойствам:

а) если для элементов $a \in A_i$ и $\omega \in \Omega_i$ композиция $aT_i\omega$ определена, то композиция $f(a)T_j g(\omega)$ также определена;

$$\text{б) } h(aT_i\omega) = f(a)T_j g(\omega).$$

В случае $A_i \equiv \Omega_i \equiv X_i$ закон T_i оказывается внутренним на множестве A_i , и единственный морфизм $f \equiv g \equiv h$ называют **представлением алгебраической структуры** A_i в алгебраическую структуру A_j (в частности, множества A_i могут быть моноидами, группами). При этом в случае определенности нужных композиций выполняется равенство $f(aT_i b) = f(a)T_j f(b)$. Если $A_i \equiv X_i$, то закон T_i оказывается внешним законом композиции на A_j . В этом случае обычно рассматривают тройки (A_j, Ω_j, T_j) с совпадающим множеством операторов Ω . В качестве соответствия $g: \Omega \rightarrow \Omega$ рассматривают тождественное отображение Δ_Ω . Морфизмом внешнего закона оказывается соответствие $f: A_i \rightarrow A_j$ со свойством $f(aT_i \omega) = f(a)T_j \omega$.

Если на множестве заданы несколько согласованных между собой законов композиции, то морфизмы алгебраической структуры должны «сохранять» композиции элементов при всех имеющихся законах. Так, морфизмы структуры множеств с одним внутренним «+» и одним внешним « \cdot » законами обладают свойствами

$$\begin{aligned} f(x + y) &= f(x) + f(y); \\ f(x \cdot \omega) &= f(x) \cdot \omega, \end{aligned}$$

и их обычно называют линейными соответствиями. Примером такой структуры могут служить векторные пространства (в них определены сложение векторов и умножение векторов на действительные числа) с их морфизмами — линейными отображениями.

Рассмотрим в качестве следующей иллюстрации совокупность Circ всех колец с операторами, т. е. множеств с двумя внутренними всюду определенными ассоциативными законами композиции («сложение» и «умножение»), первый из которых есть закон коммутативной группы, а также, возможно, с одним или несколькими внешними законами.

Для сложения выполняются соотношения:

$$\text{ассоциативность: } x + (y + z) = (x + y) + z;$$

$$\text{коммутативность: } x + y = y + x;$$

$$\text{существование нейтрального элемента } 0 \text{ со свойством } x + 0 = x;$$

существование для каждого из элементов базового множества противоположного элемента: $x + (-x) = 0$.

$$\text{Умножение ассоциативно: } (x y)z = x(y z).$$

«Сложение» и «умножение» согласованы между собой, а именно выполняется требование дистрибутивности:

$$\begin{aligned}x(y+z) &= xy + xz; \\(y+z)x &= yx + zx.\end{aligned}$$

Для любого из внешних законов выполняются соотношения дистрибутивности относительно сложения, также внешние законы согласованы с «умножением»:

$$(xy)\omega = x(y\omega) = (x\omega)y.$$

Морфизмы структуры колец должны сохранять оба внутренних и каждый из внешних законов:

$$\begin{aligned}f(x+y) &= f(x) + f(y); \\f(xy) &= f(x)f(y); \\f(x\omega) &= f(x)\omega.\end{aligned}$$

В качестве примера кольца можно привести множество целых чисел, в котором определены сложение (групповой закон) и умножение. Другим примером может служить совокупность F всех отображений множества действительных чисел \mathbb{R} в себя («сложение» и «умножение» определены для функций через сложение и умножение образов для каждого значения аргумента).

АЛГЕБРАИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Алгебраическими системами называют множества с отношениями, в которых определены еще и законы композиции (при этом отношения и законы композиции могут быть согласованы друг с другом), вспомним, например, определение конгруэнции — эквивалентности E , согласованной с внутренним законом T из раздела 6.1.4:

$$(x, \tilde{x}) \in E \text{ и } (y, \tilde{y}) \in E \Rightarrow (xTy, \tilde{x}T\tilde{y}) \in E.$$

Примером алгебраической системы может служить множество натуральных чисел со сложением и традиционным порядком между числами, согласованность сложения и порядка проявляется в том, что выполнено свойство « $(m \geq n \text{ и } k \geq l) \text{ влечет } m+k \geq n+l$ » или его частный случай « $m \geq n \text{ влечет } m+c \geq n+c$ ».

ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОСТРАНСТВА

Рассмотрим совокупность Тор , состоящую из пар (A_i, D_i) и множеств $H_{\text{Тор}}(A_i, A_j)$. Здесь A_i — множества, их называют носителями топо-

логии, или *топологическими пространствами*. Множество D_i называется *топологией* и представляет собой множество подмножеств A_i (т. е. $D_i \subset 2^{A_i}$). Элементы топологии D_i называются открытыми множествами топологической структуры и удовлетворяют двум аксиомам топологической структуры:

а) всякое (конечное или счетное) объединение множеств из топологии D_i есть множество из топологии D_i ;

б) пересечение всякого конечного семейства множеств из топологии D_i есть множество из топологии D_i .

Во множества $H_{\text{Топ}}(A_i, A_j)$ входят морфизмы топологической структуры, а именно отображения $f: A_i \rightarrow A_j$, для которых прообраз всякого открытого множества топологии D_j есть открытое множество в топологии D_i . Морфизмы топологических структур называют непрерывными отображениями. Примером топологической структуры может служить множество \mathcal{Q} всех рациональных чисел, где топология D введена как совокупность всевозможных объединений открытых интервалов на \mathcal{Q} . Функции $f(x) = x + a$ или $f(x) = ax$ непрерывны на множестве \mathcal{Q} .

Как обычно, если множество наделено несколькими структурами, то подразумевается задаваемая аксиомами согласованность структур.

Пример.

Структуру (A, D, T) , где D — топология, а T — групповой закон композиции на множестве A , называют *топологической группой*, если топологическая структура и структура группы согласуются между собой, а именно:

а) отображение $T: A \times A \rightarrow A$, т. е. $T(x, y) = xTy$ непрерывно;

б) отображение $\varphi(x) = x^{-1}$ группы A в себя непрерывно.

Множество рациональных чисел с топологией открытых интервалов является топологической группой относительно сложения.

СТРУКТУРА БОЛЬШИНСТВА

В пару (A_i, M_i) входит множество A_i и множество M_i подмножеств множества A_i . Множество A_i называется *мажоритарным пространством*, множество M_i — *мажоритарной системой*, а его элементы — подмножества множества A_i — *коалициями*, или *большинствами*, если удовлетворяют аксиомам:

а) множество M_i не пусто;

б) $(X \in M_i \text{ и } X \subset Y) \text{ влечет } Y \in M_i$;

в) $X \in M_i \text{ влечет } A - X \notin M_i$.

Морфизмами структуры большинства могут быть выбраны отображения, переводящие коалиции в коалиции.

Примеры.

1) Пусть задано отображение $\mu: P(A) \rightarrow [0,1]$ булеана множества A в отрезок $[0,1]$ множества действительных чисел такое, что $\mu(\emptyset) = 0$, $\mu(A) = 1$ и $\mu(X \cup Y) = \mu(X) + \mu(Y)$, если $X, Y \in A$ и $X \cap Y = \emptyset$ (т. е. μ — мера на A). Зададим число $\tau \geq 1/2$ и положим $X \in M$, если $\mu(X) \geq \tau$. Пара (A, M) представляет теперь мажоритарное пространство.

2) Другим примером мажоритарного пространства может служить группа экспертов, состоящая, например, из двух математиков, двух психологов и двух экономистов. Большинство будет любая группа из четырех и более экспертов, в которую входят представители всех профессий.

Аксиоматическое изучение структуры большинства оказывается полезным при анализе различных правил экспертных оценок, суждений о мнениях, критериев классификации объектов.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Морфизмами структуры в предшествующих примерах были названы соответствия, «сохраняющие» определенные свойства структурированных множеств.

Например, для множеств с отношениями такое «сохранение» было задано условием « $(a, b) \in R_i$ влечет $(f(a), f(b)) \in R_j$ ». Для множеств с законом композиции выполняется равенство $f(aT_i b) = f(a)T_j f(b)$, а для топологических пространств выполняется условие: $X \in D_j$ влечет $f^{-1}(X) \in D_i$ (т. е. прообраз открытого множества по непрерывному отображению открыт).

Определение 1. Соответствие $g: A_i \rightarrow A_j$ между структурированными множествами называется *корреспонденцией*, если сопряженное ему соответствие $g: A_j \rightarrow A_i$ оказывается морфизмом структуры.

Примеры.

1) Пусть множества $A_i \equiv A_j \equiv A$ состоят из элементов $\{1, 2\}$. Рассмотрим пример отношений R_i и R_j на A , для которых тождественная биекция $\Delta_A: A \rightarrow A$ будет морфизмом, но не будет корреспонденцией (рис. 6.45).

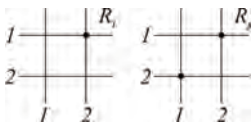


Рис. 6.45. Тождественная биекция $\Delta_A: A \rightarrow A$ для отношений R_i и R_j является морфизмом, но не является корреспонденцией

2) Рассмотрим также пример отношений Q_i и Q_j на $A = \{1, 2, 3, 4\}$, для которых диагональ Δ_A будет корреспонденцией, но не является морфизмом (рис. 6.46).

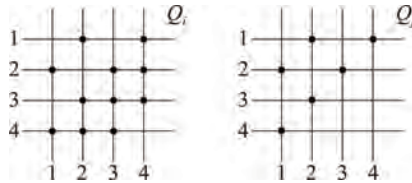


Рис. 6.46. Отношения Q_i и Q_j , для которых биекция $\Delta_A: A \rightarrow A$ есть корреспонденция, но не морфизм

Определение 2. Соответствие $h: A_i \rightarrow A_j$ между структурированными множествами называется **обратимым морфизмом**, если является морфизмом структуры и одновременно корреспонденцией.

Примеры.

1) Рассмотрим (рис. 6.47) пары (A_i, R_i) и (A_j, R_j) .

Соответствие $h: A_i \rightarrow A_j$, описываемое таблицей,

A_i	1	2	3	4
A_j	a	b	c	

оказывается обратимым морфизмом.

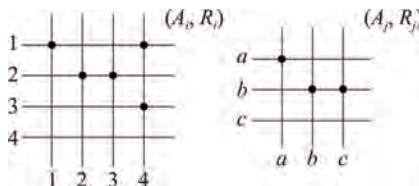


Рис. 6.47. Соответствие $h: A_i \rightarrow A_j$ является обратимым морфизмом для отношений R_i и R_j

2) Пусть задано множество A с отношением толерантности τ . Соответствие φ из A в булеан $P(A)$ имеет вид $\varphi(a) = K_a$, где K_a — класс толерантности τ , содержащий элемент $a \in A$. Заметим, что в булеане $P(A)$ определено соотношение толерантности между подмножествами « $X \subset A$ толерантно $Y \subset A$, если $X \cap Y \neq \emptyset$ ». Соответствие φ дает пример необра-

тимого морфизма структуры толерантностей. Действительно, пусть $K_a \cap K_b \neq \emptyset$, т. е. K_a и K_b толерантны, но $K_a \neq K_b$. Тогда существуют $\tilde{a} \in K_a$ и $\tilde{b} \in K_b$ такие, что $(\tilde{a}, \tilde{b}) \notin \tau$, но $\tilde{a} \in \varphi^{-1}(K_a)$ и $\tilde{b} \in \varphi^{-1}(K_b)$ или условие, что K_a и K_b толерантны, не влечет утверждение: $\varphi^{-1}(K_a)$ и $\varphi^{-1}(K_b)$ толерантны.

Морфизмы структурированных множеств, будучи соответствиями, могут обладать или не обладать теми или иными каноническими свойствами соответствий (раздел 6.1.2).

Определение 3. Морфизмы, являющиеся отображениями, обычно называют *гомоморфизмами*.

Определение 4. Инъективные гомоморфизмы называются *моморфизмами*.

Определение 5. Сюръективные гомоморфизмы носят название *эпиморфизмов*.

Определение 6. Биъективные гомоморфизмы называют *биморфизмами*.

Определение 7. Морфизмы, являющиеся одновременно обратимыми и биъективными, называются *изоморфизмами*.

Заметим, что для того, чтобы соответствие было изоморфизмом, не достаточно в отдельности ни его обратимости, ни биъективности.

Тождественная биекция между структурированными множествами (A, R_i) и (A, R_j) из иллюстрации к определению 1 дает пример биъективного морфизма, не являющегося корреспонденцией, а соответствие h из примера к определению 2 — небиективного обратимого морфизма.

Наконец, особые названия имеют морфизмы структурированных множеств в себя.

Определение 8. Гомоморфизм структурированного множества в себя называют *эндоморфизмом*.

Определение 9. Биморфизм структурированного множества в себя называют *автоморфизмом*.

СТАНДАРТНЫЕ СПОСОБЫ ПОРОЖДЕНИЯ ПРОИЗВОДНЫХ СТРУКТУР

В настоящем разделе, как и в предыдущих, предпочтение отдано строгим формальным конструкциям, а примерам, иллюстрирующим вводимые понятия. Обычно новые структуры порождаются из уже заданных путем перенесения с помощью соответствий.

ПРОБРАЗ СТРУКТУРЫ

Пусть в нашем распоряжении имеются два множества — неструктурированное множество A и структурированное множество B , а также соответствие $f: A \rightarrow B$. Зададим структуру в множестве A , введя по определению между элементами из A те же соотношения, что имеются между их образами по соответствию f в структурированном множестве B . Например, если B — множество с отношением R , то в множестве A появляется следующее отношение S :

$$(a, b) \in S, \text{ если } (f(a), f(b)) \in R.$$

Или для внутреннего закона композиции T на множестве B определим закон S в множестве A :

$$aSb = f^{-1}(f(a)Tf(b)).$$

Примером прообраза структуры может служить конструкция подструктуры, которая получается перенесением структуры из структурированного множества B на его неструктурированное подмножество A с помощью канонического вложения $i: A \rightarrow B$ (пример из раздела об отображениях в 6.1.2). Заметим, что когда говорят о подструктурах алгебраических структур, например о подгруппах, в определении подструктуры включают требование того, чтобы композиция элементов подмножества принадлежала тому же подмножеству (так называемая устойчивость, или замкнутость, подмножества относительно законов композиции). Так, подмножество четных чисел множества целых чисел оказывается подгруппой группы сложения, а подмножество нечетных чисел не будет подгруппой.

Введем некоторое обобщение конструкции переноса структур. Вместе с неструктурированным множеством A рассмотрим теперь не одно множество B , а целое семейство одинаково структурированных множеств $\{B_i\}$, $i \in I$ и семейство соответствий $\{f_i: A \rightarrow B_i\}$, $i \in I$. Между элементами множества A по определению вводятся структурные соотношения только в том случае, если таковые есть между соответствующими образами этих элементов по каждому из соответствий f_i ($i \in I$). Так, например, для множеств B_i с отношениями порядка и для $a, b \in A$ определяем:

$$a \leq b, \text{ если } f_i(a) \leq f_i(b) \text{ для всех } i \in I.$$

Частным случаем описанной обобщенной конструкции прообраза структур является произведение структур. Пусть задано множество $E = \prod_{i \in I} E_i$, где все сомножители E_i — одинаково структурированные множества. Произведением указанных структур на множестве E называется прообраз структур множеств E_i по соответствиям $pr_i: E \rightarrow E_i$, т. е. по каноническим проекциям произведения на свои сомножители. Так, произведе-

дением групп G_i будет произведение множеств G_i , в котором определена «покомпонентная» композиция элементов. Например, суммой точек (a, b) и (c, d) плоскости $Q \times Q$ (где Q — числовое множество) называют точку $(a + c, b + d)$, или, в терминах переноса структур, $a + \tilde{a} = b \equiv ((a_1, a_2) + (\tilde{a}_1, \tilde{a}_2)) = (b_1, b_2)$, где b таково, что $pr_i(b) = pr_i(a) + pr_i(\tilde{a})$ для всех $i \in I$.

В разделе 6.1.1 произведение двух множеств определено как совокупность всех упорядоченных пар их элементов. Существует более общий подход к конструкции произведения: произведением $E = \prod_{i \in I} E_i$ называется совокупность всех отображений $f: I \rightarrow \bigcup_{i \in I} E_i$, по которым образами элемента $i \in I$ служат элементы из E_i . В этом случае множество-степень E^I оказывается частным случаем (соответствующим ситуации совпадающих между собой сомножителей E_i) произведения. Таким образом, для множеств-степеней прообраз структуры при перенесении структур превращается в распространение структур на множества-степени. Определение 4 раздела об отношении порядка в 6.1.3 дает пример распространения порядка на множество-степень. Аналогично может быть введено распространение R на множество-степень произвольного отношения R на множестве E : для $f, g \in E^I$ и $(f, g) \in R$, где $R \in E^I \times E^I$, если для любого элемента $i \in I$ выполняется соотношение $(f(i), g(i)) \in R \subset E \times E$. Определение 1 раздела об алгебре множеств из раздела 6.1.4 иллюстрирует распространение на множество-степень внутреннего закона композиции.

ОБРАЗ СТРУКТУРЫ

Рассмотрим соответствие $f: A \rightarrow B$ между структурированным множеством A и неструктурированным множеством B . Перенос структуры из A в B соответствием f осуществляется введением между элементами из B тех же отношений, что имели их прообразы по f в множестве A . Так, отношение R в множестве A переносят в B (отношение S) по правилу: для $x, y \in B$ выполняется $(x, y) \in S$, если $(f^{-1}(x), f^{-1}(y)) \in R$. Например, для случая, когда множество A — топологическое пространство, открытыми будут те подмножества множества B , прообразы по соответствию f которых — открытые множества в топологии A .

Примеры.

1) Рассмотрим множество, $\mathbb{R}^2 = \mathbb{R} \times \mathbb{R}$, где \mathbb{R} — действительные числа, и внутренний закон композиции в \mathbb{R}^2 $(x, y) + (\tilde{x}, \tilde{y}) = (x + \tilde{x}, y + \tilde{y})$. Другим множеством пусть служит совокупность V всех векторов координатной плоскости, идущих из начала координат. Биекция $\varphi: \mathbb{R}^2 \rightarrow V$ со-

поставляет паре чисел $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ вектор, оканчивающийся в точке с координатами (x, y) , и переносит из \mathbb{R}^2 в V структуру коммутативной группы сложения векторов с законом сложения:

$$\vec{a} + \vec{b} = \vec{c}, \text{ где } c_x = a_x + b_x; c_y = a_y + b_y.$$

2) Не менее важным примером перенесения структуры на образы может служить конструкция факторструктуры.

Пусть задано множество A с отношением эквивалентности R и еще с каким-либо типом структуры Str . Рассмотрим фактормножество A/R и каноническую сюръекцию $S: A \rightarrow A/R$ (каждому элементу a из A по S соответствует класс эквивалентности из A/R , содержащий элемент a).

Факторструктурой на множестве A/R называется образ структуры Str по канонической сюръекции $S: A \rightarrow A/R$. Например, в случае, когда Str — структура предпорядка для $K, K' \in A/R$, определяем $K \geq K'$, если существуют $a, b \in A$ такие, что $a \in S^{-1}(K)$ и $b \in S^{-1}(K')$ (другими словами, $a \in K$, $b \in K'$) и $a \geq b$ (доказательство того, что введенное на фактормножестве A/R отношение для определенной эквивалентности R есть порядок, содержится в теореме 2 раздела об отношении эквивалентности в 6.1.3).

Пусть структура Str определяет в множестве A структуру группы с законом T . Тогда в множестве A/R появляется внутренний закон композиции T/R , по этому закону композицией классов K и K' из A/R будет класс, в который входит композиция aTb (где $a \in K$ и $b \in K'$), т. е. $K(T/R)K' = S(S^{-1}(K)T S^{-1}(K'))$. Если эквивалентность R согласована с законом T (определение 3 раздела о группах из 6.1.4), то закон T/R в фактормножестве A/R оказывается групповым (теорема 1 раздела о группах из 6.1.4) и множество A/R с факторзаконом называется **факторгруппой**. Заметим, что структура порядка или алгебраическая структура не обладают факторструктурой относительно произвольной эквивалентности; напротив, топология всегда обладает факторструктурой относительно любого отношения эквивалентности.

Закончим раздел очевидным утверждением о том, что соответствия, переносящие структуры на прообразы или на образы, естественно оказываются корреспонденциями или морфизмами переносимых структур.

6.1.6. Об аксиоматике теории множеств

Вводя в разделе 6.1.1 основные конструкции теории множеств и строя свои доказательства, мы пользовались довольно очевидными свойствами этих конструкций. Подобные исходные допущения называют аксиомами теории. Перечислим некоторые из теоретико-множественных аксиом.

1. Если множества состоят из одинаковых элементов, то они равны.
2. Пустое множество существует.
3. Объединение множеств существует.
4. Множество-степень существует.
5. Произведение множеств существует.
6. Бесконечные множества существуют.
7. Аксиома выбора: «произведение $\prod_{i \in I} A_i$, где множество I и все множества A_i бесконечны, не пусто» (подробнее эта аксиома будет рассмотрена в разделе 6.3.1).
8. Аксиома подстановки. Если задан универсум U и некоторое свойство (предикат) P , то всегда существует подмножество $A \subset U$ такое, что для всех $a \in A$ свойство P выполняется и для всех $a \notin A$ — не выполняется. Или, более кратко: подмножества универсума существуют.
9. Аксиомы ограничения. Мы предполагали до сих пор, что множество и произвольная совокупность — синонимы. Такое допущение, как уже говорилось в разделе 6.1.1, приводит к логическим противоречиям.

Примеры противоречий.

1) Рассмотрим множество Z всех множеств и его булеан $P(Z)$. Для любого $X \in P$ согласно определению множества Z выполняется условие $X \in Z$, т. е. существует инъективное вложение P в Z и $\text{Card} P \leq \text{Card} Z$ (напомним, что через $\text{Card} A$ обозначено количество элементов в множестве A). В разделе 6.3.1 показано (теорема Кантора), что $\text{Card} P(Z) > \text{Card} Z$, т. е. мы пришли к противоречию.

2) Рассмотрим в качестве универсума совокупность мужчин городка N и набор предикатов:

«Брадобрей b единственный в N ».

«Брадобрей обслуживает множество клиентов A , которые не бреются сами, и только их».

Спрашивается, $b \in A$ или $b \notin A$? Пусть $b \in A$, т. е. b не бреется сам, тогда он должен обслуживать себя и тогда $b \notin A$. Если $b \notin A$, т. е. b бреется сам, то $b \in A$.

Видим, что наивное представление о произвольном виде совокупностей самопротиворечиво. Существует ряд способов избежать противоречия в теории множеств. Эти способы и называются аксиомами ограничения. Рассмотрим в качестве примера аксиому типов. С любым множеством станем связывать тип и обозначать $a.i$, здесь a — множество, i — его тип. Если $a.i \in A.j$, то типы i и j будем называть соседними и говорить, что тип i соседний типу j снизу, а тип j соседний типу i сверху и писать $j=i+1$.

Аксиома типов: элементами множества могут быть объекты только одного типа.

Заметим, что противоречивость множества всех множеств в теории с аксиомой типов отсутствует, поскольку в ней не существует само такое множество. Утверждение $P(Z) \in Z$ недопустимо, если тип множества Z есть i , то тип его булеана $P(Z)$ есть $i+1$ (так как $Z \in P(Z)$).

Можно говорить о различного рода видоизменениях аксиом и различных вариантах теории множеств (аналогично тому, как замена аксиом геометрии дает различные геометрии). Одну из таких модификаций иллюстрирует конструкция армат (Левич, 1982). Видоизменения касаются аксиомы подстановки. Для предикатов P относительно элементов универсума помимо суждений «да» и «нет» (обладает элемент свойством P или не обладает) разрешены иные значения истинности из пространства истинности I . Теория армат с аксиомой типов в качестве аксиомы ограничения дает иерархию универсумов, каждый из которых есть аналог многозначного булеана универсума соседнего снизу типа, т.е. армат $A.i$ типа i есть отображение $U.i-1 \rightarrow I$ универсума типа $i-1$ в пространство истинности, и универсум типа i есть множество-степень $I^{U.i-1} = U.i$. Армат становятся объектами, охватывающими несколько уровней иерархии, и конструкция структуры армат, обобщающая понятие количества, получает дополнительные в сравнении с кардинальными числами «степени свободы». Большинство естественных систем иерархичны (таксономия организмов: виды, семейства, роды и т.д.; экосистемы: особи, популяции, сообщества и т.д.; строение вещества: нуклоны, ядра, атомы, молекулы и т.д.) и для их описания требуется соответствующий математический аппарат.

Иной способ модификации теории состоит в замене исходных неопределяемых понятий. Например, при построении курса мы пользовались понятиями множество, элемент, принадлежность и рядом аксиом. На их основе получали свойства соответствий. В качестве исходного можно пользоваться понятием морфизма, удовлетворяющего ряду аксиом (которые вводят некоторые из свойств соответствий) и, исходя из них, получить для некоторых из морфизмов свойства множеств. Таков подход к обоснованию теории множеств в теории категорий и функторов, изложению начальных определений которой посвящен раздел 6.2.

6.2. Категории и функторы

6.2.1. Определение категории. Канонические морфизмы

Определение 1. *Категорией* K называют совокупность двух классов — класса $Ob K$ и класса $Mor K$. Элементы класса $Ob K$ называют *объектами* категории K . Элементы класса $Mor K$ — *морфизмами* категории K . Морфизмы и объекты связаны следующим образом:

а) каждой упорядоченной паре объектов $A, B \in \text{Об } K$ сопоставлено множество $H_K(A, B)$ морфизмов из $\text{Мог } K$;

б) каждый морфизм из $\text{Мог } K$ принадлежит одному и только одному из множеств $H_K(A, B)$;

в) в классе $\text{Мог } K$ введен частичный бинарный внутренний закон композиции: произведение $\alpha\beta$ морфизма $\alpha \in H_K(A, B)$ на морфизм $\beta \in H_K(C, D)$ определено тогда и только тогда, когда объект B совпадает с объектом C , и в этом случае $\alpha\beta \in H_K(A, D)$. Композиция морфизмов ассоциативна: $(\alpha\beta)\gamma = \alpha(\beta\gamma)$;

г) в каждом из множеств $H_K(A, A)$ содержится морфизм 1_A , называемый тождественным, или единичным, морфизмом объекта A , такой, что $\alpha 1_A = \alpha$ и $1_A \beta = \beta$ для всех морфизмов $\alpha \in H_K(X, A)$ и $\beta \in H_K(A, Y)$, где $A, X, Y \in \text{Об } K$.

Примеры.

1) Категориями являются структурированные множества, описанные в разделе 6.1.5. В частности, совокупность Eq множеств с разбиениями. Объектами этой категории служат пары (A, E_A) , где A — множество, E_A — отношение эквивалентности на A , морфизмы категории Eq — это соответствия, которые каждый класс разбиения A/E_A переводят целиком в некоторый класс другого разбиения. Единичными морфизмами категории Eq служат тождественные соответствия Δ_A .

2) Категория множеств с отмеченной точкой. Объекты — всевозможные множества с выделенным элементом. Морфизмы — соответствия, переводящие выделенный элемент области отправления обязательно в выделенный элемент области прибытия.

3) Любое частично упорядоченное множество A . Его можно рассматривать как категорию, объектами которой будут элементы из A , а морфизмами всевозможные пары элементов (a, b) , для которых $a \leq b$. Таким образом, для любых двух объектов a и b рассматриваемой категории множество $H(a, b)$ состоит из одного морфизма (a, b) , если $a \leq b$, или пусто, если a и b не сравнимы.

Замечания.

1) Можно сформулировать определение категории, в котором будут фигурировать только морфизмы. Категория при этом оказывается особого рода частичной полугруппой, а объекты оказываются возможным отождествить с единичными элементами этой полугруппы.

2) Обычные примеры категорий — структурированные множества. Однако аксиоматику теории категорий можно рассматривать как более

слабую в сравнении с аксиоматикой теории множеств — категория множеств появится среди возможных категорий при выполнении ряда условий, дополнительных к аксиомам категорий.

Определение 2. *Подкатегорией* Λ категории K называем категорию, для которой выполняются соотношения:

- а) $Ob \Lambda \subset Ob K$;
- б) $H_\Lambda(A, B) \subset H_K(A, B)$;
- в) композиция морфизмов из категории Λ есть композиция этих же морфизмов в категории K ;
- г) единичные морфизмы из категории Λ есть единичные морфизмы в категории K .

Примеры.

- 1) Категория множеств Set_f с морфизмами-отображениями есть подкатегория категории Set — множеств с морфизмами-соответствиями.
- 2) Категория коммутативных групп является подкатегорией категории групп.

Определение 3

а) Морфизм $u: A \rightarrow B$ категории K называют **моморфизмом**, если для произвольного объекта $X \in Ob K$ и любых морфизмов $\alpha, \beta: X \rightarrow A$ выполняется: $\alpha u = \beta u$ влечет $\alpha = \beta$.

б) Морфизм $v: A \rightarrow B$ категории K называют **эпиморфизмом**, если для произвольного объекта $Y \in Ob K$ и любых морфизмов $\alpha, \beta: B \rightarrow Y$ выполняется: $v\alpha = v\beta$ влечет $\alpha = \beta$.

в) Морфизм u категории K называется **биморфизмом**, если он является одновременно моно- и эпиморфизмом.

г) Морфизм $u: A \rightarrow B$ категории K называют **изоморфизмом**, если существует морфизм $v: B \rightarrow A$ такой, что $vu = 1_B$ и $uv = 1_A$.

Предложение 1. В категории структурированных множеств инъективные отображения являются моморфизмами и сюръективные отображения — эпиморфизмами.

Доказательство. Это предложение является перефразировкой «теоремы о сокращении «множителей» при композиции» раздела 6.1.2.

Предложение 2. Изоморфизмы категории являются ее биморфизмами.

Доказательство. Рассмотрим изоморфизм $u: A \rightarrow B$ и произвольные морфизмы $\alpha, \beta: X \rightarrow A$, такие, что $\alpha u = \beta u$. Поскольку u — изоморфизм, то существует морфизм $v: B \rightarrow A$ такой, что $uv = 1_A$. Таким образом, $\alpha u = \beta u \Rightarrow (\alpha u)v = (\beta u)v \Rightarrow \alpha(uv) = \beta(uv) \Rightarrow \alpha 1_A = \beta 1_A \Rightarrow \alpha = \beta$, т. е. u — моморфизм. Аналогично доказывается то, что u — эпиморфизм и, следовательно, биморфизм.

Замечание.

В ряде категорий, например в категории множеств, в категории групп, любой биморфизм будет также и изоморфизмом. Но в общем случае это не так. Например, в упорядоченном множестве, рассматриваемом как категория (пример 3 к определению 1), все морфизмы оказываются биморфизмами, но изоморфизмами — только единичные.

Предложение 3. Если морфизм uv — мономорфизм, то морфизм u — мономорфизм.

Доказательство. Для произвольных морфизмов α и β таких, что $\alpha u = \beta u$, выполняется $\alpha u = \beta u \Rightarrow (\alpha u)v = (\beta u)v \Rightarrow \alpha(uv) = \beta(uv) \Rightarrow \alpha = \beta$, т. е. u — мономорфизм.

Предложение 4. Класс всех объектов и класс всех мономорфизмов произвольной категории K составляют подкатеорию Моно_K категории K .

Доказательство. Для того чтобы совокупность Моно_K оказалась категорией, необходимо, чтобы композиция мономорфизмов оказалась мономорфизмом и среди мономорфизмов нашлись единичные морфизмы для всех объектов. Пусть для произвольных морфизмов α и β и для мономорфизмов u и v выполняется равенство $\alpha(uv) = \beta(uv)$. Поскольку u и v — мономорфизмы, то выполняются утверждения: $\alpha(uv) = \beta(uv) \Rightarrow (\alpha u)v = (\beta u)v \Rightarrow \alpha u = \beta u \Rightarrow \alpha = \beta$, откуда следует, что композиция uv — мономорфизм. Ситуация с единичными морфизмами проясняется после замечания о том, что все единичные морфизмы категории K — мономорфизмы. Действительно, $\alpha 1_A = \beta 1_A$ влечет $\alpha = \beta$ для произвольных морфизмов α и β .

Определение 4. Будем говорить, что мономорфизм $u: U \rightarrow A$ *мажорирует* мономорфизм $v: V \rightarrow A$, если существует морфизм $x: V \rightarrow U$ такой, что $xu = v$:



Предложение 5. Отношение «мономорфизм u мажорирует мономорфизм v » есть предпорядок на совокупности мономорфизмов категории K .

Доказательство. Поскольку единичные морфизмы есть мономорфизмы, то рассматриваемое отношение рефлексивно. Транзитивность следует из следующего утверждения. Пусть $u \geq v$ и $v \geq w$, тогда существуют морфизмы x и y такие, что $xu = v$ и $yu = w$ и выполняется равенство

у $xu = w$, т. е. существует морфизм $z = ux$ такой, что $zu = w$. Это означает, что $u \geq w$.

Определение 5. Мономорфизмы u и v , мажорирующие друг друга, называются *эквивалентными*.

Заметим, что отношение « $u \geq w$ и $w \geq u$ », будучи факторизацией отношения предпорядка, действительно является отношением эквивалентности (теорема 2 раздела 6.1.3).

Определение 6. Среди эквивалентных мономорфизмов $u_i : U_i \rightarrow A$ обычно выбирается их единственный представитель $u : U \rightarrow A$ и называется *каноническим мономорфизмом*, а область отправления канонического мономорфизма u называется *подобъектом* объекта A .

Примерами подобъектов и канонических мономорфизмов могут служить подмножества и канонические вложения в категории множеств, подгруппы и их вложения в категории групп. Конструкция подобъекта эксплицирует в категорном языке конструкцию подструктуры в категориях структурированных множеств.

Определение 7. Пусть $\{K_i\}$, где $i \in I$ — семейство категорий. *Произведением* $\prod_i K_i$ категорий K_i называют совокупность, объектами которой служат всевозможные семейства объектов $\{X_i\}$, $i \in I$, где $X_i \in \text{Ob } K_i$. Введем множества $H_{\prod_i K_i}(\{X_i\}, \{Y_i\}) = \prod_i H_{K_i}(X_i, Y_i)$, т. е. декартовы произведения множеств $H_{K_i}(X_i, Y_i)$ и композицию элементов u_i и v_i из $H_{K_i}(X_i, Y_i)$ как (u_i, v_i) .

Предложение 6. Произведение $\prod_i K_i$ семейства категорий $\{K_i\}$ есть категория.

Доказательство. Конструкция класса $\text{Ob } \prod_i K_i$ множеств $H_{\prod_i K_i}(\{X_i\}, \{Y_i\})$ и композиции морфизмов очевидны из определения. Единичными же морфизмами категории $\prod_i K_i$ служат семейства единичных морфизмов категорий $K_i : 1_{\{X_i\}} = \{1_{X_i}\}$, где $i \in I$.

6.2.2. Функторы

Определение 1. *Одноместным ковариантным функтором* из категории K в категорию L называют отображение $F : K \rightarrow L$, для которого:

- а) для всех объектов $A \in \text{Ob } K$ выполняется $F(A) \in \text{Ob } L$;
- б) для каждого морфизма $\alpha: A \rightarrow B$, где $A, B \in \text{Ob } K$, выполняется $F(\alpha) \in H_L(F(A), F(B))$;
- в) для всякого единичного морфизма $1_A \in K$ выполняется $F(1_A) = 1_{F(A)}$;
- г) если $\alpha \in H_K(A, B)$, $\beta \in H_K(B, C)$, то $F(\alpha\beta) = F(\alpha)F(\beta)$.

Замечания.

1) Термин «ковариантность» связан с реализацией в определении одной из двух возможностей введения отображения F . Другая возможность состоит в модификациях: $F(\alpha) \in H_L(F(B), F(A))$ и $F(\alpha\beta) = F(\beta)F(\alpha)$ для пунктов 2 и 4 определения 1 соответственно. Соответствующий такой модификации функтор называют *контрвариантным*.

2) Многочестные функторы из семейства категорий $(K_i | i \in I)$ в категорию L могут быть определены как одноместные функторы из категории-произведения $\prod_i K_i$ в категорию L .

3) Если рассматривать категорию как частичную полугруппу (т. е. отождествить объекты категории с единичными морфизмами полугруппы), то функтором оказывается любое отображение, «сохраняющее» композицию морфизмов — элементов полугруппы $F(\alpha\beta) = F(\alpha)F(\beta)$ и переводящее единичные морфизмы полугруппы K в единичные морфизмы полугруппы L . Другими словами, функторы категорий есть представления соответствующих полугрупп.

Примеры.

1) Рассмотрим произвольную категорию K с выделенным в ней объектом X и категорию множеств Set . Поскольку совокупности $H_K(A, B)$ любой категории по определению категории являются множествами, т. е. объектами категории Set , возможно, рассмотрение следующего отображения: $h^X(A) = H_K(X, A)$ и $h^X(\alpha)$, где $\alpha \in H_K(A, B)$, есть отображение из $h^X(A) = H_K(X, A)$ в $h^X(B) = H_K(X, B)$, сопоставляющее каждому $v \in H_K(X, A)$ элемент $v\alpha$ из $H_K(X, B)$:



Отображение h^X переводит единичные морфизмы 1_A категории K в тождественные отображения $\Delta: H_K(X, A) \rightarrow H_K(X, A)$, т. к. $v1_A = v$.

И поскольку $\nu(\alpha\beta) = (\nu\alpha)\beta$ (что можно интерпретировать как $h^X(\alpha\beta) = h^X(\alpha)h^X(\beta)$), то отображение h^X оказывается одноместным ковариантным функтором, называемым **основным одноместным ковариантным функтором** из категории K в категорию Set .

2) Рассмотрим категорию-произведение $K^0 \times K$, где категория K^0 отличается от категории K тем, что $H_{K^0}(A, B) \equiv H_K(B, A)$, и категорию Set . Отображение $h: K^0 \times K \rightarrow \text{Set}$ зададим следующим образом: для A, B из K положим $h(A, B) = H_K(A, B) \in \text{Set}$, для $h(\alpha, \beta) = \varphi: H_K(B, A) \rightarrow H_K(C, D)$, где $\alpha: C \rightarrow A$, $\beta: B \rightarrow D$ такое, что $\varphi(\gamma) = \alpha\gamma\beta$.



Легко показать, что отображение h оказывается функтором, контрвариантным по первому аргументу и ковариантным — по второму, функтор h называют **основным двуместным функтором** из категории K в категорию множеств Set .

3) Пусть Λ — произвольная подкатегория категории K . Естественное вложение объектов и морфизмов категории Λ в категорию K будет ковариантным функтором, называемым **функтором вложения**.

Предложение 1. Композиция FG функторов F и G есть функтор.

Доказательство. Пусть $F: K \rightarrow L$ и $G: L \rightarrow M$. Для произвольного объекта A из K выполняется $F(A) = X \in \text{Ob } L$ и $(FG)(A) \equiv G(F(A)) \equiv G(X) \in \text{Ob } M$. Для произвольного $\alpha: A \rightarrow B$, где $A, B \in K$, $F(\alpha) \in H_L(F(A), F(B))$ (для ковариантного функтора F) и $(FG)(\alpha) = G(F(\alpha)) \in H_M(G(F(A)), G(F(B)))$. При этом $(FG)(1_A) = G(F(1_A)) = G(1_{F(A)}) = 1_{G(F(A))}$ и $(FG)(\alpha\beta) = G(F(\alpha\beta)) = G(F(\alpha)F(\beta)) = G(F(\alpha))G(F(\beta))$.

6.3. Сравнение математических структур

В настоящем разделе предполагается, что задан универсум U и все множества, о которых идет речь, являются подмножествами универсума из булеана $P(U)$.

6.3.1. Сравнение бесструктурных множеств: мощности

Кардинальные числа множеств

Определение 1. Множества A и B называются **равномощными**, если существует биекция $f: A \rightarrow B$.

Предложение 1. Отношение R на булеане $P(U)$ «множество A равномощно множеству B » есть эквивалентность.

Доказательство. Пусть множества A , B и C принадлежат булеану $P(U)$.

1) *Рефлексивность.* Диагональное тождественное отображение $\Delta: A \rightarrow A$ является биекцией, откуда $(A, A) \in R$.

2) *Симметричность.* Соответствие f^* , сопряженное к биекции f , само есть биекция, так как сюръективность двойственна всюду определенности, а инъективность — функциональности. Таким образом, $(A, B) \in R$ влечет существование биекции $f: A \rightarrow B$, в силу чего существует биекция $f^*: B \rightarrow A$, откуда следует, что $(B, A) \in R$.

3) *Транзитивность.* Докажем, что композиция fg биекций f и g биективна. Пусть заданы биекции $f: A \rightarrow B$ и $g: B \rightarrow C$.

а) Для каждого элемента $a \in A$ существует образ $f(a) \in B$, т. к. биекция f всюду определена. Для каждого элемента $b \in B$, в частности, для элемента $f(a) \in B$, существует образ $g(f(a)) \in C$, т. к. так как биекция g всюду определена.

Таким образом, композиция fg всюду определена.

б) Для каждого элемента $a \in A$ образ $f(a)$ единственен, т. к. биекция f функциональна. Для каждого элемента $b \in B$, в частности для элемента $f(a) \in B$, образ $g(f(a))$ единственен, т. к. биекция g функциональна.

Таким образом, композиция fg функциональна.

в) Для каждого элемента $c \in C$ прообраз $g^*(c)$ единственен, т. к. биекция g инъективна. Для каждого элемента $b \in B$, в частности для элемента $g^*(c)$, прообраз по биекции f единственен, т. к. биекция f инъективна. Поэтому для любого элемента $c \in C$ прообраз по композиции fg единственен и есть $f^*(g^*(c))$, поэтому композиция fg — инъекция.

г) Для каждого элемента $c \in C$ прообраз $g^*(c)$ существует, т. к. биекция g — сюръекция. Для каждого элемента $b \in B$, в частности для элемента $g^*(c)$, прообраз по биекции f существует, т. к. биекция f — сюръекция. Поэтому для любого элемента $c \in C$ существует прообраз по композиции fg и fg — сюръекция.

Теперь $(A, B) \in R$ и $(B, C) \in R$ влечет существование биекций $f: A \rightarrow B$ и $g: B \rightarrow C$, откуда, в свою очередь, следует существование биекции $fg: A \rightarrow C$, т. е. $(A, C) \in R$.

Определение 2. Эквивалентность R «множества A и B равномошны» определяет на булеане универсума $P(U)$ фактормножество P/R . Элементы фактормножества булеана P по отношению равномошности называют *кардинальными числами*.

Определение 3. Кардинальным числом множества A называют класс \aleph (алеф) из фактормножества P/R булеана универсума по отношению равномошности, в который входит множество A .

Обозначение: $\text{Card}A = \aleph$.

Замечание. Следующие термины являются синонимами:
кардинальное число множества A ,
мощность множества A ,
количество элементов в множестве A .

Пример.

$$U = \{a, b, c, d\};$$

$$P(U) = \left\{ \begin{array}{l} \emptyset, \{a\}, \{b\}, \{c\}, \{d\}, \{ab\}, \{ac\}, \{ad\}, \{bc\}, \{bd\}, \{cd\}, \{abc\}, \\ \{abd\}, \{bcd\}, \{acd\}, \{abcd\} \end{array} \right\}.$$

$$\frac{P}{R} = \left\{ \begin{array}{l} [\emptyset], [\{a\}, \{b\}, \{c\}, \{d\}], [\{ab\}, \{ac\}, \{ad\}, \{bc\}, \{cd\}], \\ [\{abc\}, \{abd\}, \{bcd\}, \{acd\}], [\{abcd\}] \end{array} \right\} = \{0, 1, 2, 3, 4\},$$

где $0, 1, 2, 3, 4$, — классы эквивалентности множеств с соответствующим числом элементов.

Определение 4. Множество A называют *бесконечным*, если существует подмножество множества A , отличное от A и равномошное множеству A .

Примеры.

1) Рассмотрим множество \mathbb{N} натуральных чисел, его подмножество M четных чисел и биекцию $y(n) = 2n$ из \mathbb{N} в M , существование которой означает, что множество \mathbb{N} бесконечно.

2) Рассмотрим числовую ось \mathbb{R} и часть этой оси — интервал Q длиной 2π (который свернут в окружность). Рис. 6.48 иллюстрирует существование биективного отображения из множества \mathbb{R} на отрезок Q .

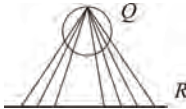


Рис. 6.48 Иллюстрация существования биекции из множества \mathbb{R} на его часть Q

Следовательно, множество действительных чисел бесконечно.

3) Рассмотрим множество-степень $I^{\mathbb{N}}$, где множество $I = \{a, b\}$, а \mathbb{N} — множество натуральных чисел, и подмножество A степени $I^{\mathbb{N}}$, со-

стоящее из тех функций, по которым $1 \in \mathbb{N}$ имеет образ a . Образует биекцию из $I^{\mathbb{N}}$ в A следующим образом. Функция f переходит в функцию g , такую, что $g(k+1) = f(k)$, и $g(1) = a$. В силу существования такой биекции множество функций $I^{\mathbb{N}}$ бесконечно.

Определение 5. *Конечным* называется множество, не являющееся бесконечным.

Определение 6. Кардинальные числа конечных множеств называются *натуральными числами*.

Замечание. Каждый класс эквивалентности фактормножества P/R для конечных множеств имеет свое название (например, класс с представителем \emptyset называется нуль (обозначается 0); класс, где есть $\{a\}$, называется один (1); класс, куда входит пара сапог, — два (2); класс, где расположены пальцы руки, — пять (5) и т. д.).

Определение 7. Мощность множества всех натуральных чисел \mathbb{N} обозначается \aleph_0 . Множества, равномощные множеству \mathbb{N} , называются счетными.

Предложение 2. Множество натуральных чисел \mathbb{N} не равномощно множеству действительных чисел \mathbb{R} .

Доказательство. Будем рассматривать не все действительные числа, а только лежащие между 0 и 1. Легко показать, что отрезок $[0,1]$ равномощен множеству всех действительных чисел \mathbb{R} . Эти числа представимы бесконечными десятичными дробями. Рассмотрим произвольную инъекцию из множества \mathbb{N} в отрезок $[0,1]$. Покажем, что она не может быть сюръективной. Обозначим дробь, которая является образом натурального числа n , как $0,(\alpha_k^n)$, где α_k^n — десятичный знак этой дроби стоящий на k -том месте. Рассмотрим дробь $0,(\beta_n)$, устроенную следующим образом:

$$\beta_n = \begin{cases} 0, & \text{если } \alpha_n^n \neq 0, \\ 1, & \text{если } \alpha_n^n = 0. \end{cases}$$

Дробь $0,(\beta_n) \in [0,1]$, но ее нет среди образов по рассматриваемой инъекции, т. к. от любого из образов $f(n) = 0,(\alpha_k^n)$ она отличается хотя бы знаком $\alpha_n^n \neq \beta_n$.

ТЕОРЕМА о неравномощности множества со своим булеаном.

Пусть заданы множество A и множество $P(A)$ всех подмножеств множества A . Множество $P(A)$ и A не равномощны.

Доказательство (диагональный принцип Кантора).

Пусть существует биекция $f : A \rightarrow P(A)$, т. е.

- 1) для каждого элемента $a \in A$ существует множество $B \in P(A)$ такое, что $f(a) = B$;
- 2) это множество B единственно;
- 3) для каждого множества $B \subset A$ существует элемент $d \in A$ такой, что $f^{-1}(B) = d$;
- 4) этот элемент d единственен.

Рассмотрим множество $C \subset A$ такое, что $a \in C$ равносильно условию ($a \in A$ и $a \neq f(a)$). Согласно пункту (3) существует элемент $x \in A$ такой, что $C = f(x)$. Выясним, какое из утверждений: $x \in C$ или $x \notin C$, истинно.

а) Пусть $x \in C$. Тогда $x \notin f(x)$ влечет $x \notin C$, т. к. $C = f(x)$.

б) Пусть $x \notin C$. Тогда $x \notin f(x)$, т. к. $f(x) = C$, но по определению множества C соотношение $x \notin f(x)$ влечет $x \in C$.

Таким образом, сюръективность отображения f (пункт 3) приводит или к противоречию (а), или к противоречию (б).

УПОРЯДОЧЕНИЕ КАРДИНАЛЬНЫХ ЧИСЕЛ

Определение 1. Будем говорить, что мощность множества A меньше или равна мощности множества B , если существует инъекция из A в B .

Обозначение: $\text{Card}A \leq \text{Card}B$.

Примеры.

1) $\text{Card}A < \text{Card}P(A)$, неравенство определено существованием, например, такой инъекции $i: A \rightarrow P(A)$, где $i(a) = \{a\}$, причем, в силу теоремы из предыдущего раздела, неравенство строгое.

2) Пусть $X \subset A$, тогда $\text{Card}X \leq \text{Card}A$. Инъекцией может служить каноническое вложение $i: X \rightarrow A$, т.е. $i(a) = a$, для любого элемента a из множества X .

3) Числовыми иллюстрациями могут служить вложения множества нечетных положительных чисел во множество натуральных чисел или множества рациональных чисел во множество действительных чисел.

Предложение 1. Введенное в определении 1 отношение неравенства мощностей подмножеств универсума U есть предпорядок на булеане $P(U)$.

Доказательство.

1) *Рефлексивность.* Каноническая биекция — диагональное соответствие $\Delta_A: A \rightarrow A$ — может служить инъекцией, необходимой для рефлексивности.

2) *Транзитивность*. Следует из того, что композиция инъекций — инъекция, что фактически обосновано при доказательстве предложения 1 раздела «кардинальные числа множеств».

Вспомним, что согласно теореме о факторизации предпорядков раздела 6.3.1 любой предпорядок на некоторой совокупности порождает на ней эквивалентность, называемую факторизацией предпорядка. В данном случае речь идет о следующей эквивалентности на булеане $P(U)$: «множество A эквивалентно множеству B , если существуют как инъекция $i: A \rightarrow B$, так и инъекция $j: B \rightarrow A$ ».

Предложение 2. Пусть заданы конечные множества A и B . Если существуют инъекции $i: A \rightarrow B$ и $j: B \rightarrow A$, то существует и биекция из множества A в множество B .

Доказательство. Рассмотрим функцию $K = ij: A \rightarrow A$. K — инъекция как композиция инъекций. Предположение, что $K(A) \neq A$ противоречит конечности A . Отсюда $K(A) = A$, т. е. K — сюръекция. И, следовательно, K — биекция (рис. 6.49). Но тогда инъекции i и j — также биекции. Действительно, пусть инъекция i — не сюръективна, тогда существует элемент a такой, что $a \in B$ и $a \notin i(A)$, откуда $j(a) \notin j(i(A)) = K(A) = A$, что противоречит уже выведенным свойствам биекции K . Так что, в качестве искомой биекции уже можно рассматривать инъекцию i (рассуждения для инъекции j аналогичны).



Рис. 6.49. Композиция ij инъекций $i: A \rightarrow B$ и $j: B \rightarrow A$ для конечных множеств A и B биективна

Следствие. Отношение неравенства мощностей конечных множеств антисимметрично и представляет собой порядок: ($\text{Card } A \leq \text{Card } B$ и $\text{Card } B \leq \text{Card } A$) влечет $\text{Card } A = \text{Card } B$.

Замечания.

1) Факторизация предпорядка $\text{Card } A = \text{Card } B$ называется *отношением равномощности множеств*.

2) В случае бесконечных множеств аналог предложения 2 становится аксиомой. Эта аксиома, так же как и ее отрицание, не противоречит другим аксиомам теории множеств. Приведем равносильные формулировки этой аксиомы:

а) Для любых бесконечных кардинальных чисел \aleph (алеф) и \beth (бет) выполняется или $\aleph < \beth$, или $\aleph = \beth$, или $\aleph > \beth$ (принцип трихотомии).

б) Если для бесконечных множеств A и B существуют инъекции $i: A \rightarrow B$ и $j: B \rightarrow A$, то существует биекция из A в B .

в) Произведение $\prod_{i \in I} A_i$, где I и все A_i бесконечны, не пусто (аксиома выбора).

Вспомним также, что распространение предпорядка на фактормножества является порядком на фактормножестве. В данном контексте распространение неравенства мощностей множеств на кардинальные числа выглядит следующим образом.

Определение 2. Кардинальное число \aleph меньше кардинального числа \aleph' (или равно ему), если в классах эквивалентности \aleph и \aleph' содержатся множества $A \in \aleph$ и $B \in \aleph'$ такие, что существует инъекция $i: A \rightarrow B$.

Согласно предложению 2 (или соответствующей аксиоме), указанный порядок на совокупности кардинальных чисел линейен.

Пример.

$$U = \{a, b, c, d\};$$

$$0 = \{\emptyset\};$$

$$1 = \{\{a\}, \{b\}, \{c\}, \{d\}\};$$

$$2 = \{\{ab\}, \{ac\}, \{ad\}, \{bc\}, \{bd\}, \{cd\}\};$$

$$3 = \{\{abc\}, \{abd\}, \{bcd\}, \{abd\}\};$$

$$4 = \{\{abcd\}\};$$

$$0 < 1 < 2 < 3 < 4.$$

АЛГЕБРА КАРДИНАЛЬНЫХ ЧИСЕЛ

В разделе 6.1.4 об алгебраических конструкциях даны определения согласованных на множестве E закона композиции T и отношения эквивалентности R , а также факторзакона T/R на фактормножестве E/R . При этом требование согласованности закона T и отношения R оказывалось существенным, иначе соответствие T/R может оказаться нефункциональным.

Предложение 1. Пусть даны универсум U , булеан универсума $P(U)$, множество всех попарных произведений подмножеств универсума Π и множество Q всех степеней из отображения подмножеств универсума друг в друга. Рассмотрим совокупность $E = P \cup \Pi \cup Q$. Нижеследующие законы композиции на множестве E согласованы с отношением равномощности множеств — элементов множества E :

$$1) \quad U: (A, B) \longrightarrow A \cup B, \quad A, B \in Q \text{ и } A \cap B = \emptyset;$$

$$2) \quad x: (A, B) \longrightarrow A \times B, \quad A, B \in Q;$$

$$3) \quad p: (A, B) \longrightarrow A^B, \quad A, B \in Q.$$

Доказательство. Обозначим равномощность множеств знаком « \sim », например, $A \sim B$. Пусть также $A, B, C, D \in P(U)$, $A \sim C$ (соответствующая биекция $f: A \rightarrow C$) и $B \sim D$ (биекция $g: B \rightarrow D$). Построим биекцию h .

1) Зададим отображение $h: A \cup B \rightarrow C \cup D$ следующим образом:

$$h(x) = \begin{cases} f(x), & \text{если } x \in A, \\ g(x), & \text{если } x \in B. \end{cases}$$

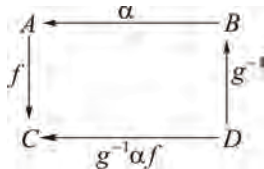
В силу $A \cap B = \emptyset$ и $C \cap D = \emptyset$ оказывается, что h — биекция. Следовательно, $A \cup B \sim C \cup D$.

2) Зададим отображения $h: A \times B \rightarrow C \times D$ формулой $h(a, b) = (f(a), g(b))$.

Выполняются условия:

- а) любой элемент (a, b) имеет образ;
- б) этот образ единственен в силу функциональности отображений f и g ;
- в) любая пара (c, d) имеет прообраз по отображению h . Им будет пара $(f^{-1}(c), g^{-1}(d))$, которая существует в силу сюръективности отображений f и g ;
- г) этот прообраз единственен в силу инъективности функций f и g .

3) Зададим отображение $h: A^B \rightarrow C^D$ как $h(\alpha) = g^{-1} \alpha f$, где $\alpha \in A^B$ ($\alpha: B \rightarrow A$), что иллюстрирует диаграмма:



Выполняются условия:

- а) образ по отображению h существует для любого отображения α ;
- б) образ единственен в силу функциональности композиции $g^{-1} \alpha f$ и биективности отображения g ;

в) рассмотрим произвольное отображение $\beta \in C^D$. Функция $\alpha = g \beta f^{-1}$ будет прообразом отображения β по отображению h . Действительно, $h(\alpha) = g^{-1}(g \beta f^{-1}) = \beta$. Видим, что прообраз отображения $g \beta f^{-1}$ всегда существует;

- г) этот прообраз единственен, т. к. функция f — биекция.

Определение 3.

а) Суммой кардинальных чисел \aleph и \aleph называют мощность множества $A \cup B$, где $A \in \aleph$, $B \in \aleph$ и $A \cap B = \emptyset$.

б) Произведением кардинальных чисел \aleph и \aleph называют мощность множества $A \times B$, где $A \in \aleph$, $B \in \aleph$.

в) Степенью \aleph кардинального числа \aleph , называют мощность множества A^B , где $A \in \aleph$, $B \in \aleph$.

Замечание. Сумма, произведение и степень кардинальных чисел есть факторзаконы по отношению равномощности соответственно объединения непересекающихся множеств, произведения множеств и степени множеств.

Пример.

$$U = \{a, b, c\};$$

$$P(U) = \{\emptyset, \{a\}, \{b\}, \{c\}, \{ab\}, \{ac\}, \{bc\}, \{abc\}\};$$

$$0 = \{\emptyset\}; 1 = \{\{a\}, \{b\}, \{c\}\}; 2 = \{\{ab\}, \{ac\}, \{bc\}\}; 3 = \{\{abc\}\}.$$

Сумма:

$$1 + 2 = 3;$$

$$\{a\} \cup \{bc\} = \{abc\}.$$

Произведение:

$$1 \times 3 = 3;$$

$$\{a\} \times \{abc\} = \{(aa)(ab)(ac)\};$$

$$0 \times 3 = 0;$$

$$\{\emptyset\} \times \{abc\} = \{\emptyset\};$$

$$2 \times 2 = 4;$$

$$\{ab\} \times \{bc\} = \{(ab)(ac)(bb)(bc)\}.$$

Степень:

$$2^2 = 4;$$

$$\{ab\}^{\{ab\}} = \left\{ \begin{pmatrix} a & c \\ a & a \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & c \\ b & b \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & c \\ a & b \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & c \\ b & a \end{pmatrix} \right\};$$

$$2^3 = 8;$$

$$\{ab\}^{\{abc\}} = \left\{ \begin{pmatrix} a & b & c \\ a & a & a \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ a & b & b \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ a & b & a \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ b & a & a \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ a & a & b \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ b & a & b \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ b & b & a \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} a & b & c \\ b & b & b \end{pmatrix} \right\}.$$

Предложение 2. Сумма бесконечных кардинальных чисел обладает свойством неаддитивности: $\aleph + 1 = \aleph$.

Доказательство. Пусть $\aleph = \text{Card } A$. Т. к. кардинальное число \aleph бесконечно, существует множество $B \subset A$ такое, что $\text{Card } B = \text{Card } A = \aleph$ и $B \neq A$. Рассмотрим элемент $a \in A - B$ и множество $C = B \cup \{a\}$. $\text{Card } C = \aleph + 1$. Име-

ем $B \subset C = B \cup \{a\} \subset A$, откуда $\aleph = \text{Card } B \leq \text{Card } C = \aleph + 1 \leq \text{Card } A = \aleph$, т. е. $\aleph + 1 = \aleph$.

Следствие. Если множество A конечно и существует $a \notin A$, то $\text{Card } A + 1 > \text{Card } A$

Предложение 3. Пусть заданы множество A , состоящее из m элементов, и множество B , состоящее из n элементов. Множество-степень B^A состоит из n^m элементов.

Доказательство. Проведем индукцию по m . Из одноэлементного множества A в n -элементное множество B существует ровно n функций, т. е. $n^1 = n$. Пусть из k -элементного множества A имеется n^k функций в множество B . Рассмотрим $(k+1)$ -элементное множество и функции из него в n -элементное множество.



Рис. 6.50. Функции из $(k+1)$ -элементного в n -элементное множество

Дополнительный $(k+1)$ -й элемент может иметь только один образ и этим образом может служить любой из n элементов области прибытия. Так что, из каждой из n^k прежних функций получаются n новых функций, а всего $n^k \cdot n = n^{k+1}$ функций. Теперь обратимся к индукции по n . Из множества A , содержащего m элементов, существует единственное отображение в одноэлементное множество B и $1^m = 1$. Пусть есть k^m отображений из m -элементного множества A в k -элементное B . $(k+1)$ -й элемент из B в качестве прообраза может иметь любое из подмножеств множества A (рис. 6.51).

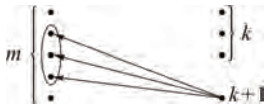


Рис. 6.51. Функции из m -элементного в $(k+1)$ -элементное множество

Во-первых, рассмотрим пустое подмножество. Таких отображений, по предположению, имеется k^m . Во-вторых, рассмотрим одноэлементное подмножество, при этом оставшийся $m-1$ элемент из множества A отображается как угодно в k элементов множества B , т. е. всего k^{m-1} способами. В m -элементном множестве наличествует C_m^1 одноэлементных под-

множеств и всего оказывается $C_m^1 k^{m-1}$ вариантов отображения, при которых $(k+1)$ -й элемент имеет одноэлементный прообраз. Двухэлементных прообразов имеется C_m^2 и k^{m-2} вариантов отображений при каждом из них. Всего получаем $k^m + C_m^1 k^{m-1} + C_m^2 k^{m-2} + \dots$ отображений множества из m элементов в множество из $(k+1)$ -го элемента. Эта сумма представляет собой разложение $(k+1)^m$ по биному.

Следствие. Поскольку (теорема из раздела 6.1.2 о характеристических функциях множеств) существует биекция между булеаном $P(A)$ множества A и множеством степенью I^A характеристических функций подмножеств из A , где I — двухэлементное пространство истинности $\{0,1\}$, мощность булеана $P(A)$ оказывается равной 2^n , если мощность множества A есть n .

6.3.2. Сравнение структурированных множеств: сила структур

При изучении структурированных множеств может возникнуть необходимость их сравнения. Какой математический смысл стоит за утверждениями о сходстве или различии групп между собой или о сходстве отношений, заданных на различных множествах? Обычный путь сравнения математических объектов — выяснение, существуют ли морфизмы между ними. В разделе 6.3.1 о кардинальной структуре множеств (которые можно рассматривать как неструктурированные объекты с морфизмами — произвольными соответствиями) сравнение производится с помощью инъективных отображений. Отношение «множество A “меньше” множества B , если существует инъекция из A в B » оказывается предпорядком (предложение 1 предыдущего раздела). Обобщая подобный способ сравнения множеств на структурированные множества, разумно заменить требование существования произвольного инъективного отображения требованиям существования инъективного морфизма, точнее — мономорфизма соответствующей структуры. Сравнение структурированных множеств между собой позволяет сводить исследование одних структур к исследованию других, более изученных. Так, группа вращений физического пространства изучается с помощью матриц линейных ортогональных преобразований, а задачи квантовой механики можно решать как в матричном — гейзенберговском — представлении, так и в шредингеровском волновом формализме, поскольку соответствующие математические структуры — бесконечномерные матрицы и векторы в гильбертовом пространстве — математически «одинаковы» (по последующей терминологии изоморфны).

Второй круг задач, в котором необходимо конструктивное сравнение структур, это изучение в целом всей совокупности одинаково структурированных множеств: совокупности всех групп, всех множеств с разбиениями, всех топологических пространств и т. д. При этом техника сравнения структур позволяет перейти от рассмотрения структуры на конкретных множествах к так называемым абстрактным структурам.

Определение 1. Станем говорить, что структура множества A *слабее* структуры множества B (или структура множества B *сильнее* структуры множества A), если существует мономорфизм структуры из A в B .

Обозначение: $\text{Str } A \leq \text{Str } B$.

Примеры.

Рассмотрим множества с разбиениями. В качестве морфизмов рассмотрим соответствия, переводящие класс разбиения целиком в другой класс. В качестве мономорфизмов — инъективные отображения, являющиеся морфизмами (рис. 6.52).

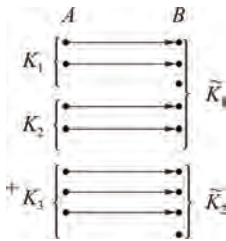


Рис. 6.52. Разбиение множества A слабее разбиения множества B

ТЕОРЕМА Стоуна. Для любой структуры порядка существует более сильная структура порядка, задаваемая отношением включения подмножеств.

Доказательство. Речь идет о том, что для любого множества A с отношением порядка Q можно указать множество B и инъекцию $i: A \rightarrow P(B)$, которая будет морфизмом структурированных множеств (A, Q) и $(P(B), \subset)$. Достаточно в качестве множества B рассмотреть само множество A и нужную инъекцию выбрать следующим образом: $i(a) = X \in P(A)$, где $x \in X$ равносильно условию $(x, a) \in Q$.

Соответствие i всюду определено, т. к. $(a, a) \in Q$. Соответствие i функционально, действительно, пусть $i(a) = X$ и $i(a) = Y$, $(x \in X \Rightarrow (x, a) \in Q \Rightarrow x \in Y \Rightarrow X \subset Y)$. И наоборот, $X \supset Y$. Тогда $X \equiv Y$. Соответствие i инъективно, иначе существуют элементы $a, b \in A$ такие, что $i(a) = X$ и $i(b) = X$. Заметим, что $i(a) = X \Rightarrow a \in X$; $i(b) = X \Rightarrow b \in X$; также $(i(a) = X \text{ и } b \in X) \Rightarrow (b, a) \in Q$, $(i(b) = X \text{ и } a \in X) \Rightarrow (a, b) \in Q$. Получен-

ный результат $((a,b) \in Q$ и $(b,a) \in Q)$ противоречит антисимметричности порядка Q (имеется в виду, что $a \neq b$).

Пусть $(a,b) \in Q$ и $i(a) = X$, $i(b) = Y$. Для всех $x \in X$ выполняется $(x,a) \in Q$ и вследствие транзитивности порядка получаем, что $(x,b) \in Q$ влечет $x \in Y$, т. е. $X \subset Y$, и инъекция $i: A \rightarrow P(A)$ оказывается морфизмом структур (A, Q) и $(P(A), \subset)$.

ТЕОРЕМА Кэли. Для любой групповой структуры существует более сильная групповая структура, задаваемая композицией отображений.

Доказательство. Пусть задано множество A с групповым внутренним законом композиции T . Рассмотрим множество Σ_A биективных отображений множества A на себя. На множестве подстановок Σ_A определен внутренний закон композиции — композиция отображений, относительно которого Σ_A образует группу. Инъекцию i из A в Σ_A устроим следующим образом: $i(a) = f_a$, где $f_a: A \rightarrow A$ и состоит в $f_a(x) = aTx$. Соответствие i определено для всех $a \in A$. Соответствие i функционально, т. к. композиция aTx однозначна. Соответствие i инъективно, поскольку $i(a_1) = i(a_2)$ влечет, что для всех x выполняются условия $a_1Tx = a_2Tx$, откуда $a_1TxTx^{-1} = a_2TxTx^{-1}$, из чего следует, что $a_1 = a_2$.

Покажем, что $i: A \rightarrow \Sigma_A$ — морфизм групповой структуры:

$i(aTx) = f_{aTb}$ и $f_{aTb}(x) = (aTx)Tx = aT(bTx) = f_a(bTx) = f_a(f_b(x))$, т. е. $i(aTb) = i(a) \cdot i(b)$.

Замечания:

1) Примеры 2 и 3 иллюстрируют случаи «вложения» структур. Оказывается, любое отношение порядка может быть рассмотрено как подструктура отношения включения на подходящем булеане, а любая группа — как подгруппа группы подстановок некоторого множества.

2) Отношение силы подструктур, задаваемое определением 1, оказывается предпорядком. При этом структуры могут быть упорядочены как линейно (т. е. для любых двух множеств выполняется или $\text{Str } A \leq \text{Str } B$ или $\text{Str } B \leq \text{Str } A$), так и частично. Кардинальная структура множеств (раздел 6.3.1) дает пример линейного упорядочения структур. Структуры множеств могут оказаться и несравнимыми, например, структуры множеств с разбиениями: пусть $A = \{\{ab\}, \{cde\}\}$ и $B = \{\{a\}, \{bcde\}\}$, для них не существует таких инъекций из множества A в множество B и из B в A , что переводят каждый класс одного разбиения в класс другого.

Определение 2. Будем называть структуры множеств A и B *равносильными*, если выполняются соотношения $\text{Str } A \leq \text{Str } B$ и $\text{Str } A \geq \text{Str } B$.

Определение 3. Структуры множеств A и B называют *изоморфными*, если существует обратимый биморфизм между структурированными множествами A и B .

Примеры.

1) Предложение 2 раздела об отношениях порядка фактически есть предложение об изоморфизме множества со структурой порядка: булеан $P(U)$ с отношением включения для подмножеств изоморфен множеству со структурой порядка — совокупности I^U характеристических функций $\varphi: U \rightarrow I = \{0,1\}$. Теорема раздела о характеристических функциях множеств обосновывает существование биекции из $P(U)$ в I^U , а упомянутое в предшествующем примере предложение 2 показывает, что эта биекция есть морфизм и корреспонденция структуры порядка.

Предложения 2—5 раздела об алгебре множеств в 6.1.4 обосновывают изоморфность алгебраической структуры булеана $P(U)$ (с законами объединения, пересечения, модуля и разности подмножеств) алгебраической структуре множества характеристических функций I^U универсума U (с законами композиции, которые являются распространениями на множество-степень операций алгебры логики в пространстве истинности $I = \{0,1\}$; смотри определение 1 раздела об алгебре множеств).

Таким образом, алгебраическая система $(P(U), \supset, \cup, \cap, +, \div)$ оказывается изоморфной алгебраической системе $(I^U, \geq, \tau_\cup, \tau_\cap, \tau_+, \tau_-)$. И именно благодаря этой изоморфности ряд свойств структур множеств можно изучать при помощи структур характеристических функций.

2) Рассмотрим множество $A = \mathbb{R}^2 = \mathbb{R} \times \mathbb{R}$, где \mathbb{R} — действительные числа, с внешним законом композиции $R_\alpha: \mathbb{R} \times A \rightarrow A$, состоящим в преобразовании: $R_\alpha(x, y) = (x \cos \alpha - y \sin \alpha; x \sin \alpha + y \cos \alpha)$.

Также рассмотрим множество V всех векторов координатной плоскости, идущих из начала координат, с внешним законом композиции $\tilde{R}_\alpha(\vec{a})$, состоящим в повороте вектора \vec{a} на угол α . Биекция $f: A \rightarrow V$, определяемая равенством $f(x, y) = \vec{a}$ (где $a_x = x$ и $a_y = y$), оказывается морфизмом структуры поворотов плоскости (рис. 6.53).

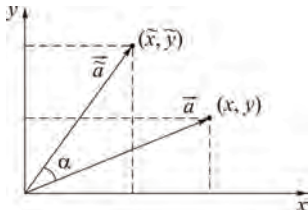


Рис. 6.53. Изоморфизм между преобразованиями точек действительной плоскости и поворотами векторов

Таким образом, существует инъективный (даже биективный) гомоморфизм f из A в V и инъективный гомоморфизм $f^{-1}: V \rightarrow A$. Структуры, задаваемые внешними законами композиции в A и V , изоморфны.

Замечания.

1) Определение равносильности структур фактически сведено к требованию существования инъективных отображений, являющихся морфизмами структур как из структурированного множества A в структурированное множество B , так и из B в A . Для ряда структурированных множеств существования прямой и обратной инъекции достаточно для существования биекции из A в B (аналоги предложения 2 раздела 6.3.1 для конечных множеств или замечания 2 к тому же предложению относительно бесконечных множеств). Как правило, существующий в этих случаях биморфизм оказывается обратимым, т. е. изоморфизмом. Поэтому чаще всего отношение равносильности структур оказывается эквивалентным их изоморфности. Хотя, строго говоря, требование существования изоморфизма сильнее требования равносильности: для изоморфности равносильных структур следует обосновывать существование биекции и ее обратимость (выполнение свойств корреспонденции) как морфизма.

2) Интуитивное представление об одинаковости структур находит свою экспликацию в конструкции их изоморфизма. С точки зрения математических структур ни одна из изоморфных друг другу структур не содержит ничего нового по отношению к другой. В определенном смысле ничего нового не дает и перенос структуры с помощью гомоморфизма (морфизма — отображения). Образ по гомоморфизму оказывается изоморфным факторструктуре области отправления гомоморфизма, т. е. «менее подробным» структурированным объектом — объектом, получающимся при «склеивке», неразличении, отождествлении ряда элементов в объекте-прообразе. Иначе говоря, гомоморфное перенесение структур приводит к потере разнообразия, огрублению исходной структуры.

Теоремы Стоуна и Кэли дают примеры как бы «общих стандартов» для структуры порядка и группы. Возможность указанных в этих теоремах (примеры к определению 1) вложений указывает на то, что, кроме отношения включения для подмножеств и подстановок множеств, «существенно» иных порядков и групп нет — каждая из структур оказывается изоморфной подструктуре своего «канонического представителя». Нечто подобное имеет место и для произвольной структуры. Если существование гомоморфизма считать экспликацией похожести структур, то никаких иных структур, «похожих» на данную, кроме ее факторструктур, не существует.

Точное выражение описанных в данном замечании свойств гомоморфного перенесения структур содержится в так называемой «теореме о гомоморфизме».

ТЕОРЕМА о гомоморфизме. Для любого гомоморфизма структурированного множества A в структурированное множество B можно указать эквивалентность E на A , согласованную со структурой множества A и такую, что структура множества B изоморфна факторструктуре A/E .

Перейдем ко второму аспекту сравнения структур — к факторизации и установлению упорядочения на совокупности всех одинаково структурированных множеств.

Равносильность структур есть факторизация предпорядка и поэтому — эквивалентность (теорема 2 раздела об отношениях эквивалентности). Изоморфность структур — также эквивалентность. Поэтому на совокупности одинаково структурированных множеств оказываются заданными разбиения, в классы которых входят множества с равносильными или изоморфными структурами.

Определение 4. Элементы фактормножества совокупности одинаково структурированных множеств по отношению равносильности структур называем *экиструктурами* структурированных множеств.

Определение 5. Элементы фактормножества совокупности одинаково структурированных множеств по отношению изоморфизма структур называем *изоструктурами*, или *абстрактными структурами*.

Примеры.

1) Изоструктурами совокупности всех множеств по отношению равномощности являются кардинальные числа множеств. Заметим еще раз, что равномощность множеств эквивалентна существованию прямой и обратной инъекций, т. е. равносильности кардинальных структур множеств.

2) Рассмотрим совокупность пар (A, Q) , где A — множества, а Q — заданные на них отношения линейного (для любых $a, b \in A$ выполняется $(a, b) \in Q$ или $(b, a) \in Q$) и полного (любое непустое $X \subset A$ имеет наименьший элемент) порядка. Морфизмами структурированных множеств (A, Q) служат монотонные отображения. Изоструктуры структуры линейного полного порядка называются *ординальными*, или *порядковыми*, числами. Ординальные числа бесконечных множеств называются *трансфинитными*.

Замечания.

1) Изоструктуры можно рассматривать как обобщение понятия количества на структурированные множества. Причем, в отличие от коли-

честв — кардинальных чисел неструктурированных множеств — упорядочение изоструктур может оказаться нелинейным (не любые изоструктуры сравнимы, замечание 2 к определению 1 настоящего раздела). Если изоморфность структур не эквивалентна их равносильности, то эквиструктуры будут еще «существеннее», нежели изоструктуры, обобщать понятие количества.

2) Поскольку конструкция изоструктур является обычной факторизацией предпорядка «сила структур» (теорема 2 раздела об отношениях эквивалентности), то на множестве изоструктур оказывается определенным отношение порядка между изоструктурами, которое является распространением предпорядка «сила структур» на фактормножества. Более строго, факторизацией предпорядка «сила структур» будет не изоморфность, а равносильность структур. Если изоморфность не совпадает с равносильностью, то классы изоморфных объектов оказываются включенными в классы равносильных и на изоструктуры индуцируется порядок «сила структур» как на подмножества.

6.3.3. Пример: структура булевозначных множеств

Вводятся два произвольных множества: универсум U и пространство истинности I .

Определение 1. Отображения $A:U \rightarrow I$ универсума U в пространство истинности I называем ***I -армадами*** универсума U . Таким образом, армады — это элементы множества-степени I^U . Пусть пространство истинности I состоит из двух элементов 0 и 1, тогда армады оказываются характеристическими функциями универсума или — при содержательной интерпретации знаков истинности 0 и 1 как непринадлежности и принадлежности элементов множеству — подмножествами универсума. Если пространство истинности представляет собой отрезок $[0,1]$ множества действительных чисел, армады называют ***нечеткими множествами***. Когда в качестве пространства истинности I рассматривают положительные действительные числа, армады носят название ***дескрипторных множеств***. Если в пространстве истинности I задана структура порядка (может быть, удовлетворяющая ряду дополнительных аксиом), то для армад употребляется термин ***булевозначные множества***.

В разделе 6.1.2 было установлено существование взаимно однозначного соответствия между подмножествами универсума и характеристическими функциями универсума. В дальнейшем изложении (разделы 6.1.3 и 6.1.4) оказалось, что булеан универсума $P(U)$ и множество его характе-

ристических функций I^U изоморфны как алгебраические системы. Таким образом, армады представляют собой обобщение конструкции множеств на не двузначные пространства истинности при описании множеств на языке характеристических функций. Если в обычной логике элементы пространства истинности интерпретировали как принадлежность элемента a из универсума U подмножеству A универсума U ($a \in A \Leftrightarrow \varphi_A(a) = 1$) или его непринадлежность ($a \notin A \Leftrightarrow \varphi_A(a) = 0$), то в случае многозначного пространства истинности семантика его знаков становится более многообразной. Например, для пространства $I = \{0, 1, 2\}$ можно знаки 0 и 1 по-прежнему интерпретировать как «ложность» и «истинность», а знак 2 — как «неопределенность» вхождения элемента a из универсума в подмножество A этого универсума. В теории нечетких множеств числа из пространства истинности $I = [0, 1]$ понимают как степень принадлежности элементов универсума его нечетким подмножествам. В общем случае можно говорить о принадлежности элемента a из универсума U армаде $A: U \rightarrow I$ со знаком k , где k — элемент пространства истинности I , и записывать $A(a) = k$, или $a \in_k A$.

Рассматривая армады как расширение понятия множества, можно обобщать конструкции, обычно связываемые с множествами. Например, для армад в форме нечетких множеств можно ввести включение $A \subset B$, если для любых элементов a из универсума U выполняется неравенство $A(a) \leq B(a)$, дополнением нечеткого множества A назвать множеством \bar{A} , для которого $\bar{A}(a) = 1 - A(a)$, объединением $(A \cup B)(a) = \max\{A(a), B(a)\}$, соответственно пересечением назовем множество, для которого $(A \cap B)(a) = \min\{A(a), B(a)\}$ и т. д.

Определение 2. Пусть заданы универсумы U и V , пространства истинности I и J , а также множества армад I^U и J^V . Тройка $\{f, F, \alpha\}$ соответствий $f: U \rightarrow V$; $F: I^U \rightarrow J^V$ и $\alpha: I \rightarrow J$ называется **морфизмом армад**, если для любой армады $A \in I^U$ коммутативна диаграмма:

$$\begin{array}{ccc} U & \xrightarrow{A} & I \\ f \downarrow & & \downarrow \alpha \\ V & \xrightarrow{F(A)} & J \end{array},$$

т. е. $fF(A) = A\alpha$.

Пример.

Пусть $I \equiv J \equiv \{0,1\}$, т. е. рассматривается обычное двузначное пространство истинности. Пусть также $\alpha: I \rightarrow I$ есть тождественное отображение Δ_I ; пара (f, F) , где $f: U \rightarrow V$, есть произвольное соответствие, а $F: 2^U \rightarrow 2^V$ — его распространение на булеаны (т. е. $F(A) \equiv \{f(a)\}$, где $a \in A$) — оказывается морфизмом армат — характеристических функций. Образами по соответствию F подмножеств универсума U оказываются такие подмножества универсума V , в которые входят (имеют в них знак 1 по соответствующей характеристической функции) только образы по соответствию f элементов из U , имевших тот же знак 1 в своей характеристической функции.

Определение морфизма армат можно сформулировать как «сохранение» принадлежности при преобразованиях универсумов и пространств истинности: $a \in_k A \Rightarrow F(a) \in_{\alpha(k)} F(A)$.

Корреспонденцией армат будет тройка (f, F, α) , такая, что $x \in_m X \Rightarrow f(x) \in_{\alpha^*(m)} F^*(X)$.

Здесь x — элемент универсума V , X — армат $X: V$ влечет J , а f^* , F^* и α^* — соответствия, сопряженные соответствиями f , F и α . На языке диаграмм определение корреспонденции армат формулируется как коммутативность:

$$\begin{array}{ccc} U & \xrightarrow{F^*(X)} & I \\ f^* \uparrow & & \uparrow \alpha^* \\ V & \xrightarrow{X} & J \end{array},$$

т. е. $f^* F^*(X) = X \alpha^*$.

Предложение 1. Для любых соответствий $f: U \rightarrow V$ и $\alpha: I \rightarrow J$ существует соответствие $F: I^U \rightarrow J^V$ такое, что тройка (f, F, α) оказывается морфизмом армат.

Доказательство. Для произвольной армат A из множества степени I^U определим образ $F(A) = X$ следующим образом:

$$X(x) = \begin{cases} f^* A \alpha & \text{если элемент } x \text{ содержится в соответствии } f^* f; \\ \text{любое } k \text{ из множества } J, & \text{если элемент } x \text{ не содержится} \\ & \text{в соответствии } f^* f. \end{cases}$$

Здесь f^* — соответствие, сопряженное соответственно f . На таких элементах из множества U , где соответствие f определено, оказывается, что $fX = ff^*A\alpha = A\alpha$ (при этом соответствие α должно быть таким, что соответствие $A\alpha$ оказывается неопределенным на тех же элементах из множества U , где не определено соответствие f , поскольку A — отображение).

Предложение 2. Если (f, F, α) — морфизм армат $A:U \rightarrow I$ и $X:V \rightarrow J$, то $\alpha(I_A) \subset J_X$, где $I_A = A(U)$ и $J_X = X(V)$.

Доказательство. Рассмотрим произвольный элемент k из множества I_A и элементы a из множества U такие, для которых $A(a) = k$. Если соответствие f определено на этих элементарных a , то $f(a) \in V$ и $X(f(a)) \in J_X$, но $X(f(a)) = \alpha(A(a)) = \alpha(k)$, т. е. $\alpha(k) \in J_X$. Если же соответствие f не определено на элементах a , то и соответствие α не определено на элементе $k = A(a)$, иначе условие $A(\alpha) = fX$ не будет выполнено.

Определение 3. Будем говорить, что *кардинальная структура армат* $X:V \rightarrow J$ *сильнее кардинальной структуры армат* $A:U \rightarrow I$ и писать $\text{Card } X \geq \text{Card } A$, если существует морфизм армат (f, F, α) такой, что f и α — отображения, а f к тому же инъекция и $X = F(A)$.

Предложение 3. Если кардинальная структура армат $X:V \rightarrow J$ сильнее кардинальной структуры армат $A:U \rightarrow I$, то структура разбиения (V, E_X) сильнее структуры разбиения (U, E_A) , где E_X и E_A — эквивалентности, являющиеся ядрами соответствующих отображений.

Доказательство. Напомним, что в классы разбиения, определяемого ядром отображения (раздел 6.1.3), входят те элементы из области отправления отображения, которые имеют общий образ по этому отображению. Чтобы разбиение множества V было сильнее разбиения множества U , нужно (пример 1 к определению 1 раздела 6.3.2) существование инъекции $f:U \rightarrow V$, переводящей любой класс одного разбиения целиком в класс другого. Покажем, что инъекция f , существующая согласно определению силы структур армат A и X , обладает нужным свойством. Действительно, для элементов a и b из универсума U , эквивалентных по отношению E_A , т. е. таких, что $A(a) = A(b) = k$, поскольку f и α — соответствия из морфизма структуры армат и α — функциональное соответствие (даже и всюду определенное, что, заметим, не является необходимым для утверждения предложения), образ $\alpha(k)$ единственен и $X(f(a)) = X(f(b))$, т. е. образ $f(a)$ эквивалентен образу $f(b)$ по отношению E_X .

Предложение 4. Если для армат $A:U \rightarrow I$ и $X:V \rightarrow J$ структура разбиения (V, E_X) слабее структуры разбиения (U, E_A) , где E_A и E_X —

ядра соответствующих отображений, то кардинальная структура армады A слабее кардинальной структуры армады X .

Доказательство. Для выполнения условия $\text{Card } A \leq \text{Card } X$ нужно существование тройки (f, F, α) , где f — инъекция, α — отображение, F — соответствие, по которому $F(A) = X$ и $fX = A\alpha$. В качестве инъекции f рассмотрим инъекцию из U в V , осуществляющую сравнимость разбиений (U, E_A) и (V, E_X) . В нашем распоряжении имеются канонические биекции $i: I \rightarrow U/E_A$ и $j: J \rightarrow V/E_X$. Отображение f порождает отображение $\varphi: U/E_A \rightarrow V/E_X$, являющееся распространением отображения f на булеаны. Отображение φ сопоставляет каждому классу из фактормножества U/E_A тот класс K из фактормножества V/E_X , которому принадлежат образы по отображению f элементов из класса K . Отображение $i\varphi j^{-1}: I \rightarrow J$ станем рассматривать как необходимое нам отображение $\alpha: I \rightarrow J$. Имеющиеся теперь у нас в распоряжении отображения f и α порождают (предложение 1) некоторое соответствие F , для которого коммутативность $fF(A) = A\alpha$ выполнена. Осталось показать, что $F(A) = X$. Пусть для произвольного элемента x из универсума V выполняется $X(x) = m$. Если у элемента x существует прообраз a по отображению f , то по конструкции соответствия F (из предложения 1) $X = F(A) = f^*A\alpha = f^*A i\varphi j^{-1}$, а именно образ $X(x)$ таков, что класс, куда входит элемент x , переводится в класс, куда входит элемент a , а этот класс переходит в знак k из множества I , что по отображению α соответствует знаку m . Т. е. оказывается, что $X = \tilde{X} = F(A)$.

Предложения 3 и 4 может объединить.

ТЕОРЕМА о характеристике силы кардинальных структур армад. Пусть заданы армады $A: U \rightarrow I$, $X: V \rightarrow J$ и их ядра E_A и E_X . Для $\text{Card } A \leq \text{Card } X$ необходимо и достаточно, чтобы $\text{Str}(U, E_A) \leq \text{Str}(V, E_X)$.

Определение 4. Кардинальные структуры армад A и X равносильны, если $\text{Card } A \leq \text{Card } X$ и $\text{Card } A \geq \text{Card } X$.

Предложение 5. Если кардинальные структуры армад A и X равносильны и отображение α , фигурирующее в определении силы структур армад, является биекцией, то кардинальные структуры армад A и X изоморфны.

Доказательство. Для изоморфизма структур нужно существование обратимого биективного морфизма. По равносильности армад и благодаря предложению 2 и замечанию к нему из раздела об упорядочении кардинальных чисел имеем тройку (f, F, α) , где f — биекция и выполнено условие $fX = A\alpha$ того, что тройка есть морфизм структуры армад. Осталось

показать, что тройка (f, F, α) будет и корреспонденцией структуры армад. Это следует из того, что f и α — биекции, а именно из $fX = A\alpha$ следует:

$$\begin{array}{ccc} U & \xrightarrow{A} & I \\ f^{-1} \uparrow & & \uparrow \alpha^{-1} \\ V & \xrightarrow{X} & J \end{array},$$

т. е. $X\alpha^{-1} = f^{-1}A$.

Определение 5. Рассмотрим совокупность Arm , объединяющую множества $I_i^{U_i}$, т. е. совокупности I_i -армад универсумов U_i . Элементы фактормножества совокупности Arm по отношению изоморфности армад называются кардинальными структурами входящих в них армад.

Замечание. Рассмотрим совокупность Arm , состоящую из характеристических функций одного лишь универсума U . Для двузначного пространства истинности $I = \{0, 1\}$, а также при условии, что отображение $\alpha: I \rightarrow I$, которое фигурирует в определении изоморфизма армад, есть тождественная биекция, изоморфность армад-подмножеств универсума есть их равномощность. Кардинальная структура армад совпадает с кардинальной структурой множеств. Таким образом, как сама конструкция армад обобщает понятие множества, так и кардинальная структура армад обобщает понятие кардинальных чисел, эксплицирующих понятие «количество». Если для множеств упорядочение кардинальных чисел линейно, то кардинальные структуры армад оказываются упорядоченными лишь частично (упорядочение кардинальных структур армад есть стандартное продолжение на фактормножества предпорядка силы структур).

Примеры.

1) Рассмотрим универсум $U = \{a, b, v, z\}$, пространство истинности $I = \{0, 1\}$, армады $A: U \rightarrow I$ и отображение $\alpha = \Delta_I$. Приведем таблицу 6.5, где Π_A обозначает разбиение универсума U , порождаемое ядром E_A ; I_A есть множество $A(U)$ — область изменения отображения A в области его прибытия I ; символами $\Sigma(m, n)$ обозначены кардинальные структуры армад. В прямоугольники с жирной границей заключены армады — элементы соответствующих кардинальных структур.

2) Рассмотрим универсум $U = \{a, b, v, z\}$, пространство истинности $I = \{0, 1, 2\}$, армады $A: U \rightarrow I$ и отображение $\alpha = \Delta_I$ (табл. 6.6, обозначения в которой те же, что описаны в примере 1 для табл. 6.5).

В заключение можно заметить, что конструкция армат находит все более широкое применение при описании естественных систем: в форме нечетких множеств — для конструкции лингвистической переменной в теории принятия решений, при разработке проблемы искусственного интеллекта и в квантово-механических расчетах микросистем; в форме нормированных нечетких множеств — для вероятностного моделирования языка, в форме дескрипторных множеств — в биологии при количественном описании и сравнении экологических сообществ.

Таблица 6.5 Кардинальная структура армат $A: \{a, \bar{a}, \bar{b}, \bar{c}\} \rightarrow \{0, 1\}$

$\Pi_A \backslash I_A$	(0)	(1)
$\{a, \bar{a}, \bar{b}, \bar{c}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0000 \end{pmatrix}$ $\Sigma(4,0)$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1111 \end{pmatrix}$ $\Sigma(0,4)$
$\Pi_A \backslash I_A$	(0 1)	
$\{\{a\}\{\bar{b}, \bar{c}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1000 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0111 \end{pmatrix}$
$\{\{\bar{a}\}\{a, \bar{c}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0100 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1011 \end{pmatrix}$
$\{\{\bar{b}\}\{a, \bar{a}, \bar{c}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0010 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1101 \end{pmatrix}$
$\{\{\bar{c}\}\{a, \bar{b}, \bar{b}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0001 \end{pmatrix}$ $\Sigma(3,1)$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1110 \end{pmatrix}$ $\Sigma(1,3)$
$\{\{a, \bar{a}\}\{\bar{c}, \bar{c}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1100 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0011 \end{pmatrix}$
$\{\{a, \bar{b}\}\{\bar{a}, \bar{c}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1010 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0101 \end{pmatrix}$
$\{\{a, \bar{c}\}\{\bar{b}, \bar{b}\}\}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 1001 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a\bar{b}\bar{c} \\ 0110 \end{pmatrix}$

 $\Sigma(2,2)$

Таблица 6.6. Кардинальная структура армат $A: \{a, b, v, z\} \rightarrow \{0, 1, 2\}$

$\Pi_A \backslash I_A$	(0)	(1)	(2)
$\{a\bar{b}vz\}$	$\begin{pmatrix} abvz \\ 0000 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz \\ 1111 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz \\ 2222 \end{pmatrix}$
	$\Sigma(400)$	$\Sigma(040)$	$\Sigma(004)$
$\Pi_A \backslash I_A$	(01)	(02)	(12)
$\{\{a\}\{\bar{b}vz\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0111 & 1000 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0222 & 2000 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2111 & 1222 \end{pmatrix}$
$\{\{\bar{b}\}\{avz\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 1011 & 0100 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2022 & 0200 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 1211 & 2122 \end{pmatrix}$
$\{\{v\}\{a\bar{b}z\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 1101 & 0010 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2202 & 0020 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 1121 & 2212 \end{pmatrix}$
$\{\{z\}\{a\bar{b}v\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 1110 & 0001 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2220 & 0002 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 1112 & 2221 \end{pmatrix}$
	$\Sigma(130) \quad \Sigma(310)$	$\Sigma(103) \quad \Sigma(301)$	$\Sigma(031) \quad \Sigma(013)$
$\{\{a\bar{b}\}\{vz\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0011 & 1100 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0022 & 2200 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2211 & 1122 \end{pmatrix}$
$\{\{av\}\{\bar{b}z\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0101 & 1010 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0202 & 2020 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2121 & 1212 \end{pmatrix}$
$\{\{avz\}\{\bar{b}v\}\}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0110 & 1001 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 0220 & 2002 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} abvz & abvz \\ 2112 & 1221 \end{pmatrix}$
	$\Sigma(220)$	$\Sigma(202)$	$\Sigma(022)$
$\Pi_A \backslash I_A$	(012)		

Таблица 6.6. Продолжение

$\{\{a\bar{b}\}\{e_2\}\}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 0211 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2011 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 0122 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1022 \end{pmatrix}$	2100	2200
$\{\{a\bar{e}\}\{\bar{b}z\}\}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2101 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 0121 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 0212 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1202 \end{pmatrix}$	2010	1020
$\{\{a_2\}\{\bar{b}\bar{e}\}\}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2110 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1012 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 0221 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1220 \end{pmatrix}$	2001	1002
$\{\{\bar{b}\bar{e}\}\{a_2\}\}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2110 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1021 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2102 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2012 \end{pmatrix}$	0210	1020
$\{\{\bar{b}z\}\{a\bar{e}\}\}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1201 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1021 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2021 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2120 \end{pmatrix}$	0201	0102
$\{\{e_2\}\{a\bar{b}\}\}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1120 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 1102 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2201 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} ab\bar{e}z \\ 2210 \end{pmatrix}$	0021	0012
	$\Sigma(121)$		$\Sigma(112)$		$\Sigma(211)$	

6.3.4. Функторное сравнение структур

В разделе 6.3.2 шла речь о сравнении структур с совпадающей аксиоматикой при помощи специально выбранных морфизмов, например, групп между собой или различных множеств с разбиениями. Конструкция силы структур позволила среди структурированных одной и той же аксиоматикой множеств выделять «одинаково» — равносильно или изоморфно — структурированные множества и вводить понятие абстрактной структуры как факторизацию по отношению изоморфности.

В настоящем разделе предложен способ сравнения между собой структур объектов не непосредственно, а с помощью структур с иной аксиоматикой. Например, топологические пространства можно сравнивать с помощью групп гомологий и гомотопий, множества с разбиениями можно сравнивать при помощи кардинальных чисел множеств.

Прежде чем формулировать способ переноса упорядочения одних структур на другие (способ состоит в конструировании монотонного относительно силы структур функтора между соответствующими категориями), следует описать упорядочение однотипных структур между собой на категорном языке.

В данном разделе станем рассматривать категорию как частичную полугруппу, где объекты категории отождествлены с единичными морфизмами полугруппы. Будем считать, что, наряду со всякой рассматриваемой категорией S , задана ее подкатегория Λ , содержащая все объекты ка-

тегории S . Морфизмы подкатегории Λ будут служить для сравнения морфизмов (и объектов) категории S и называться в дальнейшем **орморфизмами** (напомним, что в разделе о силе структур структурированные множества сравнивались с помощью мономорфизмов, или инъекций).

Определение 1. Будем говорить, что морфизм $v \in S$ сильнее морфизма $u \in S$, если существуют орморфизмы $x, y \in \Lambda$ такие, что выполняется условие $xv = uy$, т. е. коммутативна диаграмма



Будем записывать в этом случае $u \leq_{\Lambda} v$.

Сравнимость единичных морфизмов категории S дает определение сравнимости объектов из $S: A \leq C$, если существует орморфизм $x: A \rightarrow C$, т. е. $H_{\Lambda}(A, C)$ не пусто.

Очевидно, что отношение силы морфизмов есть предпорядок на категории S , и теперь на S обычным образом появляется эквивалентность R_{Λ} — факторизация этого предпорядка.

Определение 2. Будем говорить, что морфизмы (объекты) u и v равносильны относительно орморфизмов из Λ , если $u \leq_{\Lambda} v$ и $v \leq_{\Lambda} u$.

Определение 3. Классы эквивалентности категории S по отношению равносильности R_{Λ} станем называть структурами входящих в них морфизмов.

На факторсовокупности S/R_{Λ} стандартным образом (см. теорему о факторизации предпорядков раздела 6.1.3) оказывается определенным порядком между структурами, задаваемый определением 4.

Определение 4. Для структур $\alpha, \beta \in S/R_{\Lambda}$ будем считать $\alpha \leq_{\Lambda} \beta$, если существуют морфизмы $u \in \alpha$ и $v \in \beta$ такие, что $u \leq_{\Lambda} v$. Будем в этом случае говорить, что структура β сильнее структуры α .

Примеры.

1) S — категория множеств с соответствиями в качестве морфизмов. Орморфизмы — инъекции. Структурами множеств оказываются кардинальные числа.

2) S — категория множеств с отношениями порядка. Морфизмы — монотонные соответствия, орморфизмы — монотонные инъекции. Структуры — ординальные числа множеств.

Заметим, что в предложенных примерах структуры речь идет о структурах лишь объектов соответствующих категорий, и эти структуры можно было бы назвать и изоструктурами, понимая под этим, что между изоструктурными объектами должен существовать изоморфизм. Понятие изоструктуры морфизмов (и объектов) можно, наряду со структурами, без труда ввести и в произвольных категориях (что и сделано для структурированных множеств в разделе о силе структур). При этом изоструктурные морфизмы оказываются и равносильными, если изоморфизмы категории входят в ее подкатегорию орморфизмов.

Перейдем к конструкции представления структур одной категории структурами другой. Пусть заданы категории S_1 и S_2 (по-прежнему рассматриваемые как частичные полугруппы) и их подкатегории орморфизмов Λ_1 и Λ_2 .

Определение 5. Соответствие F из категории S_1 в категорию S_2 будем называть **монотонным соответствием**, или **представлением структур**, определяемых факторизацией по подкатегориям орморфизмов Λ_1 и Λ_2 , если для $u, v \in S_1$ и $F(u), F(v) \in S_2$ выполняется: $u \leq_{\Lambda_1} v$ влечет $F(u) \leq_{\Lambda_2} F(v)$.

Соответствие $F: S_1 \rightarrow S_2$ называем **комонотонным** соответствием, или **копредставлением**, структур, если $F(u) \leq_{\Lambda_2} F(v)$ влечет $u \leq_{\Lambda_1} v$.

Соответствие $F: S_1 \rightarrow S_2$ есть **бимонотонное** соответствие, или **бипредставление**, структур, если $u \leq_{\Lambda_1} v$ равносильно $F(u) \leq_{\Lambda_2} F(v)$.

Определение 6. Соответствие F из категории S_1 в категорию S_2 будем называть **функторным**, если $F(uv) = F(u)F(v)$ для любых $u, v \in S_1$ и соответствующих $F(u), F(v), F(uv) \in S_2$.

ТЕОРЕМА о достаточных условиях монотонности представления.

1) Для того чтобы соответствие F из категории S_1 с орморфизмами из Λ_1 в категорию S_2 с орморфизмами из Λ_2 было представлением структур, достаточно выполнение условий:

- а) F — функторное соответствие;
- б) F — функциональное соответствие;
- в) $F(\Lambda_1) \subset \Lambda_2$.

2) Для того чтобы соответствие $F: S_1 \rightarrow S_2$ было копредставлением структур, достаточно выполнение условий:

- а) F — функторное соответствие;
- б) F — инъективное соответствие;
- в) выполнялось $F(\Lambda_1) \supset \Lambda_2$.

3) Для того чтобы соответствие $F: S_1 \rightarrow S_2$ было бипредставлением структур, достаточно выполнение условий:

- а) F — функторное соответствие;
- б) F — функциональное и инъективное соответствие;
- в) выполнялось $F(\Lambda_1) = \Lambda_2$.

Доказательство.

1) $u \leq_{\Lambda_1} v$ по определению силы морфизмов влечет существование $x, y \in \Lambda_1$ таких, что $xv = uy$, откуда из функциональности F следует $F(xv) = F(uy)$. Функторность F влечет $F(x)F(v) = F(u)F(y)$ и по условию (в) теоремы $F(x), F(y) \in \Lambda_2$, что по определению силы морфизмов означает $F(u) \leq_{\Lambda_2} F(v)$.

2) $F(u) \leq_{\Lambda_2} F(v)$ по определению силы морфизмов влечет существование $X, Y \in \Lambda_2$ таких, что $XF(v) = F(u)Y$. По условию теоремы существуют $x, y \in \Lambda_1$ такие, что $F(x) = X$ и $F(y) = Y$, т. е. выполняется $F(x)F(v) = F(u)F(y)$, и из функторности соответствия F следует $F(xv) = F(uy)$, откуда в силу инъективности соответствия F следует, что $xv = uy$ или, по определению силы структур, $u \leq_{\Lambda_1} v$.

3) Является конъюнкцией 1 и 2.

Каждому соответствию $F: S_1 \rightarrow S_2$ можно сопоставить соответствие $F/\Lambda: S_1/\Lambda_1 \rightarrow S_2/\Lambda_2$ как композицию $\text{Str}_1^{-1} \cdot F \cdot \text{Str}_2$, где под соответствиями $\text{Str}: S \rightarrow S/\Lambda$ понимается каноническая проекция совокупности на ее факторсовокупность. Конструкция факторизации категории гарантирует бимонотонность, как проекции Str , так и обратного к ней соответствия Str^{-1} . Поэтому соответствие F/Λ оказывается монотонным, комонотонным или бимонотонным в зависимости от наличия аналогичного свойства порождающего его соответствия F . Таким образом, задав нужное соответствие $F: S_1 \rightarrow S_2$, структуры морфизмов одной категории можно упорядочивать с помощью соответствующих им по соответствию F/Λ структур другой категории.

Предложение 1. Основной одноместный функтор $h^X: S \rightarrow \text{Set}$ монотонен, если $\Lambda \subset \text{Mono}_s$, где Λ — подкатегория орморфизмов категории S и Mono_s — подкатегория мономорфизмов категории S .

Доказательство. Достаточно показать, что $h^X(\Lambda) \subset \text{Mono}_{\text{Set}}$, т. е. функтор $h^X(\alpha)$ есть инъекция, если α — мономорфизм категории S .

Функтор $h^X(\alpha)$ есть отображение $\varphi: H_K(X, A) \rightarrow (X, B)$, по которому $\varphi(v) = v\alpha$. Пусть $\varphi(v_1) = \varphi(v_2)$, т. е. $v_1\alpha = v_2\alpha$, что, поскольку α — мономорфизм, влечет $v_1 = v_2$, т. е. φ — инъекция.

6.4. Функторные инварианты структур

6.4.1. Определение функторных инвариантов

Рассмотрим частный случай категорного сравнения структур. Будем считать заданной категорию структурированных конечных множеств S и категорию конечных множеств Set . В категории S в качестве орморфизмов рассмотрим ее мономорфизмы. Пусть в категории множеств Set подкатегория орморфизмов Δ_{Set} есть $Моно_{Set}$, т. е. орморфизмы категории Set — это инъекции множеств. Сравнение множеств с помощью инъекций порождает кардинальную структуру множеств — мощности множеств (раздел 6.3.1). Применяя конструкцию функторного сравнения структур, будем сравнивать объекты категории S с помощью структур их образов в категории Set , т. е. с помощью кардинальных чисел множеств I , которые назовем *инвариантами структуры объектов* из категории S .

Инварианты математических структур можно рассматривать как еще один способ обобщения понятия количества. Вспомним, что в качестве обобщения количества уже рассматривали эквиструктуры и изоструктуры структурированных множеств (раздел 6.3.2), кардинальные структуры армад (раздел 6.3.3). Заметим, однако, что указанное обобщение могло не обладать одним из важных качеств традиционных числовых множеств — линейным упорядочением, порядок оказывался лишь частичным. Так, для множеств с разбиениями, где сравнение производят инъекциями, переводящими один класс разбиения целиком в другой класс, между объектами $\{\{a, b\}, \{c, d\}\}$ и $\{\{a, b, c\}, \{d\}\}$ не существует нужных инъекций. Они не сравнимы. Предлагаемое обобщение чисел с помощью инвариантов совпадает с традиционным упорядочением мощностей, будучи применимо к категории $S \equiv Set$, т. к. $Card A \leq Card B$ равносильно $I(A) \leq I(B)$ (знаком $I(A)$ обозначен инвариант структуры множества A , $Card M$ есть мощность множества M или число элементов в конечном множестве M). В случае же приложения категорного сравнения структур к иным категориям ситуация менее однозначна. Функтор, представляющий произвольную структуру в категорию множеств, таков, что если структуры сравниваются при помощи мономорфизмов, то их упорядочение согласовано с упорядочением инвариантов. Точнее, $\alpha \leq \beta$ влечет $I_\alpha \leq I_\beta$ (α, β — структуры, I_α, I_β — инварианты), но не наоборот. При исследовании структур могла бы ока-

заться полезной обратная импликация, но имеет место более слабое утверждение:

$$I_\alpha \leq I_\beta \Rightarrow \begin{cases} \alpha \leq \beta; \\ \text{или } \alpha \text{ и } \beta \text{ не сравнимы.} \end{cases}$$

В теории систем можно постулировать **принцип продолжения упорядочения структур по упорядочению инвариантов**: по определению $\alpha \leq \beta$, если $I_\alpha \leq I_\beta$ (причем, если структуры α и β сравнимы, то это определение не противоречит сравнению структур с помощью мономорфизмов).

Перейдем к формальным определениям. Рассмотрим стандартное представление категории S в категорию множеств — основной одноместный ковариантный функтор h^X .

На объектах из категории S по определению $h^X(A) = H_S(X, A)$. Если объекты категории S сравниваются при помощи мономорфизмов, т. е. $A \subset \text{Моно}_S$, иными словами, выполнено условие теоремы раздела 6.3.4, то упорядочение мощностей образов в категории множеств этих объектов по представлению h^X оказывается согласованным с упорядочением объектов, а именно $\alpha \leq \beta$ влечет $\text{Card } h^X(\alpha) \leq \text{Card } h^X(\beta)$. Это следует из двух определений:

1) t — мономорфизм, если отображение $\varphi: H_S(X, A) \rightarrow H_S(X, B)$, где $\varphi(u) = ut$ есть инъекция;

2) мощность одного множества меньше или равна мощности другого, если существует инъекция из первого во второе (тот же результат получен в предложении 1 раздела 6.3.4).

Обычно на факторсовокупности оказывается определенным порядок, если факторизация проводилась с помощью предпорядка. В нашем случае, если $\alpha \leq \beta$ для эквиструктур из факторсовокупности S/R_Λ , то для любых $A \in \alpha$ и $B \in \beta$ справедливо $A \leq_\Lambda B$, и тем самым, для этих произвольных представителей эквиструктур и произвольного объекта $X \in S$ выполнено неравенство

$$\text{Card } H_S(X, A) \leq \text{Card } H_S(X, B),$$

где $\text{Card } M$ — мощность множества M .

Приведенные только что доводы оправдывают введение следующих определений.

Определение 1. *Инвариантом $I^X(A)$ объекта A относительно объекта X назовем мощность множества всех морфизмов из X в A : $I^X(A) = \text{Card } H_S(X, A)$.*

Определение 2. Инвариантом эквиструктуры α относительно объекта X назовем инвариант относительно X произвольного объекта $A \in \alpha$.

Тем самым любому объекту категории сопоставлено кардинальное число, причем упорядочение чисел согласовано с упорядочением объектов, в частности, эти числа одни и те же для всех объектов с одинаковой эквиструктурой.

6.4.2. Функторные инварианты множеств с соответствиями

В качестве категории S станем рассматривать категорию Set_a , где индекс a принимает одно из 16 значений, являющихся подмножествами набора свойств $\{p, f, s, i\}$. Объектами категории Set_a будут произвольные множества, а морфизмами — соответствия, обладающие свойствами из набора a . Свойство p — это всюду определенность соответствий, свойство f — их функциональность, свойство s — сюръективность и свойство i — инъективность соответствий (см. раздел 6.1.2). Например, $Set_{p,f}$ означает категорию множеств с морфизмами — всюду определенными и функциональными соответствиями, т. е. отображениями.

Приведем результаты (табл. 6.8) вычисления инвариантов для всех 16 вариантов категории Set_a (вывод формул приведен настоящем разделе, но часть из них фактически выведена в разделе 6.3.1 в предложении 3 и следствии к нему). Символ $I_a^X(A)$ в формулах означает инвариант множества A относительно множества X в категории Set_a , другими словами, количество соответствий из множества X в множество A , обладающих свойствами из набора a .

Приведем доказательства формул из табл. 6.8.

1. $I^X(A) = 2^{xa}$.

Доказательство. Проведем доказательство по индукции. В силу симметричности множеств X и A (любое соответствие из множества X в множество A при «обращении стрелок» становится соответствием из множества A в множество X), достаточно провести индукцию по элементам одного из множеств, например множества A .

Пусть $a = 1$. Тогда каждый элемент из множества X может либо иметь единственный образ из множества A , либо не иметь ни одного образа, т. е. имеется два варианта. Тогда всего соответствий окажется $2^x = 2^{xa}$.

Пусть теперь при $a = m$ формула справедлива, докажем ее для $m + 1$. В каждом из имеющихся соответствий любой элемент из множества X может как иметь в качестве образа добавленный элемент из множества A ,

так и не иметь его, т. е. каждое соответствие «разрастается» в 2^x различных соответствий. Таким образом, общее количество соответствий увеличивается в 2^x раз. В итоге получаем $2^{mx} \cdot 2^x = 2^{(m+1)x}$ соответствий.

Таблица 6.8. Количество соответствий из множества X (с количеством элементов x) в множество A (с количеством элементов a). Символ C^k означает множество C с количеством элементов в нем k . Символ $\binom{m}{n}$ означает число сочетаний из m элементов по n элементам, равное $\frac{m!}{n!(m-n)!}$. Нижние индексы означают, что подсчитано количество соответствий, обладающих теми свойствами, обозначения которых вошли в индексы:

p – всюду определенные соответствия;

f – функциональные соответствия;

i – инъективные соответствия;

s – сюръективные соответствия

- | | |
|--|--|
| 1. $I^X(A) = 2^{xa}$ | 9. $I_{f,s}^X(A) = \sum_{k=0}^x \binom{x}{k} I_{p,f,s}^A(C^k)$ |
| 2. $I_p^X(A) = (2^x - 1)^x$ | 10. $I_{f,i}^X(A) = \sum_{k=0}^{\min(x,a)} \binom{a}{k} \binom{x}{k} k!$ |
| 3. $I_f^X(A) = (a+1)^x$ | 11. $I_{s,i}^X(A) = x^a$ |
| 4. $I_s^X(A) = (2^x - 1)^a$ | 12. $I_{p,f,s}^X(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a-k)^x$ |
| 5. $I_i^X(A) = (x+1)^a$ | 13. $I_{p,f,i}^X(A) = \frac{a!}{(a-x)!}$ |
| 6. $I_{p,f}^X(A) = a^x$ | 14. $I_{p,s,i}^X(A) = \sum_{k=0}^x \binom{x}{k} (-1)^k (x-k)^a$ |
| 7. $I_{p,s}^X(A) = \sum_{P_A \in T_A} I_{p,f,s}^X(P_A)$, | 15. $I_{f,s,i}^X(A) = \frac{x!}{(x-a)!}$ |
| где T_A – множество всевозможных
покрытий множества A | |
| 8. $I_{p,i}^X(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} I_{p,f,s}^X(C^k)$ | 16. $I_{p,f,s,i}^X(A) = x!$ |

$$2. I_p^X(A) = (2^a - 1)^x.$$

Доказательство. Так как нас интересуют только всюду определенные соответствия, то каждый элемент из множества X должен иметь образ. Это означает, что для каждого элемента из множества X имеется $2^a - 1$ возможностей. Следовательно, всего таких соответствий окажется $(2^a - 1)^x$.

$$3. I_f^X(A) = (a + 1)^x.$$

Доказательство. В данном случае нас интересуют только функциональные соответствия, т. е. каждый элемент из множества X имеет не более одного образа из множества A или не имеет образов вовсе. Это означает, что для каждого элемента из множества X имеется ровно $a + 1$ возможность. А всего функциональных соответствий $(a + 1)^x$.

$$4. I_s^X(A) = (2^x - 1)^a.$$

Доказательство. Количество сюръективных соответствий из множества X в множество A в точности равно количеству всюду определенных соответствий из множества A в множество X (см. формулу 2), что и доказывает формулу 4.

$$5. I_i^X(A) = (x + 1)^a.$$

Доказательство. Число инъективных соответствий из множества X в множество A совпадает с числом функциональных соответствий из множества A в множество X (см. формулу 3).

$$6. I_{p,f}^X(A) = a^x.$$

Доказательство. У всюду определенного и функционального соответствия (отображения) каждому элементу из множества X соответствует ровно один элемент из множества A (т. е. имеется a возможностей для каждого элемента из множества X), т. е. всего таких соответствий будет a^x .

$$7. I_{p,s}^X(A) = \sum_{P_A} \prod_{K_A \in P_A} I_{p,f,s}^X(K_A), \text{ где } P_A \text{ — всевозможные покрытия}$$

множества A , а K_A — элементы этих покрытий.

Доказательство. Любое всюду определенное и сюръективное соответствие можно представить в виде совокупности всюду определенных, функциональных и сюръективных соответствий из множества X в подмножества множества A , образующие его покрытие. Таким образом, нужно рассмотреть всевозможные покрытия множества A и подсчитать количество сюръективных отображений из множества X в элементы этих покрытий. Получим искомую формулу.

$$8. I_{p,i}^X(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} I_{p,i,s}^X(C^k), \quad a \geq x.$$

Доказательство. Всякую определенную и инъективные соответствия из множества X в множество A складываются из всюду определенных, сюръективных и инъективных соответствий из множества X в различные подмножества множества A с мощностью не меньшей, чем множество X , количество которых нам известно из формулы 14. Кроме того, в множестве A имеется ровно $\binom{a}{k}$ подмножеств из k элементов. Отсюда получаем нужную формулу.

$$9. I_{f,s}^X(A) = \sum_{k=0}^x \binom{x}{k} I_{p,f,s}^A(C^k), \quad x \geq a.$$

Доказательство. Каждое функциональное и сюръективное соответствие из множества X в множество A является всюду определенным и инъективным соответствием из множества A в множество X , и наоборот. Поэтому нужная формула может быть получена переобозначением символов в формуле 8.

$$10. I_{f,i}^X(A) = \sum_{k=0}^{\min(x,a)} \binom{a}{k} \binom{x}{k} k!.$$

Доказательство. Функциональные и инъективные соответствия из множества X в множество A являются по сути биективными отображениями между их подмножествами равной мощности. Это означает, что общее число функциональных и инъективных отображений из множества X в множество A складывается из биективных отображений между пустыми подмножествами, подмножествами из одного элемента и т. д. до подмножеств из числа элементов, равного $\min(x,a)$. В множестве X имеется $\binom{k}{x}$ подмножеств из k элементов; в множестве A имеется $\binom{a}{k}$ подмножеств из k элементов, число взаимно однозначных соответствий между подмножествами из k элементов равно $k!$ (см. формулу 16). В результате получаем необходимую формулу для общего числа функциональных и инъективных соответствий из множества X в множество A .

$$11. I_{s,i}^X(A) = x^a.$$

Доказательство. Каждое сюръективное и инъективное соответствие из множества X в множество A является всюду определенным

и функциональным соответствием из множества A в множество X , и наоборот, поэтому нужная формула может быть получена переобозначением символов в формуле б.

$$12. I_{p, f, s}^x(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a-k)^x, \quad x \geq a.$$

Доказательство. Проведем доказательство по индукции.

Начнем с индукции по числу элементов x в множестве X . При $x=1$ выполняется $a=1$ и существует единственное соответствие, являющееся сюръективным отображением, что подтверждает доказываемую формулу:

$$\sum_{k=0}^1 \binom{1}{k} (-1)^k (1-k)^1 = 1 + 0 = 1. \text{ Таким образом, база индукции верна.}$$

Пусть для $x=m$ формула справедлива. Посмотрим, что получится при добавлении к множеству X еще одного элемента. Для каждого из имеющихся уже соответствий появится a возможностей: новый элемент может перейти в любой из элементов множества A , не нарушая свойства соответствия (всюду определенность, функциональность и сюръективность). Кроме того, добавятся сюръективные соответствия из множества X мощности m в подмножества множества A мощности $a-1$ (количество таких соответствий мы уже знаем в силу индукции; имеется $\binom{a}{a-1} = a$ подмножеств такой мощности), «дополненные» переходом добавочного элемента множества X в оставшийся «незанятым» элемент множества A . Подсчитаем общее количество требуемых соответствий:

$$\begin{aligned} & a \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a-k)^x + a \sum_{k=0}^{a-1} \binom{a-1}{k} (-1)^k (a-1-k)^x = \\ & = a \left(\sum_{k=0}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a-k)^x - \sum_{k=1}^a C \binom{a-1}{k-1} (-1)^k (a-k)^x \right) = \\ & = aa^x + a \sum_{k=1}^a (-1)^k \left(\binom{a}{k} - \binom{a-1}{k-1} \right) (a-k)^x = \\ & = a^{x+1} + a \sum_{k=1}^a (-1)^k (a-k)^x \left(\frac{a!}{k!(a-k)!} - \frac{(a-1)!}{(k-1)!(a-k)!} \right) = \\ & = a^{x+1} + \sum_{k=1}^a (-1)^k (a-k)^x \frac{a(a-1)!}{k!(a-k)!} (a-k) = \\ & = a^{x+1} + \sum_{k=1}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a-k)^{x+1} = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a-k)^{x+1}. \end{aligned}$$

Теперь проведем индукцию по числу элементов a во множестве A . Заметим, что при $a=1$ существует единственное сюръективное отображение, что соответствует доказываемой формуле. База индукции верна.

Пусть теперь для $a=n$ формула справедлива. Добавим к множеству A еще один элемент и подсчитаем, сколько стало сюръективных отображений. Для этого из общего числа отображений из X в A уберем: все сюръективные отображения из X в одноэлементные подмножества множества A , из X во все двухэлементные подмножества множества A и т. д. до всех отображений из X в n -элементные подмножества множества A (число таких отображений нам известно в силу индукции; общее число отображений нам известно из формулы 6; количество k -элементных подмножеств множества A равно $\binom{n+1}{k}$). После этого останутся сюръективные отображения из X на A . Итак,

$$\begin{aligned} (n+1)^x - \binom{n+1}{1} \sum_{k=0}^n \binom{k}{n} (-1)^k (n-k)^x - \binom{n+1}{2} \sum_{k=0}^{n-1} \binom{k}{n-1} (-1)^k (n-1-k)^x - \dots = \\ = (n+1)^x + \binom{n+1}{1} \sum_{k=1}^{n+1} \binom{n}{k-1} (-1)^k (n+1-k)^x - \\ - \binom{n+1}{2} \sum_{k=2}^{n+1} \binom{n-1}{k-2} (-1)^k (n+1-k)^x + \dots = \\ = (n+1)^x + \binom{n+1}{k} n^x + \left(\binom{n+1}{1} \binom{n}{1} - \binom{n+1}{2} \right) (n-1)^x - \\ - \left(\binom{n+1}{1} \binom{n}{2} - \binom{n+1}{2} \binom{n-1}{1} + \binom{n+1}{3} \right) + \dots = \sum_{k=0}^{n+1} \binom{n+1}{k} (-1)^k (n+1-k)^x. \end{aligned}$$

$$13. I_{p,f,i}^x(A) = \frac{a!}{(a-x)!}, \quad a \geq x.$$

Доказательство. В данном случае нас интересуют инъективные отображения, т. е. случай, когда все элементы из множества X имеют единственные и различные образы. Это означает, что множество X переходит в равномошное себе подмножество множества A . Остается только подсчитать общее число таких подмножеств и количество отображений из множества X в каждое из таких подмножеств. Общее число подмножеств мощности x равняется $\binom{a}{x}$. Отображения из множества X в эти подмно-

жества являются биективными и, по формуле 16, их количество равно $x!$. Итак,

$$I_{p,f,i}^x(A) = \binom{a}{x} x! = \frac{a!}{x!(a-x)!} x! = X = \frac{a!}{(a-x)!}.$$

$$14. I_{p,s,i}^x(A) = \sum_{k=0}^x \binom{x}{k} (-1)^k (x-k)^a, \quad a \geq x.$$

Доказательство. Формула получена переобозначением символов в формуле 12.

$$15. I_{f,s,i}^x(A) = \frac{x!}{(x-a)!}, \quad x \geq a.$$

Доказательство. Формула получена переобозначением символов в формуле 13.

$$16. I_{p,f,s,i}^x(A) = a! = x!, \quad x = a.$$

Доказательство. Нас интересуют биективные отображения из множества X в множество A , причем кардинальные числа этих множеств равны.

Первый элемент из множества X может перейти в любой из a элементов множества A ; второй — в любой элемент множества A , кроме того элемента, в который перешел первый (т. е. имеется $a-1$ возможность); третий — в любой, кроме тех, в которые перешли первые два (т. е. существует $a-2$ вариантов) и т. д. Для последнего элемента из множества X останется единственный «незанятый» элемент из множества A . Подсчитаем количество возможных соответствий: $a \cdot (a-1) \cdot \dots \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1 = a!$.

6.4.3. Функторные инварианты множеств с разбиениями

Объектами соответствующей категории служат пары (A, R_A) , где A — множество, а R_A — его разбиение, т. е. совокупность классов $\{K_A\}$, таких, что $\bigcup K_A = A$ и для любых классов $K_A \neq \tilde{K}_A$ из разбиения R_A выполняется соотношение $K_A \cap \tilde{K}_A = \emptyset$ (совокупность $\{K_A\}$, для которой условие пустоты пересечений не обязательно выполнено, называется покрытием множества A).

Любое разбиение множества является одновременно и его покрытием. Имея в виду дальнейшее обобщение результатов на структуру множеств с покрытиями, сформулируем понятие морфизма структуры множеств с покрытиями, пригодное и для разбиений.

Определение 1. Пусть заданы множество A с покрытием P_A и множество B с покрытием P_B . Рассмотрим распространение соответствия $t: A \rightarrow B$ на булеаны 2^A и 2^B , ограничив распространение на $P_A \subset 2^A$. Соответствие $T: P_A \rightarrow P_B$ определяется следующим образом: $K_B = T(K_A)$, если существует $b \in K_B$ такое, что $b = t(a)$, где $a \in K_A$. Будем называть соответствие T *распространением соответствия t на покрытия*.

Определение 2. Соответствие $t: A \rightarrow B$ будем называть *морфизмом структуры множеств с покрытиями*, если его распространение на покрытия $T: P_A \rightarrow P_B$ есть функциональное и инъективное соответствие.

Предложение 1. Пусть заданы соответствие $t: A \rightarrow B$, его распространение на покрытия $T: P_A \rightarrow P_B$ и сопряженные с t и T соответствия t^* и T^* . Соответствие t будет морфизмом структуры множеств с покрытиями тогда и только тогда, когда оно переводит каждый класс K_A покрытия P_A (для которого $t(K_A)$ определено) целиком в некоторый класс покрытия P_B и никакие два класса из покрытия P_A не переводит в один и тот же класс из покрытия P_B . Или для любого класса $K_A \in P_A$ такого, что существует элемент $a \in K_A$, на котором соответствие t определено, выполняется включение $t(K_A) \subset T(K_A)$ и для любого класса $K_B \in P_B$ такого, что существует элемент $b \in K_B$, на котором соответствие t^* определено, выполняется включение $t^*(K_B) \subset T^*(K_B)$.

Доказательство.

1) Пусть соответствие t — морфизм структуры покрытий. Пусть существуют классы K_B и \tilde{K}_B такие, что $t(a) \in K_B$ и $t(\tilde{a}) \in \tilde{K}_B$, где элементы $a, \tilde{a} \in K_A$. Определение распространения на покрытия влечет равенства $K_B = T(K_A)$ и $\tilde{K}_B = T(K_A)$, а функциональность соответствия T влечет отношения $K_B = \tilde{K}_B$ или $t(K_A) \subset T(K_A)$.

Поскольку инъективность соответствия T означает функциональность соответствия T^* , сопряженного с T , то приведенное доказательство, примененное к сопряженным соответствиям t^* и T^* , дает единственность образа по T^* или единственность прообраза по T , т. е. $t^*(K_B) \subset T^*(K_B)$.

2) Если класс K_A целиком переводится в класс K_B , то это значит, что образ класса K_A по соответствию T единственен и T — функциональное соответствие (частичное отображение). То, что никакие два класса K_A не переводятся в один класс, означает, что соответствие T к тому же инъективно.

Заметив, что соответствие T^* , сопряженное к функциональному и инъективному соответствию T , само будет функциональным и инъективным, а также то, что распространением (на покрытия) соответствия t^* будет соответствие T^* , где T – распространение на покрытия соответствия t , приходим к следствию.

Следствие. Если соответствие $t: A \rightarrow B$ – морфизм структуры множеств с покрытиями, то сопряженное с ним соответствие $t^*: B \rightarrow A$ также морфизм структуры множеств с покрытиями.

Предложение 2. Пусть существует I_j различных соответствий $t_j: M_j \rightarrow L_j$, пусть к тому же $M_j \cap M_{\tilde{j}} = \emptyset$ для любых j и \tilde{j} , не равных между собой. Тогда число соответствий $t: \bigcup_j M_j \rightarrow \bigcup_j L_j$, для которых сужение t на M_j совпадает с t_j , равно $\prod_j I_j$.

Доказательство. Заметим, что нужные нам соответствия t можно получить перебором всевозможных соответствий t_j , и количество таких комбинаций как раз задается произведением числа вариантов I_j .

Из приведенных предложений следует, что морфизмами структуры множеств с разбиениями каждый класс K_A разбиения R_A отображается целиком в класс $T(K_A)$, и общее число морфизмов, т. е. инвариант структуры, отображается формулой

$$I^X(A) = \sum_T \prod_{K_X \in R_X} I^{K_X}(T(K_X)),$$

где T — всевозможные инъективные и функциональные соответствия из R_X в R_A , K_X — классы разбиения R_X и $I^{K_X}(T(K_X))$ — количество соответствий из класса K_X в класс $T(K_X)$.

Пусть, к примеру, в качестве морфизмов рассматриваются не произвольные соответствия, а отображения t (тогда и T с необходимостью будет отображением), и инвариант структуры множеств с разбиениями в этом случае примет вид

$$I^X(A) = \sum_T \prod_{K_X \in R_X} (\text{Card} T(K_X))^{\text{Card} K_X}.$$

Пусть теперь нас интересует частный случай инварианта разбиения множества A , связанный с тождественным отображением классов, т. е. количество таких отображений множества A самого в себя, при которых каждый класс разбиения переходит в себя же. В этом случае

$$\Gamma^A(A) = \prod_i N_i^{N_i},$$

где произведение берется по всем классам разбиения множества A .

6.4.4. Функторные инварианты множеств с покрытиями

Объектами категории служат пары (A, P_A) , где A — множество, P_A — его покрытие. (Покрытие P_A — это совокупность $\{K_A\}$ подмножеств множества A таких, что $\bigcup K_A = A$; для покрытий были сформулированы и справедливы определения 1 и 2 и предложение 1 раздела 6.4.3).

В последующих леммах 1 и 2 и предложении 1 считаются заданными множество A с покрытием P_A , множество B с покрытием P_B , морфизм категории множеств с покрытиями $t: A \rightarrow B$ и его распространение на покрытия $T: P_A \rightarrow P_B$.

Лемма 1. Для любых классов $K_A, \tilde{K}_A \in P_A$ выполняется соотношение $t(K_A \cap \tilde{K}_A) \subset T(K_A) \cap T(\tilde{K}_A)$.

Доказательство. $a \in K_A \cap \tilde{K}_A$ влечет $a \in K_A$ и $a \in \tilde{K}_A$. По предложению 1 предыдущего раздела 6.4.3 это означает, что $t(a) \in T(K_A)$ и $t(a) \in T(\tilde{K}_A)$, т. е. $t(a) \in T(K_A) \cap T(\tilde{K}_A)$.

Лемма 2. Для любых классов $K_A, \tilde{K}_A \in P_A$ выполняется соотношение

$$t(K_A - \tilde{K}_A) \subset T(K_A) - T(\tilde{K}_A).$$

Доказательство. Пусть $a \in K_A - \tilde{K}_A$. По предложению 1 раздела 6.4.3 $t(a) \in T(K_A)$. При этом или $t(a) \in T(K_A) \cap T(\tilde{K}_A)$, или $t(a) \in T(K_A) - T(\tilde{K}_A)$. Принадлежность пересечению невозможна в силу леммы 1. Действительно, если $b = t(a) \in T(K_A) \cap T(\tilde{K}_A)$, то $a \in K_A \cap \tilde{K}_A$, так как по следствию к предложению 1 раздела 6.4.3 соответствие t^* является морфизмом множеств с покрытиями, что противоречит предположению, будто $a \in K_A - \tilde{K}_A$.

Определение 1. Пусть задано покрытие $P_A \equiv \{K_A\}$ множества A . Рассмотрим разбиение $R(P_A) = \{\lambda_Y \mid Y \in 2^{P_A}\}$ множества A , устроенное следующим образом: для каждого элемента a из множества A элемент $a \in \lambda_Y$, если выполняется условие $a \in K_A$ для любого $K_A \in Y$, и $a \notin \tilde{K}_A$ для любого $\tilde{K}_A \notin Y$, т. е. $\lambda_Y = \bigcap_{K_A \in Y} K_A - \bigcup_{\tilde{K}_A \notin Y} \tilde{K}_A$. Назовем $R(P_A)$ *разбиением, ассоциированным с покрытием P_A* .

Другими словами, элементами ассоциированного разбиения являются подмножества всевозможных пересечений и разностей классов покрытия P_A . Класс $\lambda_Y \in R(P_A)$ состоит или из тех элементов пересечения $\bigcap_{K_A \in Y} K_A$, которые не входят в пересечение классов K_A из Y с классами \tilde{K}_A , не входящими в Y , или из соответствующих разностей классов покрытий.

Определение 2. Пусть заданы покрытие P_A множества A , покрытие P_B множества B , функциональное и инъективное соответствие (частичная инъекция) $T: P_A \rightarrow P_B$, а также $R(P_A)$ и $R(P_B)$ — разбиения, ассоциированные с покрытиями P_A и P_B . Соответствие $H_T: R(P_A) \rightarrow R(P_B)$, для которого $H_T(\lambda_Y) = \lambda_{T(Y)}$, где $T(Y) = \{T(K_A) | K_A \in Y\}$, назовем *соответствием, ассоциированным с соответствием T* .

Предложение 1. Пусть заданы покрытие P_A множества A , покрытие P_B множества B , ассоциированные с ними разбиения $R(P_A)$ и $R(P_B)$, функциональное и инъективное соответствие $T: P_A \rightarrow P_B$ и ассоциированное с T соответствие H_T . Множество морфизмов структуры покрытий, для которых соответствие T является распространением на покрытия, совпадает с множеством морфизмов структуры разбиений, для которых соответствие H_T является распространением на ассоциированные с покрытиями разбиения.

Доказательство. Пусть соответствие $t: A \rightarrow B$ — морфизм покрытий. Поскольку $\lambda_Y = \bigcap_{K_A \in Y} K_A - \bigcup_{\tilde{K}_A \in Y} \tilde{K}_A$, то по леммам для морфизмов покрытий и по свойству образа объединения $t(\lambda_Y) \subset \left(\bigcap_{K_A \in Y} T(K_A) - \bigcup_{\tilde{K}_A \in Y} T(\tilde{K}_A) \right) = \lambda_{T(Y)} = H_T(\lambda_Y)$. По предложению 1 раздела 6.4.3 это означает, что t — морфизм ассоциированных разбиений.

Пусть теперь $t: A \rightarrow B$ — морфизм ассоциированных разбиений. Рассмотрим класс K_A° . Его можно представить как $K_A^\circ = \bigcup_Z \lambda_Y$, где $Y = Z \cup \{K_A^\circ\}$ и $Z \in 2^{P_A - \{K_A^\circ\}}$, и образ этого класса по t : $t(K_A^\circ) = t\left(\bigcup_Z \lambda_Y\right) = \bigcup_Z t(\lambda_Y) \subset \bigcup_Z H_T(\lambda_Y) = \bigcup_Z \lambda_{T(Y)} = T(K_A^\circ)$. Включение $\bigcup_Z t(\lambda_Y) \subset \bigcup_Z H_T(\lambda_Y)$ следует из того, что соответствие t — морфизм разбиений, и из предложения 1 раздела 6.4.3. Равенство $\bigcup_Z \lambda_{T(Y)} = T(K_A^\circ)$ следует из определения ас-

соцированного соответствия. Результирующее включение $t(K_A^\circ) \subset T(K_A^\circ)$, в силу предложения 1 раздела 6.4.3, означает, что соответствие t – морфизм структуры покрытий.

Доказанное предложение показывает, что инвариант структуры покрытий может быть вычислен с помощью формулы для инварианта структуры разбиений:

$$I^X(A) = \sum_T \prod_{Y \in 2^{P_X}} I^{\lambda_Y}(H_T(\lambda_Y)),$$

суммирование ведется по всем функциональным и инъективным соответствиям $T: P_X \rightarrow P_Y$, а λ_Y — классы разбиения, ассоциированного с покрытием P_X , и $I^{\lambda_Y}(H_T(\lambda_Y))$ — количество соответствий из класса λ_Y в объединение классов $\lambda_{T(Y)}$ из ассоциированного с покрытием P_X разбиения $R(P_X)$. Классы $\lambda_{T(Y)}$ являются образами λ_Y по ассоциированному с T соответствию H_T . Если изучаемая категория — категория с суммами или с произведениями, то инварианты сумм или произведений обладают мультипликативными свойствами [Цаленко, Шульгейфер, 1974]:

$$I^{\bigcup_i A_i} \left(\prod_j B_j \right) = \prod_i \prod_j I^{A_i}(B_j).$$

В категории множеств сумма есть объединение непересекающихся множеств, а произведение — декартово произведение множеств. Значение инварианта для множеств с покрытиями позволяет сформулировать мультипликативное свойство для инвариантов пересекающихся множеств:

$$I^{\bigcup_i A_i}(B) = \prod_{Y \in 2^{P_A}} I^{\lambda_Y}(B),$$

где $P_A \equiv \{A_i\}$ и λ_Y — классы ассоциированного с покрытием P_A разбиения.

6.4.5. Удельные функторные инварианты

Согласно определению 1 раздела 6.4.1 величина инварианта объекта A категории S относительно объекта X той же категории есть $I_S^X(A) = \text{CardHom}_S(X, A)$. Для категории конечных структурированных множеств эта величина зависит, во-первых, от того, какие морфизмы допустимы в категории S , т. е. от постулированного в S канонического типа соответствий между множествами и от аксиоматики самой структуры, заданной на множествах. Например, для заданной пары множеств, произвольных соответствий больше, чем отображений, а последних больше, чем

биекций; так же соответствий, сохраняющих покрытия, больше, чем соответствий, сохраняющих ассоциированные с покрытиями разбиения. Во-вторых, величина инварианта зависит от мощности базовых множеств A и X . Чтобы исключить зависимость от мощностей базовых множеств, сохранив зависимость от структуры, введем понятия удельного инварианта.

Пусть задана категория S конечных структурированных множеств. Наряду с ней рассмотрим категорию \tilde{S} множеств «со стертой структурой»: класс объектов $\text{Ob } \tilde{S}$ совпадает с классом объектов $\text{Ob } S$. В класс морфизмов $\text{Mor } \tilde{S}$ входят произвольные соответствия того же канонического типа, что и в класс $\text{Mor } S$, но морфизмы из категории \tilde{S} не обязаны сохранять структуру множеств из класса $\text{Ob } \tilde{S}$. Рассмотрим объекты A и X из категории S .

Определение 1. *Удельным инвариантом объекта A относительно объекта X* называем число $J_S^X(A) = \frac{I_S^X(A)}{I_S^X(A)}$ (в главе 14 сформулирована

гипотеза, вводящая величину $J_S^X(A)$ альтернативным образом — через количество неэквивалентных морфизмов согласно полугрупповому аналогу групповой теоремы Лагранжа).

На примере структуры множеств с разбиением и в частном случае совпадения множеств X и A покажем, что величины, обратные к удельным инвариантам, могут быть упорядочены так же, как неудельные инварианты.

Предложение 1. Для структуры конечных множеств с разбиениями в категории с морфизмами — отображениями — условие «разбиение множества A слабее множества B » влечет утверждение $1/J^A(A) < 1/J^B(B)$.

Доказательство. Пусть на множествах A и B заданы разбиения этих множеств на w классов. Утверждение «структура разбиения множества A слабее структуры разбиения множества B » означает, что для каждого класса разбиения множества A и соответствующего ему по морфизму структуры f класса множества B для количеств элементов в них выполняется $n_{iA} \leq n_{f(i)B}$, поскольку морфизмами для сравнения силы структур служат инъекции, переводящие классы i разбиения множества целиком в классы $f(i)$ разбиения множества B .

Обозначим $1/J^A(A) = F(A)$ и покажем, что

$$F(A) \equiv F(n_1, n_2, \dots, n_w) = \frac{n^n}{\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}}$$

(здесь $n = \sum_{i=1}^w n_i$) есть монотонно возрастающая функция своих натурально-значных аргументов n_i , т. е. условие « $n_{iA} \leq n_{f(i)B}$ для всех i » влечет $F(A) \leq F(B)$. Для этого достаточно показать, что $\partial F(A)/\partial n_i \geq 0$ для любого класса i . Действительно,

$$\frac{\partial \ln F(A)}{\partial n_i} = \frac{\partial}{\partial n_i} (n \ln n - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i) = (\ln n + 1) - (\ln n_i + 1) = \ln \frac{n}{n_i}.$$

Поскольку $\frac{n}{n_i} = \frac{\sum_{i=1}^w n_i}{n_i} \geq 1$, то и $\frac{\partial \ln F(A)}{\partial n_i} = \frac{1}{J^A(A)} \frac{\partial F(A)}{\partial n_i} \geq 0$, откуда в силу $F(A) > 0$ следует необходимое неравенство $\partial F(A)/\partial n_i \geq 0$.

Глава 7

ТЕОРЕТИКО-КАТЕГОРНОЕ ОПИСАНИЕ СИСТЕМ

Принятые методологические установки (см. часть 1) подразумевают, в частности, осуществление следующих этапов при построении динамической теории:

- описание объектов теории;
- описание способов изменчивости объектов;
- формулировка закона изменчивости.

В настоящей главе предложена реализация этих этапов на языке теории категорий и функторов (см. раздел 6.2).

7.1. Состояние системы и преобразование состояний

Обычный и, возможно, единственный путь формального описания системы — подбор для нее математической структуры, удачно эксплицирующей ее содержательные характеристики (комментарий о возможности альтернативного описания с помощью «качественных категорий» содержится в главе 14). Язык теории категорий фактически создан для описания математических структур. Первая существенная черта теории категорий — рассмотрение не отдельного множества с какой-либо структурой, а включение в поле зрения одновременно всех одинаково структурированных множеств (другими словами, множеств вместе с заданной на них аксиоматикой, например с отношениями, законами композиции, топологиями и т. д.). Совокупность всех таких множеств составляет класс объектов категории.

Другая существенная черта языка теории категорий — явное рассмотрение не только самих объектов, но и всех допустимых их структурой преобразований (для категории структурированных множеств это соответствие из одних множеств в другие, не нарушающие их структуру). Например, для множеств с заданным отношением порядка допустимыми будут монотонные соответствия, для множеств с заданной структурой «близости» элементов — топологией — допустимы непрерывные преобразования, переводящие «близкие» элементы в «близкие» же и т. д. (см. раздел 6.1.5).

Множество допустимых преобразований (на языке теории категорий — морфизмов) задано в категориях для каждой пары объектов. При

этом категории с совпадающими объектами, но различающимися морфизмами, строго говоря, различны и описывают различающиеся системы. Например, система с преобразованиями — произвольными соответствиями, отлична от системы, где те же множества-объекты преобразуются лишь взаимно однозначно. Процессы, происходящие в первой системе, богаче, чем во второй — в ней допустимы переходы между состояниями с переменным числом элементов, в то время как во второй системе число элементов в разных состояниях должно быть одинаковым.

Таким образом, *система* — это некоторая категория, объединяющая класс объектов и класс морфизмов. Объекты категории эксплицируют состояния систем, морфизмы — допустимые способы перехода от одних состояний к другим (т. е. преобразование состояний). Аксиоматика математической структуры, определяющая категорию, выделяет заданную систему среди других систем.

7.2. Энтропия систем

Пусть задана система, описываемая категорией S , и состояния X и A системы, отождествляемые с объектами X и A из S . Инвариант $I_S^X(A)$ (см. раздел 6.4) есть количество морфизмов из X в A в категории S , сохраняющих структуру объектов. На языке теории систем инвариант I есть количество преобразований состояния X в состояние A , сохраняющих структуру системы. Будем интерпретировать структуру системы (строже — аксиоматику, задающую структуру) как ее «макросостояние». Преобразования состояния X в состояние A будем интерпретировать как способы получения состояния A из состояния X , или как «микросостояния» системы. Тогда инвариант состояния оказывается числом микросостояний, сохраняющих макросостояние системы. Приведенные интерпретации навеяны традицией статистической физики, согласно которой микросостояниями называют преобразования системы, не меняющие этого состояния. (Типичный пример: выделенный фрагмент газа, состоящего из молекул, в котором допустимы перестановки, переобозначения и другие преобразования молекул, не меняющие давление, температуру и объем выделенного фрагмента.)

В силу приведенных интерпретаций естественно рассмотреть величину, монотонную числу микросостояний в заданном макросостоянии системы, как римейк больцмановского определения энтропии $H = k \ln \Omega$, где Ω — число микросостояний в заданном макросостоянии, k — нормировочный коэффициент. Более строго: назовем *обобщенной энтропией* состояния A системы S (относительно состояния X той же системы) величину $H_S^X(A) = -\ln J_S^X(A)$, где $J_S^X(A)$ — удельный инвариант объекта A относительно объекта X в эксплицирующей систему категории S (см. раздел 6.4.5).

В качестве примера рассмотрим категорию множеств с разбиениями, где морфизмами служат отображения (см. раздел 6.4.3):

$$H_S^X(A) = - \ln \frac{I_S^X(A)}{I_S^X(A)} = - \ln \frac{\prod_{i=1}^w n_{iX}^{n_{iX}}}{n_A^{n_X}} = - n_X \left(\sum_{i=1}^w \frac{n_{iX}}{n_X} \ln \frac{n_{iX}}{n_A} \right),$$

где n_{iX} и n_{iA} — количества элементов в классах разбиения множеств X

и A , $n_X = \sum_{i=1}^w n_{iX}$, $n_A = \sum_{i=1}^w n_{iA}$, w — число классов в разбиениях. Этот при-

мер демонстрирует тот факт, что в частных случаях обобщенная энтропия имеет привычный «больцмановский» или, если угодно, «шенноновский» вид. В разделе 9.5.1 будет показано, что для вариационной задачи на максимум обобщенной больцмановской энтропии с ограничениями развития системы потоками тепла ΔQ введенная энтропия совпадает с энтропией, определяемой в термодинамике как $H = \Delta Q/T$, и коэффициент $1/T$ оказывается множителем Лагранжа вариационной задачи.

Инварианты многих (если не всех) математических структур могут быть выражены через инварианты ассоциированных со структурами разбиений (см. раздел 6.4). Инварианты множеств с разбиениями мультипликативны относительно инвариантов каждого из классов разбиения (см. раздел 6.4.3), поэтому логарифмы инвариантов имеют характерный «энтропиеобразный» вид сумм по классам разбиения.

Число $J_S^X(A)$, которое есть отношение числа преобразований, сохраняющих структуру, к общему числу преобразований, может быть интерпретировано как вероятность образования состояния, обладающего заданной структурой. Также, согласно выше приведенной формуле для энтропии состояний в категории множеств со структурой разбиений, величина

$p_{iA} = n_{iA} / \sum_{i=1}^w n_{iA}$ может быть интерпретирована как вероятность реализации

класса i в соответствующем разбиении, а величина $\{p_{1A}, p_{2A}, \dots, p_{wA}\}$ — как распределение вероятностей, определяющее состояние A . Однако указанная аналогия представляет собой лишь одну из возможных интерпретаций. Важно подчеркнуть, что формула для обобщенной энтропии введена вне каких-либо статистических или вероятностных предпосылок и справедлива для любых и больших, и малых количеств элементов в системе.

Величина $F = I_{\tilde{S}}/I_S$ оказывается наименьшей и равной единице, если состояние A оказывается неструктурированным вовсе (т. е. если $\tilde{S} = S$). Чем меньше число преобразований, сохраняющих структуру, по сравнению с их числом в «бесструктурном» базовом множестве, тем больше эта величина. Указанное свойство можно интерпретировать как критерий

«степени структурированности» состояния. Тогда обобщенную энтропию состояния (которая является монотонной функцией от F) следует интерпретировать как меру отклонения, «удаленности» состояния от его бесструктурного аналога или как числовую *меру «степени структурированности»* состояния системы.

Из предложения 1 раздела 6.4.5 следует, что обобщенная энтропия как монотонная функция величины F может быть мерой структурированности состояния и в смысле отношения порядка «сила структур»: чем сильнее структура состояния, тем больше его энтропия. Следствие справедливо в рамках описанного в указанном предложении примера, предполагающего, что речь идет о конечном (стационарном, см. раздел 8.3) состоянии A , завершающем цепочку переходов из состояния с меньшей в состояние с большей энтропией, т. е. из состояния A возможны переходы в себя же и это состояние обладает наибольшей силой структуры.

И, наконец, в том же смысле, в каком инварианты структур являются обобщением понятия «количество элементов» бесструктурных множеств на множества со структурой (см. раздел 6.4.1), и обобщенная энтропия может быть интерпретирована как один из вариантов обобщения понятия «количество элементов» для структурированных множеств.

7.3. Экстремальные принципы как закон изменчивости систем

Класс объектов эксплицирующей систему категории можно представить как *пространство состояний* системы.

Главный компонент любой динамической теории — закон изменчивости исследуемой системы (см. раздел 2.1), т. е. свод правил, позволяющий выбрать из всех допустимых состояний те, что реализуются в действительности, и указать «траекторию» системы в ее пространстве состояний.

В механике, в теории поля такой закон имеет вид «уравнений движения», которые являются постулатами теории. Альтернативой постулированию уравнений движения в теоретической физике, биологии, экономике и других науках служит постулирование экстремальных принципов, порождающих законы изменчивости исследуемых систем (см. главу 3). Но что должно быть экстремальным для моделируемых систем? Категорно-функторное описание систем дает «естественный» ответ на этот вопрос, поскольку в теории категорий существует систематический метод сравнения между собой состояний систем (см. раздел 6.3). Возможность сравнения состояний по силе их структуры позволяет предложить экстремальный принцип для изменчивости систем: *из заданного состояния система переходит в состояние, обладающее наиболее сильной структурой среди состояний, допускаемых имеющимися у системы ресурсами*. Ограничение экстремума доступными системе ресурсами существенно, поскольку без не-

го требование максимума структуры сводилось бы к неограниченной экспансии системы (система ограничений, дополняющая требование экстремума целевой функции, составляет также неотъемлемую часть формализма Джейнса, см. раздел 17.2). Замечу, что включение представления о ресурсах в закон изменчивости системы подразумевает, что рассмотрен класс систем, открытых по отношению к потребляемым ими при «движении» в пространстве состояний ресурсам.

Однако «сила структур» упорядочивает состояние систем лишь частично (см. раздел 6.3.2): среди них могут оказаться несравнимые друг с другом. Это обстоятельство затрудняет применение предложенного экстремального принципа, поскольку допускает ситуации, в которых экстремальный принцип не позволяет однозначно проследить траекторию системы в ее пространстве состояний. Трудности сравнения состояний по силе структур позволяет преодолеть функторный метод сравнения структур (см. раздел 6.3.4), который устанавливает линейный, а не частичный порядок на совокупности одинаково структурированных множеств, или состояний системы. Функторный метод сравнения структур не только утверждает, что любые состояния систем сравнимы, но и строго вводит числовую функцию состояния, которая изменяется от состояния к состоянию монотонно «силе» их структуры. Согласно методу этой функцией является количество допустимых структурой системы преобразований. Однако более привычную формулировку экстремального принципа удастся получить, если рассматривать монотонную функцию от удельного количества допустимых преобразований (см. раздел 6.4.5), определенную в настоящей главе как обобщенная энтропия состояния. А именно: *из заданного состояния система переходит в определяемое допустимыми ресурсами состояние с наибольшей энтропией*. В силу ограничений по ресурсам соответствующий экстремальному принципу формализм представляет собой вариационную задачу на условный, а не глобальный экстремум целевой функции — энтропии (раздел 8.5).

ЧАСТЬ 3

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Ранняя редакция материалов части 3 частично содержится в работах автора и его соавторов [Левич, 1980; 1982; Левич и соавт., 1994; Levich, 2000; Фурсова и соавт., 2008в].

Глава 8

МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА ОРГАНИЗМОВ ОДНОГО ТРОФИЧЕСКОГО УРОВНЯ

8.1. Экспериментальный контекст исследования

Модель описывает слагающие сообщество группы организмов, которые потребляют несколько взаимозаменяемых ресурсов. Это могут быть, например, сообщества автотрофов, потребляющих углерод, азот, фосфор, кремний, энергию света и т. п., или сообщество бактерий, растущих на средах, содержащих несколько необходимых им одновременно субстратов.

Организмы растут на невозобновляемом запасе ресурсов. В лабораторных условиях этой ситуации соответствует накопительное, а не проточное культивирование. Замечу, что при проточном культивировании, в отличие от накопительного, не только возобновляется запас питательных веществ в среде, но и происходит изыятие биомассы всех видов сообщества в одинаковой пропорции, обусловленной скоростью протока. Это обстоятельство существенно отличает проточное культивирование от процессов, протекающих в естественных условиях, где элиминация биомассы всегда видоспецифична. В то же время накопительное культивирование может служить прообразом некоторых естественных систем, например, водоемов, в которых запасы биогенных элементов пополняются один-два раза в сезон при перемешивании вод из-под термоклина с водными массами фотического слоя [Одум, 1986]. Непроточные процессы существуют и в искусственных экосистемах, например, при реализации некоторых микробиологических технологий.

Модель ограничена изучением периода развития от инокуляции до остановки роста, вызванной исчерпанием одного или нескольких ресурсов,

но не какими-либо другими причинами (например, не аутоксикацией, не метаболитными взаимодействиями и др.). Подразумевается возможность гибели части организмов до достижения культуры стационарной стадии роста. Однако предполагается, что высвобождающиеся в результате лизиса отмирающих организмов количества питательных веществ малы по сравнению с общими начальными запасами ресурсов в среде и клетках.

Учтено, что рост организмов определен не только запасами ресурсов в среде, но и внутриклеточными запасами. А именно: подразумевается один из физиологических механизмов влияния запасов на рост: деление клеток прекращается, когда внутриклеточный запас хотя бы по одному из взаимозаменяемых ресурсов достигает некоторого видоспецифического минимального значения [Droop, 1973].

Модель описывает сообщество групп организмов, где группы различаются между собой по физиологическим потребностям в ресурсах. Это могут быть популяции различных видов, диссоциантов, размерные или другие физиологически однородные группы особей.

Предложена модель для описания сообществ, в которых группы слагающих сообщество организмов в процессе функционирования переходят только сами в себя. Т. е. не происходит, например, видообразования; нет необходимости учитывать возрастную или трофическую структуру сообщества и т. д.

8.2. Состояния и преобразования сообщества

Сообщество удобно описывать множеством из n элементов, разбитых на w непересекающихся классов с количеством n_i элементов в классе i ($i = \overline{1, w}$; $\sum_{i=1}^w n_i = n$), т. е. математической структурой множеств с разбиениями (см. раздел 6.1.5). Классы разбиения как раз соответствуют физиологически различным группам организмов, элементы множества — особям. Набор численностей входящих в сообщество групп $\vec{n} \equiv \{n_1, n_2, \dots, n_w\}$ назову состоянием сообщества.

Переходы сообщества из одного состояния в другое могут быть описаны соответствиями между множествами с разбиениями (см. раздел 6.1.2). На рис. 8.1 представлены преобразования, которые могут происходить с организмами, и их математическая интерпретация соответствиями между множествами. Рассмотрим сообщество, в котором допустимо размножение и смертность организмов, но отсутствует поглощение одних организмов другими и интродукция извне, что соответствует описанной выше экспериментальной ситуации накопительного культивирования организмов одного трофического уровня. Таким требованиям удовлетворяют инъективные, сюръективные, не всюду определенные и не функциональные соответствия (рис 8.1), переводящие каждый класс разбиения в себя же.

8.3. Целевая функция в модели сообщества

Модель предназначена для описания стационарного состояния сообщества, но не динамики перехода в него. Стационарному состоянию соответствует остановка роста, вызванная исчерпанием каких-либо ресурсов.

В модели принят экстремальный принцип (постулат): в стационарном состоянии математическая структура, описывающая сообщество, экстремальна в пределах, допустимых доступными организмам запасам ресурсов (см. раздел 7.3). Согласно функторному методу сравнения математических структур (см. раздел 6.4) экстремальной структуре соответствует экстремальное количество допустимых структурой соответствий (преобразований), а также (см. раздел 7.2) экстремальное значение обобщенной энтропии

$$H(\vec{n}) = -n \sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n} = -\sum_{i=1}^w n_i \ln n_i + n \ln n.$$

Выражение для энтропии следует из формул раздела 7.2 при условии, что для искомого состояния экстремально число переходов не только из любых других состояний, но и из самого себя. В разделе 7.2 идет речь о количестве функциональных и всюду определенных соответствий — отображений. В рассматриваемой модели необходимо подсчитать количество инъективных и сюръективных соответствий, но в силу симметрии канонических свойств соответствий при обращении стрелок и согласно симметричности формул 6 и 11 табл. 6.8 эти количества совпадают.

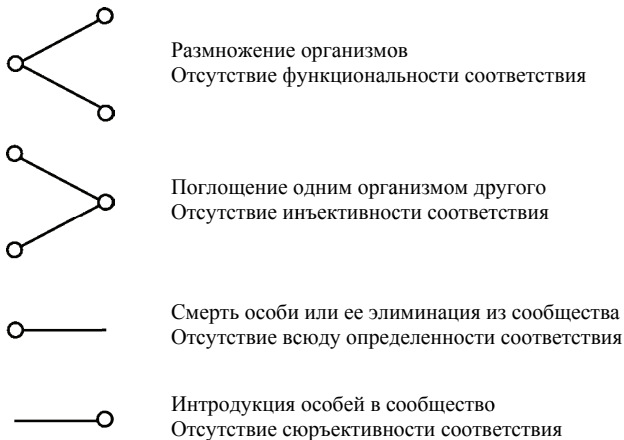


Рис. 8.1. Возможные преобразования особей в экологическом сообществе и их математическая интерпретация

8.4. От сообщества к экосистеме: ограничения на ресурсы

Сообщество функционирует за счет ресурсов среды. Количество потребленных ресурсов не может быть больше, чем их запасы в начале культивирования. Формально указанный закон сохранения веществ и энергии может быть записан в форме балансовых неравенств:

$$\sum_{i=1}^w n_i q_i^k \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}.$$

Величина n_i в неравенствах есть численность организмов группы i ; q_i^k — количество ресурса k , потребленное организмами группы i ; L^k — запас ресурса k в начале опыта; m — общее число ресурсов, необходимых для размножения входящих в сообщество организмов. Запас ресурса включает его содержание как в среде, так и внутри организмов.

Указанные неравенства выполняются в любой момент культивирования. На стационарной стадии роста некоторые из неравенств обращаются в строгие равенства. Это означает, что соответствующие равенствам ресурсы потреблены полностью и остановка роста обязана исчерпанию именно этих ресурсов. Назову такие ресурсы лимитирующими. Для остальных — не лимитирующих рост ресурсов — указанные нестрогие неравенства обращаются в строгие.

8.5. Постановка вариационной задачи

Вариационная задача включает требование экстремальности целевой функции, ограничения на искомые функции, вызванные конечностью запасов, необходимых для роста ресурсов, и ограничения на эти функции, связанные с «биологическим смыслом» переменных:

$$\left\{ \begin{array}{l} H(\vec{n}) = -\sum_{i=1}^w n_i \ln n_i + n \ln n \rightarrow \text{экстремальна,} \\ \sum_{i=1}^w n_i = n, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{array} \right. \quad (8.1)$$

Здесь n_i и n — численности групп и всего сообщества на стационарной стадии роста; $L^k \geq 0$ — начальное содержание ресурса k в среде и в организмах; q_i^k — содержание ресурса k в организмах группы i на стационар-

ной стадии роста; m — общее количество потребляемых сообществом ресурсов; w — число групп организмов, образующих сообщество.

Подлежат отысканию: подмножество J лимитирующих ресурсов из множества всех ресурсов $\{1, 2, \dots, m\}$, а также переменные $n_i(L^k, q_i^k)$ и $n(L^k, q_i^k)$, $k \in J$, $i = \overline{1, w}$ как функции параметров задачи — лимитирующих ресурсов L^k и потребностей организмов в этих ресурсах q_i^k .

Для упрощения математических свойств задачи отыскиваются не целочисленные, а действительные значения численностей (с последующим округлением до целых чисел в биологических приложениях).

8.6. Замечания о моделировании иных структур сообщества

Целевая функция в сформулированной вариационной задаче получена в следующих предположениях о допустимых преобразованиях сообщества:

- каждый класс преобразуется в себя же (т. е. нет необходимости учитывать, например, возрастную, трофическую и т. п. структуры сообщества);

- допустимые соответствия не обязательно функциональны (организмы размножаются), но сюръективны (нет интродукции извне), инъективны (нет «слияния» организмов) и не обязательно всюду определены (организмы смертны).

Эти предпосылки вызваны намерением проверить предсказания модели на биологических объектах одного трофического уровня: одноклеточных планктонных водорослях или бактериях.

Однако предлагаемый метод вывода целевых функций допускает приложение к описанию сообществ с произвольными свойствами (лишь бы эти свойства можно было описать на языке соответствий между множествами с разбиениями, если для моделирования сообщества выбрана именно такая математическая структура).

Например, при сохранении первого из названных выше двух предположений можно отказаться от требований отсутствия интродукции в сообщество и отсутствия слияния организмов. Тогда допустимыми окажутся произвольные соответствия между множествами, переводящие каждый класс разбиения сообщества в себя же. Согласно формуле 1 из табл. 6.8 энтропия такой структуры есть

$$H(\vec{n}) = \ln \frac{2^{n^2}}{\prod_{i=1}^w 2^{n_i^2}} \sim n^2 - \sum_{i=1}^w n_i^2.$$

Может представлять интерес рассмотрение системы, в которой будут допустимы преобразования, соответствующие только биективным соответствиям (таковы, кстати, объединения различных групп молекул газа — не «размножающихся» и не «смертных»). Формула энтропии в этом случае (согласно формуле 16 из табл. 6.8) приобретает вид

$$H(\vec{n}) = \ln \frac{n!}{\prod_{i=1}^w n_i!}.$$

Моделирование возрастной структуры сообщества потребует уже отказа от первого предположения: каждая возрастная группа должна переходить не в себя же, а в следующую за ней возрастную группу. Моделирование трофической структуры подразумевает подсчет количества соответствий переводящих классы «жертв» в классы «хищников». Для подобных подсчетов необходимо будет применять более сложные, нежели в случае первого предположения, формулы для инвариантов структуры множеств с разбиениями (см. разд. 6.4.3).

Глава 9

ТЕОРЕМЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

В главе 8 сформулирована вариационная задача, решение которой описывает состояние сообщества одноклеточных организмов на стационарной стадии роста. Прежде чем перейти к изложению ряда строгих математических результатов исследования этой задачи, необходимо сделать следующее замечание. При $n_i = 0, i = \overline{1, w}$ значение целевой функции равно нулю ($H(n_1, \dots, n_w) = 0$), что является глобальным минимумом в задаче (8.1). Поскольку этот тривиальный случай не представляет интереса, в дальнейшем вместо задачи на экстремум будем решать задачу на нахождение максимума функции H [Левич и соавт., 1994].

9.1. Существование и единственность решения

Исследуем задачу на условный экстремум

$$\begin{cases} H(n_1, \dots, n_w) = \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, k = \overline{1, m}, \\ n_i \geq 0, i = \overline{1, w}. \end{cases} \quad (9.1.1)$$

Всюду в дальнейшем считается, что для всех $k = \overline{1, m}$ выполнены условия, следующие из смысла задачи:

$$q_i^k \geq 0, i = \overline{1, w}, \vec{q}^k = (q_1^k, \dots, q_w^k) \neq \vec{0}, L^k > 0, w > 1; \text{rank}(q_i^k) = \min(m; w).$$

Условие $w > 1$ наложено потому, что при $w = 1$ выполняется $H(\vec{n}) \equiv 0$, и задача (9.1.1) теряет смысл. Однако в случае $w = 1$ привлечение экстремального принципа и не требуется. Законы сохранения количества вещества записываются в виде $q^k n \leq L^k, k = \overline{1, m}$, где n — численность единственной группы организмов ($n > 0$), q^k — потребность в k -том ресурсе $q^k > 0$, L^k — начальное количество k -того ресурса (см. ограничения-неравенства в (9.1.1)). В момент остановки роста хотя бы одно неравенство обращается

в равенство (достижение культурой стационарной стадии означает исчерпание по крайней мере одного ресурса), а численность единственной популяции сообщества задается формулой $n = \frac{L^r}{q^r}$, где индекс r обозначает полно-

стью потребленный ресурс. Требование на $\text{rank}(q_i^k)$ вызвано тем, что в модели группы организмов различаются друг от друга только их векторами клеточных потребностей $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, и максимальность ранга матрицы (q_i^k) означает, что все w групп в сообществе в самом деле отличны друг от друга. Если для некоторого $k \in \overline{1, m}$ вектор потребностей нулевой $\vec{q}^k = \vec{0}$, то соответствующее неравенство $\sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k$ можно исключить из ограничений

в (9.1.1). По этой причине имеет место условие $\vec{q}^k \neq \vec{0}$, $k = \overline{1, m}$.

Если положить, что по определению при $n = 0$ выполняется $n \ln n = 0$, то в (9.1.1) максимум достигается, так как $H(\vec{n})$ является непрерывной функцией на компактном множестве, заданном ограничениями в виде неравенств.

ТЕОРЕМА существования и единственности (доказательство теоремы и следствий приведено в приложении 3).

Пусть $\vec{L} \equiv \{L^1, L^2, \dots, L^k\}$. Для любого вектора $\vec{L} \in \mathbb{R}_+^m = \{\vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m}\}$ решение задачи (9.1.1) существует, единственно и задается формулой структуры сообщества:

$$n_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i), \quad i = \overline{1, w}, \quad (9.1.2)$$

где $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, а n и $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ есть решение системы

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \\ \lambda^k \left(n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) - L^k \right) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (9.1.3)$$

Следствие 1. Если $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$ — решение задачи (9.1.1), то $n_i > 0$, $i = \overline{1, w}$.

Следствие 2. Значение n , которое получается при решении системы (9.1.3), имеет смысл полной численности сообщества: $n = \sum_{i=1}^w n_i$.

9.2. Теорема стратификации пространства ресурсов

Для любого $\vec{L} \in \mathbb{R}_+^m$ на решении задачи (9.1.1) некоторые из неравенств $\sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k$, $k = \overline{1, m}$ обязательно обращаются в равенства. В принципе, возможно $2^m - 1$ вариантов наборов таких равенств. Все ли эти варианты действительно реализуются, когда \vec{L} пробегает все \mathbb{R}_+^m ? Можно ли как-нибудь описать подмножества \mathbb{R}_+^m , соответствующие каждому из возможных вариантов?

Рассмотрим случай $w > m$ и задачу на условный максимум функции обобщенной энтропии $H(\vec{n})$, в которой в качестве ограничений выступают строгие равенства [Левич и соавт., 1994]:

$$\begin{cases} H(n_1, \dots, n_w) = \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i = L^k, \quad k = \overline{1, m}, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{cases} \quad (9.2.1)$$

Пусть \vec{L} в (9.2.1) принадлежит внутренности конуса $K = \left\{ \vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w n_i \vec{q}_i, n_i \geq 0 \right\}$, где для векторов потребностей \vec{q}_i выполнены те же условия, что и в задаче (9.1.1). Т. к. функция $H(\vec{n})$ — непрерывна, а ограничения задают компактное множество, то решение (9.2.1) существует. Для \vec{L} , принадлежащих внутренности K , максимум в (9.2.1) достигается при $n_i > 0$, $i = \overline{1, w}$.

Согласно необходимым условиям экстремума для гладких задач с ограничениями-равенствами [Алексеев и соавт., 1979] решение задачи (9.2.1) должно иметь вид

$$n_i = n \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right), \quad i = \overline{1, w}, \quad (9.2.2)$$

где общая численность n и вектор множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ будут решениями системы уравнений

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right) = 1, \\ n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right) = L^k, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (9.2.3)$$

Аналогично случаю задачи с ограничениями-неравенствами можно доказать, что решение задачи (9.2.1) для векторов $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m)$, принадлежащих внутренности конуса $K = \left\{ \vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w n_i \vec{q}_i, n_i \geq 0 \right\}$, существует, единственно и определено формулой (9.2.2), где значения n и $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ ищутся из системы (9.2.3).

Заметим, что этот вывод сохраняется и для случая $w = m$, хотя в этом случае для любого вектора \vec{L} , принадлежащего внутренности конуса K , система уравнений

$$\sum_{i=1}^w q_i^k n_i = L^k, \quad k = \overline{1, m}$$

однозначно определяет вектор состояния сообщества $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$ с $n_i > 0$, $i = \overline{1, w}$, и поэтому формально экстремальная задача (9.2.1) теряет смысл. Но при $w = m$ мы можем рассуждать следующим образом. По заданному вектору \vec{L} мы находим вектор $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$, а потом находим единственное решение $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ уравнений:

$$\left(\vec{\lambda}, \vec{q}_i \right) = -\ln \frac{n_i}{\sum_{i=1}^w n_i}, \quad i = \overline{1, w},$$

и тогда величина $n = \sum_{i=1}^w n_i$ и множители Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ удовлетворяют системе (9.2.3), а формула для расчета численностей n_i , $i = \overline{1, w}$ имеет вид (9.2.2).

Можно также заметить, что все приведенные рассуждения о задаче (9.2.1) полностью применимы (при $w \geq m$) к семейству задач вида

$$\begin{cases} H(n_1, \dots, n_w) = \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, \quad j \in J, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}, \end{cases} \quad (9.2.4)$$

где $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$, $J \neq \emptyset$, матрица (q_i^j) , $i = \overline{1, w}$, $j \in J$ получена из матрицы (q_i^j) задачи (9.1.1) вычеркиванием столбцов с номерами $j \notin J$, а

$\vec{L} = (L^j, j \in J)$ принадлежит внутренности конуса $K_J = \left\{ \vec{L} \in \mathbb{R}^{|J|} \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w n_i \vec{q}_i^j, n_i \geq 0 \right\}$, где \vec{q}_i^j — i -тая вектор-строка матрицы (q_i^j) , $i = \overline{1, w}$, $j \in J$, если соблюдено дополнительное условие: для каждого $i \in \overline{1, w}$ существует такой $j \in J$, что $q_i^j > 0$.

Исследование взаимосвязи задач (9.1.1), (9.2.1) и (9.2.4) при условии, что $q_i^j > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$ и $w \geq m$, дает следующий результат. Прежде всего, при $m=1$ системы уравнений (9.1.3) и (9.2.3) совпадают, и поэтому при $m=1$ задачи (9.1.1) и (9.2.1) эквивалентны (имеют одинаковые решения для одинаковых L). Непустое подмножество J множества $\{1; 2; \dots; m\}$ называется допустимым, если для любого $i \in \overline{1, w}$ выполнено

$$\vec{q}_i^j = (q_i^h, \dots, q_i^h) \neq \vec{0}, \quad j_p \in J, \quad p = \overline{1, l}.$$

Тогда имеет место

ТЕОРЕМА стратификации (доказательство теоремы содержится в приложении 3).

Область $\mathbb{R}_+^m = \left\{ \vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m} \right\}$ является объединением непесекающихся конусов S^j , находящихся во взаимооднозначном соответствии с допустимыми подмножествами J множества $\{1; 2; \dots; m\}$ в том смысле, что если некоторый вектор \vec{L} принадлежит конусу S^j , отвечающему J , то для этого вектора \vec{L} задача (9.1.1) эквивалентна задаче (9.2.4) с этим J , т. е. задаче

$$\begin{cases} H(n_1, \dots, n_w) = \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, \quad j \in J, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{cases}$$

Построение таких стратификаций следует из доказательства теоремы. В качестве примера рассмотрим некоторые частные случаи [Левин и соавт., 1994]. Пусть $m=2$, $q_i^j > 0$, $i = \overline{1, w}$, $j = 1, 2$ и пусть x_0 — единственное решение уравнения $\sum_{i=1}^w x^{q_i^1} = 1$, а y_0 — единственное решение урав-

нения $\sum_{i=1}^w y_i^{q_i} = 1$. Введем следующие величины:

$$\mathbf{v}_0 = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^1 x_0^{q_i^1}}{\sum_{i=1}^w q_i^2 x_0^{q_i^2}}, \quad \mathbf{v}_1 = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^2 y_0^{q_i^2}}{\sum_{i=1}^w q_i^2 y_0^{q_i^2}}.$$

Картина стратификации пространства \mathbb{R}_+^2 представлена на рис. 9.1. В области I задача (9.1.1) эквивалентна задаче (9.2.4) с $J = \{1; 2\}$, в области II — с $J = \{1\}$, в конусе III — с $J = \{2\}$; $\operatorname{tg} \alpha = \mathbf{v}_1$, $\operatorname{tg} \beta = \mathbf{v}_0$ (считаем, что границы областей принадлежат области I).

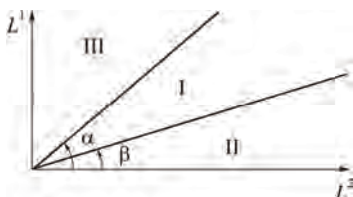


Рис. 9.1. Стратификация пространства \mathbb{R}_+^2 (объяснения в тексте)

Стратификация пространства при $m=3$ с $q_i^j > 0$, $i=\overline{1,w}$, $w \geq 3$, $j=1,2,3$ показана на рис. 9.2 [Левич и соавт., 1994]. В области I задача (9.1.1) эквивалентна задаче (9.2.4) с $J = \{1; 2; 3\}$, в II — с $J = \{1; 2\}$, в III — с $J = \{1; 3\}$, в IV — с $J = \{2; 3\}$, в V — с $J = \{1\}$, в VI — с $J = \{2\}$ и в VII —

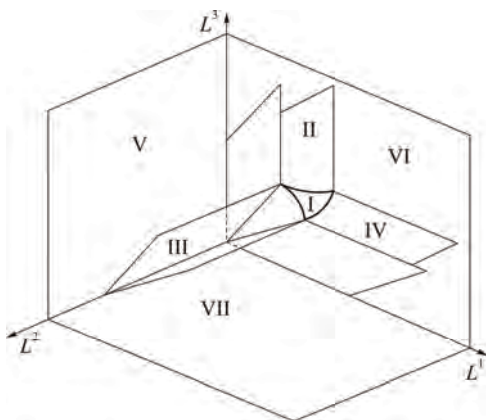


Рис. 9.2. Стратификация пространства \mathbb{R}_+^3 (объяснения в тексте)

с $J = \{3\}$. Координаты границ областей можно рассчитать следующим образом. Пусть z_k^0 , $k = \overline{1,3}$ — единственные корни уравнений $\sum_{i=1}^w z_k^{q_i} = 1$.

Уравнение $\sum_{i=1}^w z_1^{q_i} z_2^{q_i} = 1$, $k = \overline{1,3}$ задает некоторую функцию $z_2 = z_2(z_1)$,

а уравнения $t_1(z_1) = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^1 z_1^{q_i} z_2(z_1)^{q_i}}{\sum_{i=1}^w q_i^2 z_1^{q_i} z_2(z_1)^{q_i}}$ и $t_2(z_1) = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^1 z_1^{q_i} z_2(z_1)^{q_i}}{\sum_{i=1}^w q_i^3 z_1^{q_i} z_2(z_1)^{q_i}}$, в свою оче-

редь, при $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$ задают некоторую линию в плоскости (t_1, t_2) или, считая $t_1 = \frac{L^1}{L^2}$, $t_2 = \frac{L^1}{L^3}$, некоторую линию в сечении $L^3 = \text{const}$. При аналогич-

ном рассмотрении уравнений $\sum_{i=1}^w z_1^{q_i} z_3^{q_i} = 1$ и $\sum_{i=1}^w z_2^{q_i} z_3^{q_i} = 1$ получают в плоскости $L^3 = \text{const}$ криволинейный треугольник. Построение сечения стратификации завершается проведением 6 полупрямых (см. рис. 9.3).

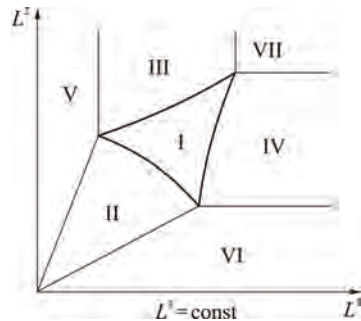


Рис. 9.3. Стратификация пространства \mathbb{R}^3 в сечении $L^3 = \text{const}$

В случае, когда $w = 1$, областью, в которой задача (9.1.1) эквивалентна задаче (9.2.4) с множеством $J = \{1; 2; \dots; m\}$, является луч в пространстве \mathbb{R}_+^m , задаваемый вектором $\vec{q} = \{q^1, \dots, q^m\}$. На рис. 9.4 представлена стратификация пространства \mathbb{R}_+^3 . Участки трех плоскостей, проходящих через прямую q и координатные оси ресурсов, являются областями, в которых задача (9.1.1) эквивалентна задаче (9.2.4) с множествами $J = \{1, 2\}$; $J = \{1, 3\}$; $J = \{2, 3\}$. Вне этих областей-границ $J = \{1\}$; $J = \{2\}$; $J = \{3\}$; в задачах (9.2.4).

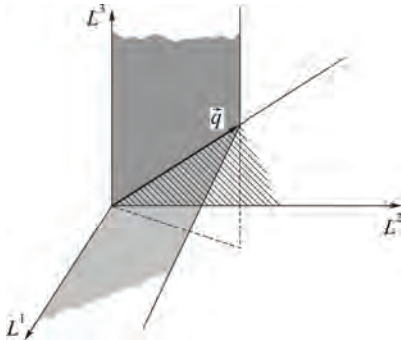


Рис. 9.4. Стратификация пространства \mathbb{R}_+^3 в случае $w=1$

При $m \geq 3$ качественная картина та же. Существует некоторая область, в которой задача (9.1.1) эквивалентна (9.2.4) с $J = \{1; 2; \dots; m\}$. Стратификация всего пространства \mathbb{R}_+^m получается с помощью гиперповерхностей, идущих из ребер этой области.

9.3. Формула структуры сообщества

Задачи (9.2.4) имеют решения

$$n_i(\vec{L}^j) = n e^{-\vec{\lambda}^j \vec{q}_i^j}, \quad (9.3.1)$$

где векторы \vec{L}^j , $\vec{\lambda}^j$ и \vec{q}_i^j имеют компоненты j из набора J , идентифицирующего страт, которому принадлежит вектор \vec{L}^j . Множители Лагранжа $\vec{\lambda}^j$ (все $\lambda^k > 0$) и полная численность n как функции потребляемых полностью в страте S^j ресурсов \vec{L}^j находят из алгебраических уравнений

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w e^{-\vec{\lambda}^j \vec{q}_i^j} = 1; \\ n \sum_{i=1}^w q_i^j e^{-\vec{\lambda}^j \vec{q}_i^j} = L^j, \quad j \in J. \end{cases} \quad (9.3.2)$$

В прикладной экологии формула структуры сообщества (9.3.1) позволяет рассчитывать [Левич, 1980; Levich, 2000]:

а) численности n_i и n , если заданы запасы ресурсов L^k и потребности q_i^k ;

б) парциальные потребления лимитирующих ресурсов среды популяциями сообщества $\Delta L_i^k = q_i^k \Delta n_i$, если заданы суммарные потребления ресурсов ΔL^k ($k \in J$) всем сообществом $\Delta L^k = \sum_{i=1}^w \Delta L_i^k$;

в) парциальные $\Delta \tilde{L}_i^k$ и полные $\Delta \tilde{L}^k$ реальные потребления нелимитируемых ресурсов, не входящих в страт S^J ($k \notin J$).

г) потребности видов q_i^k , если известны численности популяций n_i и потребления L^k (в m сериях опытов для m ресурсов).

Инвариантность формулы видовой структуры

Система алгебраических уравнений (9.3.2) после исключения переменной n записывается в виде

$$\begin{cases} \sum_r \exp(-\tilde{\lambda} \vec{q}_i) = 1, \\ \frac{\sum_i q_i^j \exp(-\tilde{\lambda} \vec{q}_i)}{\sum_i q_i^r \exp(-\tilde{\lambda} \vec{q}_i)} = \frac{L^j}{L^r}, \quad j \in J, \quad r \neq j, \end{cases} \quad (9.3.3)$$

откуда следует, что множители Лагранжа λ^k и вместе с ними относительные численности $\frac{n_i}{n} = e^{-\tilde{\lambda} \vec{q}_i}$ зависят только от отношений ресурсов и, как следствие, остаются инвариантными при преобразованиях вида $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \rightarrow \alpha \vec{L} = (\alpha L^1, \dots, \alpha L^m)$, где $\alpha > 0$ — некоторая постоянная. Этот факт предоставляет возможность управления видовыми обилиями с помощью отношений ресурсов в среде (см. раздел 11.4). Кроме того, при таких преобразованиях $n \rightarrow \alpha n$ (см. (9.3.2)) и, следовательно, $n_i \rightarrow \alpha n_i$, $i = 1, w$.

Видовые обилия $\frac{n_i}{n}$ также инвариантны к преобразованиям подобия потребностей \vec{q}_i [Левич и соавт., 1994]. Поэтому по формуле видовой структуры можно вычислить лишь отношения квот различных видов по каждому ресурсу, но не их абсолютные значения (этот факт также важен при калибровке модели).

Формула видовой структуры позволяет установить зависимость от ресурсов полной численности сообщества [Левич и соавт., 1994]. Из формулы (9.3.2) следует, что $n = \frac{L^j}{\sum_{i=1}^w q_i^j e^{-\tilde{\lambda} \vec{q}_i}} = L^j f(v)$, где аргумент v имеет

компонентами отношения ресурсных факторов, а f — некоторая функция. Из формул (9.3.3) следует, что аргумент v имеет компонентами отношения $\frac{L^j}{L^r}$ и количество этих компонент равно $s = |J| - 1$, где $|J|$ — число

элементов в J . Если ввести функцию $h(v) = \sqrt[|J|]{\prod_{i=1}^s v_i}$, то из тождества

$n = L^j f(v) \frac{h(v)}{h(v)}$, обозначив $h(v)f(v) = g(v)$, получим, что на множестве, где лимитируют факторы L^j , $j \in J$, полная численность n есть функция вида $n = \sqrt[j]{\prod_{j \in J} L^j g(v)}$, где аргумент v зависит лишь от отношения факторов.

9.4. Теорема о максимуме относительных обилий

Анализ формулы структуры сообщества (9.1.2) показывает, что решение вариационной задачи (9.1.1) обладает свойством, имеющим важное прикладное значение (см. раздел 9.3). Доля каждой группы микроорганизмов сообщества n_i/n и полная численность клеток всего сообщества n являются известными функциями начальных концентраций ресурсов в среде \vec{L}^j . Знание указанной зависимости позволяет предложить пути направленного управления долями различных групп микроорганизмов в смешанных культурах с помощью подбора начального соотношения потребляемых клетками ресурсов. Более точно параметры управления задает теорема о максимуме относительных обилий [Левич и соавт., 1993; Alexeyev, Levich, 1997; Levich, 2000]: относительная численность некоторого вида принимает наибольшее возможное значение при отношениях ресурсов в среде, равных отношениям потребностей в этих ресурсах у данного вида.

ТЕОРЕМА о максимуме относительных обилий (доказательство приведено в приложении 3).

Пусть $q_i^k > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$. Тогда функция $p_i = \frac{n_i}{n} = \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$, $i \in \overline{1, w}$ достигает максимума при $\vec{L} = \alpha \vec{q}_i$, $\alpha > 0$, $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, $i \in \overline{1, w}$.

9.5. Свойства целевой функции вариационной задачи

9.5.1. Зависимость от ресурсов среды

Формула видовой структуры позволяет установить зависимость от ресурсов энтропийного индекса разнообразия сообщества. Подстановка в выражение для функции $H(\vec{n})$ формулы структуры сообщества (9.1.2) дает следующий результат: $H(\vec{n}) = \sum_{k=1}^m \lambda^k(\vec{L}) L^k$ [Левич и соавт., 1994].

Численность некоторой группы организмов сообщества можно представить в виде тождества $n_i = n p_i$, где $p_i = \frac{n_i}{n}$ — относительная числен-

ность. Подстановка этого тождества в формулу функционала обобщенной энтропии $H(\vec{n}) = n \ln n - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i$ приводит к выражению $H = -n \sum_{i=1}^w p_i \ln p_i$.

Поскольку относительные численности зависят только от отношений ресурсных факторов, а полная численность n есть функция вида $n = \sqrt[j]{\prod_{j \in J} L^j} g(v)$, где аргумент v так же зависит лишь от отношения факторов (см. раздел 9.4), то функция энтропии может быть представлена в виде $H = \sqrt[j]{\prod_{j \in J} L^j} l(v)$, где l — некоторая функция от отношений вида $\frac{L^j}{L}$ [Левич и соавт., 1994].

9.5.2. «Теорема Гиббса»

ТЕОРЕМА (доказательство содержится в приложении 3).

Пусть имеется вектор множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, соответствующий решению (9.1.2) вариационной задачи (9.1.1), и пусть $c = \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k$, где вектор ресурсов с данными компонентами L^k принадлежит некоторому страту S^J ($\lambda^k > 0$ для $k \in J$, $\lambda^k = 0$ для $k \notin J$). Рассмотрим следующую экстремальную задачу:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^j n_i \rightarrow \min, j \in J, \\ H(\vec{n}) \geq c, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, k = \overline{1, m}, k \neq j. \end{cases} \quad (9.5.1)$$

Тогда решение (9.1.2) задачи (9.1.1) является одновременно решением системы (9.5.1). Верно и обратное утверждение: если вектор $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$ — решение системы (9.5.1), то вектор \vec{n} будет и решением задачи (9.1.1)

$$c L^j = \sum_{i=1}^w q_i^j n_i.$$

Существование подобной двойственности давно обнаружено в ряде областей физики, связанных с экстремальными принципами (механика, термодинамика и пр.). Массье (1869) первым обратил внимание на то, что в качестве независимых переменных, определяющих состояние системы, можно одинаково выбирать и энергию, и энтропию [Кричевский, 1970, с. 219]. Позднее (1875) Гиббс развил метод термодинамических потенциалов — «равноправных» функций состояния системы, которые одинаково

хорошо можно использовать для описания и вывода уравнений системы, выбирая наиболее удобную функцию в зависимости от характера наложенных на систему ограничений (иначе говоря — независимых, извне задаваемых переменных). Например, вариационный принцип, устанавливающий критерий равновесия изолированной системы, Гиббс формулирует следующим образом:

1) «Для равновесия любой изолированной системы необходимо и достаточно, чтобы при всех возможных изменениях состояния системы, не влияющих на ее энергию, вариация энтропии исчезала или была отрицательной»: $\delta S \leq 0$ при $E = \text{const}$.

2) «Для равновесия любой изолированной системы необходимо и достаточно, чтобы при всех возможных изменениях состояния системы, не влияющих на ее энтропию, вариация ее энергии исчезала или была положительной»: $\delta E \geq 0$ при $S = \text{const}$ (цитировано по работе К. А. Путилова (1971), с. 208).

Сформулированная выше теорема названа в честь Джозайя Уилларда Гиббса [Левич, Алексеев, 1997; Левич, 2000; Левич, Фурсова, 2002].

9.5.3. Теорема о монотонности изменений энтропии и запасов ресурсов

ТЕОРЕМА (доказательство содержится в приложении 3).

Для функционала $H(\vec{n})$ ($\vec{n} = \vec{n}(\vec{L})$) выполняется свойство

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} \geq 0, \quad k = \overline{1, m}.$$

Таким образом, функционал обобщенной энтропии монотонно возрастает вместе с возрастанием первоначального запаса каждого из ресурсов [Левич, Фурсова, 2002].

При интерпретации ресурсов L^k как метаболического времени системы [Левич, 1996а; Левич, 2009в; см. также главу 16] сформулированная теорема становится аналогом H -теоремы Больцмана о возрастании энтропии статистической системы монотонно параметру времени.

Согласно теореме о монотонном возрастании энтропии во внутренности каждого страта \check{S}^j , $J \subset \{1, \dots, m\}$ выполняются равенства: $\frac{\partial H}{\partial L^k} = \lambda^k$,

$k \in J$, $\lambda^k > 0$ и $\frac{\partial H}{\partial L^k} = 0$, $k \notin J$ [Левич, Фурсова, 2002]. Таким образом,

функция $\frac{\partial H}{\partial L^k}$ является либо монотонно возрастающей (если k -тый ресурс является лимитирующим), либо постоянной (если k -тый ресурс — не лимитирующий) для всех значений L^k , за исключением границ стратов. Если при переходе границы выбранный ресурс остается лимитирующим, то со-

храняется монотонное возрастание энтропии. Если при переходе границы страта выбранный ресурс становится нелимитирующим, то энтропия становится постоянной. Т. е. выполняются следующие соотношения: функция H непрерывна в окрестности «граничной» точки x_0 , имеет положительную производную слева и неотрицательную справа. В этом случае точка x_0 является точкой локального максимума функции H (Никольский, 1990).

Глава 10

АЛГОРИТМЫ РАСЧЕТОВ В ВАРИАЦИОННОЙ МОДЕЛИ

10.1. Аналитические зависимости для потребностей

Обозначим символом λ единственный множитель Лагранжа. Обозначим потребность i -того вида в единственном факторе через q_i . Тогда система (9.1.3), из которой находят общую численность сообщества и величины множителей Лагранжа, приобретает вид

$$\begin{cases} \lambda > 0, \\ \sum_{i=1}^w \exp\{-\lambda q_i\} = 1, \\ n \sum_{i=1}^w q_i \exp\{-\lambda q_i\} = L. \end{cases} \quad (10.1.1)$$

В частности, мы еще раз видим, что при $m=1$ задачи с равенствами и неравенствами эквивалентны.

Рассмотрим линейную модель распределения потребностей видов $q_i = li$. Пусть $w \gg 1$. Тогда, заменяя $\sum_{i=1}^w$ на $\sum_{i=1}^{\infty}$ и решая (10.1.1), получим $n = L/2l$; $n_i = (L/2l) \exp(-i \ln 2) = (L/l) 2^{-(i+1)}$ и $H = (L/l) \ln 2 \approx 0,693(L/l)$.

Если теперь заменить $\sum_{i=1}^w$ на \int_1^{∞} , то получим $n = (\alpha/\alpha + 1)(L/l) \approx 0,362(L/l)$ (α — корень уравнения $\alpha \exp \alpha = 1$, $n_i = (\alpha/\alpha + 1)(L/l) \exp(-\alpha i)$, $H = \alpha(L/l) \approx 0,57(L/l)$). Таким образом, при обоих приближениях качественное поведение функций оказывается одинаковым: H и n пропорциональны L/l , а n_i — экспоненциально убывает.

Рассмотрим теперь логарифмическую модель распределения потребностей видов: $q_i = l(1 + \ln i)$. Снова, считая $w \gg 1$ и переходя от суммирования к интегрированию, получаем $n = \left(\frac{L\beta - 1}{l\beta} \right)$, $H = \beta \frac{L}{l}$, $n_i = \frac{L\beta - 1}{l\beta} \exp\{-\beta(1 + \ln i)\}$, где β — такое число, что $(\beta - 1) \exp \beta = 1$ ($\beta = 1,28$;

$(\beta-1)/\beta=0,23$). Таким образом, снова видим, что H и n пропорциональны L/l , а $n_i \sim i^{-\beta}$, т. е. гиперболически убывает.

Кроме того, при $m=1$ оказывается, что $\lambda = \text{const}$ и поэтому $H = \lambda L \sim L$ и $n = \frac{L}{\sum_{i=1}^w q_i \exp(-\lambda q_i)} \sim L$. Тогда при $m=1$ выполняется $H \sim n$.

Однако уже при $m=2$ существуют примеры, когда H и n не пропорциональны.

Пусть теперь $q_i^1 = l_1 i^2$, $q_i^2 = l_2 / i^2$ (двухфакторная «квадратичная» модель). Считая w достаточно большим и переходя от суммирования к интегрированию в пределах от 0 до ∞ , запишем систему (10.1.1) в виде

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{\lambda^1 l_1}} \exp\left(-2\sqrt{\lambda^1 \lambda^2 l_1 l_2}\right) = 1, \\ \lambda^1 \left(\frac{n l_1}{4} \sqrt{\frac{\pi}{(\lambda^1)^3 l_1^3}} \left(1 + 2\sqrt{\lambda^1 \lambda^2 l_1 l_2}\right) \exp\left(-2\sqrt{\lambda^1 \lambda^2 l_1 l_2}\right) - L^1 \right) = 0 \\ \lambda^2 \left(\frac{n l_2}{2} \sqrt{\frac{n}{\lambda^2 l_2}} \exp\left(-2\sqrt{\lambda^1 \lambda^2 l_1 l_2}\right) - L^2 \right) = 0 \\ \lambda^1 \geq 0, \lambda^2 \geq 0. \end{array} \right. \quad (10.1.2)$$

Случаи, когда λ^1 , λ^2 равны 0, оказываются невозможными, т. к. интегралы расходятся, и поэтому $\lambda^1 > 0$, $\lambda^2 > 0$. В таком случае наша задача сводится к задаче с равенствами. Некоторые результаты численного исследования (10.1.2) приведены на рис. 10.1–10.3.

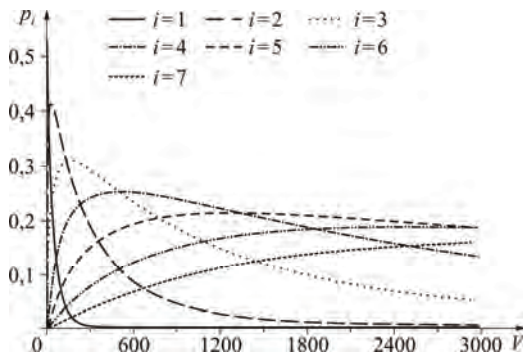


Рис. 10.1. Относительные численности $p_i = x_i/n$ ($i=1,7$) двухфакторной «квадратичной» модели как функции от $v = 2L^1/L^2$ ($q_i^1 \sim i^2$, $q_i^2 \sim 1/i^2$)

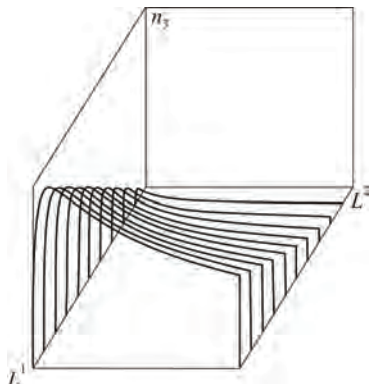


Рис. 10.2. Численность n_3 (L^1 ; L^2) в двухфакторной «квадратичной» модели (L^2 и L^1 меняются от 0,001 до 100; n_3 — от 8×10^{-18} до 3,8)

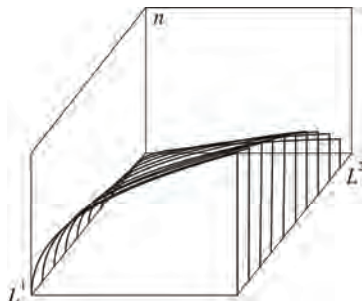


Рис. 10.3. Полная численность n (L^1 ; L^2) в двухфакторной «квадратичной» модели (L^2 , L^1 меняются от 0,001 до 100; n — от $5,3 \times 10^{-4}$ до 53)

10.2. Экспериментальные значения потребностей

Рассмотрим некоторые конкретные примеры при $m = 2$. Используем собственные экспериментальные данные [Левич, Артюхова, 1991] о потребностях в азоте N и фосфоре P четырех видов протококковых микроводорослей (размерность потребностей 10^{-9} мг/кл):

$$\begin{aligned} q_1^N &= 3,94; & q_2^N &= 0,91; & q_3^N &= 1,69; & q_4^N &= 0,41; \\ q_1^P &= 0,79; & q_2^P &= 0,28; & q_3^P &= 0,22; & q_4^P &= 0,21. \end{aligned}$$

Как было показано в разделе 9.2, пространство двух ресурсов стратифицируется на три области. Коэффициенты v_0 и v_1 , определяющие их границы, равны $v_0 = 3,06$ и $v_1 = 4,36$. Результаты, полученные при численном исследовании задачи, представлены на рис. 10.4–10.6.

Пусть $w = 4$ и $m = 3$; q_i^k , $i = \overline{1,4}$, $k = \overline{1,3}$ заданы следующим образом:

$$\begin{aligned} q_1^1 &= 3,94; & q_2^1 &= 0,91; & q_3^1 &= 1,69; & q_4^1 &= 0,41, \\ q_1^2 &= 0,79; & q_2^2 &= 0,28; & q_3^2 &= 0,22; & q_4^2 &= 0,21, \\ q_1^3 &= 3,24; & q_2^3 &= 1,64; & q_3^3 &= 1,14; & q_4^3 &= 0,84. \end{aligned}$$

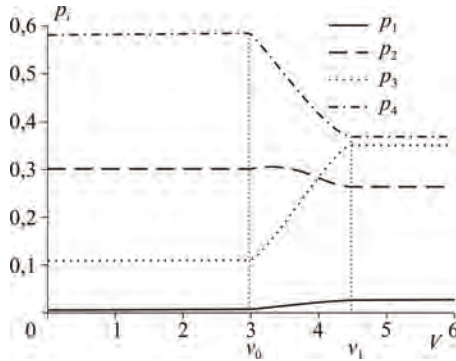


Рис. 10.4. Относительные численности $p_i = x_i / n$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче как функции от $v = L^1 / L^2$ ($v_0 = 3,06$; $v_1 = 4,36$)

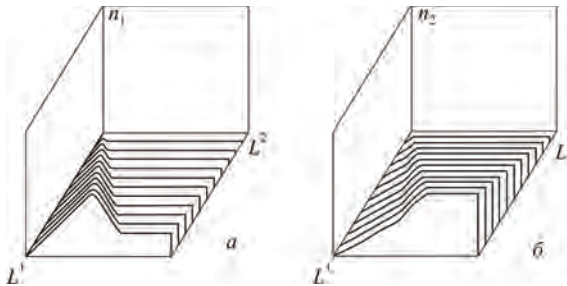


Рис. 10.5. Численности: а — $n_1(L^1; L^2)$, б — $n_2(L^1; L^2)$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче (L^2 меняется от 0,001 до 50; L^1 — от 0,001 до 99; n_1 — от $7,8 \times 10^{-6}$ до 4,2; n_2 — от $4,2 \times 10^{-4}$ до 83)

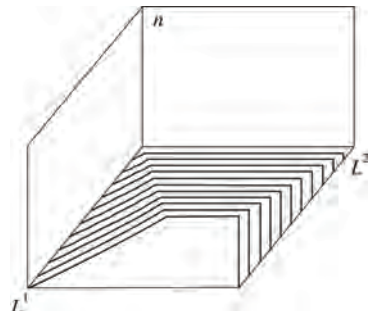


Рис. 10.6. Полная численность $n(L^1; L^2)$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче (L^2 меняется от 0,001 до 50; L^1 — от 0,001 до 99; n — от $1,4 \times 10^{-3}$ до 275)

Результаты, полученные при численном исследовании задачи, отображены на рис. 10.7 и 10.8.

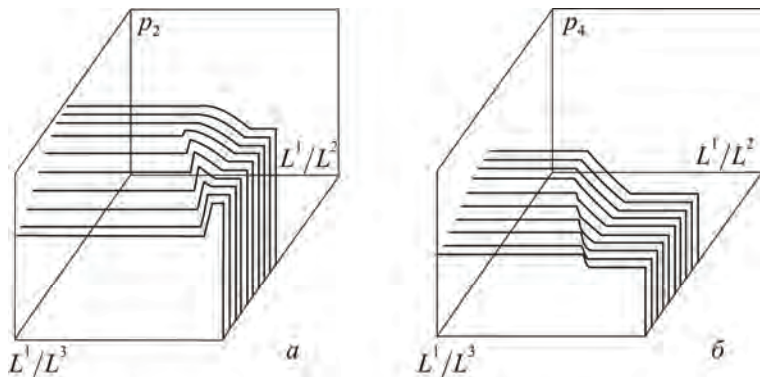


Рис. 10.7. Относительные численности $p_i = x_i / n$ ($i = 2$ для a , $i = 4$ для b) как функции L^1 / L^2 и L^1 / L^3 в трехфакторной задаче (L^1 / L^2 меняется от 0 до 5 в a и от 0 до 6,5 в b ; L^1 / L^3 — от 0 до 0,95; p_2 — от 0 до 0,3; p_4 — от 0 до 0,9)

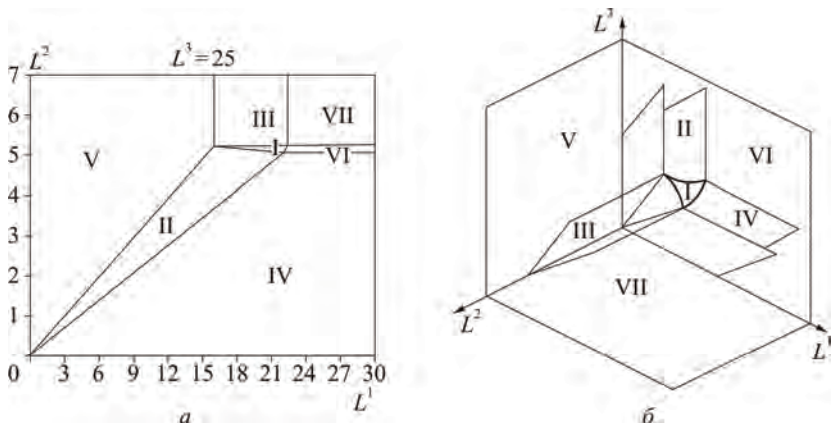


Рис. 10.8. a) Распределение областей лимитирования для трехфакторной задачи в сечении $L^3 = 25$. В $I \equiv \bar{K}$ лимитируют все три фактора L^1, L^2, L^3 , в II — L^1 и L^2 , в III — L^1 и L^3 , в IV — L^2 и L^3 , в V — L^1 , в VI — L^2 , в VII — L^3 . b) Стратификация пространства ресурсных факторов L^1, L^2, L^3 по типам лимитирования. Все пространство разбивается на 7 областей конусом \bar{K} , плоскостями, проведенными через ребра \bar{K} и координатные оси, и координатными плоскостями

10.3. Формулы для случаев $w \leq 3, m \leq 3$ (согласно сертификации)

Теорема стратификации, а также теорема существования и единственности (см. главу 9) дают алгоритм решения вариационной задачи (9.1.1). Сначала следует найти границы областей, на которые, согласно теореме стратификации, разбито пространство ресурсов. Затем в каждой из областей необходимо решить задачу с равенствами (9.2.4). Причем в случае, когда количество лимитирующих факторов совпадает с числом групп микроорганизмов, образующих сообщество, достаточно решить систему равенств-ограничений. Некоторые примеры расчетов были описаны в разделе 9.2, ниже приведены решения задачи для частных случаев [Фурсова, 2003].

10.3.1. Решение для случая $w = 2, m = 2$

Пусть задано сообщество, состоящее из двух групп клеток, потребляющих два ресурса: L^1 и L^2 . Пусть известны потребности микроорганизмов в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k=1,2$; $i=1,2$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i — группы). Согласно вариационной модели сообщества численность каждой из групп клеток на стационарной стадии роста рассчитывают следующим образом. Сначала необходимо определить области, на которые, согласно теореме стратификации, распадается пространство ресурсов. Пусть x_0 — корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} = 1$, а y_0 — корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} = 1$. Тогда коэффициенты угла наклона прямых (рис. 10.9), ограничивающих области лимитирования, задают следующим образом:

$$\nu = \nu(q_i^k) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^1} + q_2^2 x_0^{q_2^1}}, \quad \eta = \eta(q_i^k) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}}.$$

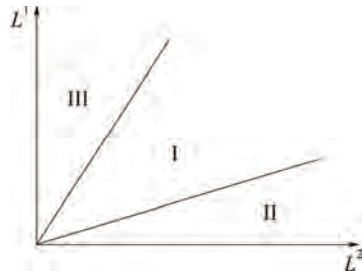


Рис. 10.9. Стратификация пространства потребляемых ресурсов при $m = 2$. В области I лимитируют оба фактора, в II — L^1 , в III — L^2

Пространство ресурсов распадается на 3 области, в одной из которых лимитирующими оказываются оба ресурса (область I), а в двух других — один ресурс (в области II — L^1 , в области III — L^2).

Найдем относительные численности групп микроорганизмов на стационарной стадии роста в каждой из областей отдельно.

В области I, где $v \leq \frac{L^1}{L^2} \leq \eta$, оба неравенства исходной вариационной задачи обращаются в равенства:

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2. \end{cases}$$

Введем обозначения: $\frac{n_1}{n} = s$, $\frac{n_2}{n} = t$, $\frac{L^1}{L^2} = \chi$. Тогда система принимает вид

$$\begin{cases} s + t = 1, \\ \frac{q_1^1 s + q_2^1 t}{q_1^2 s + q_2^2 t} = \chi \end{cases}$$

и имеет решение

$$\begin{cases} s = \frac{q_2^2 \chi - q_2^1}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, \\ t = \frac{q_1^1 - q_1^2 \chi}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}. \end{cases}$$

В области II, где $\frac{L^1}{L^2} < v$, имеет место вариационная задача

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1. \end{cases}$$

Решение задачи задается формулой структуры сообщества: $n_i = n \exp(-\lambda^1 q_i^1)$, $i = 1, 2$, где n и λ^1 есть решение системы

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^2 \exp(-\lambda^1 q_i^1) = 1, \\ \lambda^1 \left(n \sum_{i=1}^2 q_i^1 \exp(-\lambda^1 q_i^1) - L^1 \right) = 0, \\ \lambda^1 \geq 0. \end{cases}$$

Сделаем замену переменных: $\exp(-\lambda^1) = x$, тогда относительные численности $s = x_0^{q_1^1}$ и $t = x_0^{q_2^1}$ можно найти, отыскав корень уравнения $x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} = 1$.

В области III, которая соответствует неравенству $L^1/L^2 > \eta$, исходная вариационная задача становится задачей с одним равенством:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2. \end{cases}$$

Проводя рассуждения, аналогичные рассуждениям в области II, получаем, что $s = \frac{n_1}{n} = y_0^{q_1^2}$, $t = \frac{n_2}{n} = y_0^{q_2^2}$, причем $y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} = 1$.

10.3.2. Решение для случая $w = 3, m = 2$

Пусть задано сообщество, состоящее из трех групп микроорганизмов, потребляющих два ресурса: L^1 и L^2 . Пусть известны потребности клеток в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1, 2$; $i = 1, 2, 3$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i — группы). Согласно вариационной модели численности групп клеток, составляющих сообщество, на стационарной стадии роста определяются следующим образом. Три области, на которые разбивается пространство ресурсов, задаются аналогично предыдущему случаю. Пусть x_0 — корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1$, а y_0 — корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} + y^{q_3^2} = 1$. Тогда коэффициенты угла наклона прямых, ограничивающих области лимитирования (рис. 10.9), задаются выражениями

$$v = v(q_i^k) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1} + q_3^1 x_0^{q_3^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^2} + q_2^2 x_0^{q_2^2} + q_3^2 x_0^{q_3^2}}, \quad \eta = \eta(q_i^k) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2} + q_3^1 y_0^{q_3^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2} + q_3^2 y_0^{q_3^2}}.$$

В области со значениями $L^1/L^2 = \chi$ из промежутка $[v, \eta]$ лимитирующими являются оба ресурса, при $L^1/L^2 < v$ лимитирует фактор L^1 , при $L^1/L^2 > \eta$ — L^2 . Найдем относительные численности групп микроорганизмов в каждой из областей.

Когда параметр $\chi = L^1/L^2$ принимает значения $v \leq L^1/L^2 \leq \eta$, имеет место вариационная задача

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 + q_3^2 n_3 = L^2. \end{cases}$$

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой структуры сообщества $n_i = n \exp(-\lambda^1 q_i^1 - \lambda^2 q_i^2)$, и вводя новые переменные $\exp(-\lambda^1) = x$,

$\exp(-\lambda^2) = y$, приходим к системе, из которой находятся относительные численности n_i/n :

$$\begin{cases} \frac{n_i}{n} = x^{q_i^1} y^{q_i^2}, \quad i=1,2,3, \\ x^{q_1^1} y^{q_1^2} + x^{q_2^1} y^{q_2^2} + x^{q_3^1} y^{q_3^2} = 1, \\ \frac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^1 x^{q_3^1} y^{q_3^2}}{q_1^2 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^2 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^2 x^{q_3^1} y^{q_3^2}} = \chi. \end{cases}$$

В областях лимитирования одного фактора, относительные численности групп клеток, составляющих сообщество, на стационарной стадии роста ищем следующим образом.

В области $L^1/L^2 < v$, где лимитирует фактор L^1 , имеем вариационную задачу:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1. \end{cases}$$

С учетом формулы структуры сообщества и обозначения $\exp(-\lambda^1) = x$ получаем систему

$$\begin{cases} n_i = n x^{q_i^1}, \\ x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1, \\ n(q_1^1 x^{q_1^1} + q_2^1 x^{q_2^1} + q_3^1 x^{q_3^1}) = L^1. \end{cases}$$

Таким образом, относительные численности есть $\frac{n_i}{n} = x_0^{q_i^1}$, где x_0 — корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1$.

Аналогично в области лимитирования фактора L^2 ($\frac{L^1}{L^2} > \eta$) получаем решение $\frac{n_i}{n} = y_0^{q_i^2}$, где y_0 — корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} + y^{q_3^2} = 1$.

10.3.3. Решение для случая $w = 3, m = 3$

Пусть задано сообщество, состоящее из трех групп микроорганизмов, потребляющих три ресурса: L^1, L^2, L^3 . Пусть известны потребности клеток в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k=1,2,3$; $i=1,2,3$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i — группы). Согласно теореме стратификации пространство ре-

сурсов разбито на 7 областей. В одной лимитируют три ресурса, в трех областях по два, в трех — по одному ресурсу (рис. 9.2 или 10.8, б).

Страты описываются следующим образом. Пусть z_k^0 , $k=1,2,3$ — корень уравнения $z_k^{q_1^k} + z_k^{q_2^k} + z_k^{q_3^k} = 1$, $k=1,2,3$. Рассмотрим теперь уравнение $z_1^{q_1^1} z_2^{q_2^1} + z_1^{q_2^1} z_2^{q_3^1} + z_1^{q_3^1} z_2^{q_1^1} = 1$. Оно задает некоторую функцию $z_2 = z_2(z_1)$ и тогда уравнения

$$\chi_1(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_3^1} + q_3^1 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_1^1}}{q_1^2 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^2 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_3^1} + q_3^2 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_1^1}},$$

$$\chi_2(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_3^1} + q_3^1 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_1^1}}{q_1^3 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^3 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_3^1} + q_3^3 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_1^1}}$$

при $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$ задают некоторую линию в плоскости (χ_1, χ_2) , и если $\chi_1 = L^1/L^2$, $\chi_2 = L^1/L^3$, то получаем линию в сечении $L^3 = \text{const}$.

Аналогично рассматриваем уравнения $z_1^{q_1^1} z_3^{q_2^1} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_3^1} + z_1^{q_3^1} z_3^{q_1^1} = 1$ и $z_2^{q_1^2} z_3^{q_2^2} + z_2^{q_2^2} z_3^{q_3^2} + z_2^{q_3^2} z_3^{q_1^2} = 1$, получаем функции $z_1 = z_1(z_3)$ и $z_3 = z_3(z_2)$. Получаем еще две линии в сечении $L^3 = \text{const}$.

При $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$

$$\chi_1(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_2^1} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^1} + q_3^1 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_1^1}}{q_1^2 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_2^1} + q_2^2 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^1} + q_3^2 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_1^1}},$$

$$\chi_2(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_2^1} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^1} + q_3^1 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_1^1}}{q_1^3 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_2^1} + q_2^3 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^1} + q_3^3 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_1^1}}.$$

При $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$

$$\chi_1(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_2^1} + q_2^1 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_3^1 z_2^{q_3^1} z_3(z_2)^{q_1^1}}{q_1^2 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_2^1} + q_2^2 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_3^2 z_2^{q_3^1} z_3(z_2)^{q_1^1}},$$

$$\chi_2(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_2^1} + q_2^1 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_3^1 z_2^{q_3^1} z_3(z_2)^{q_1^1}}{q_1^3 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_2^1} + q_2^3 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_3^3 z_2^{q_3^1} z_3(z_2)^{q_1^1}}.$$

Таким образом, получаем в плоскости $L^3 = \text{const}$ криволинейный треугольник, который ограничивает область лимитирования всеми тремя ресурсами. Проводя полупрямые, получаем остальные области (рис. 9.3 или 10.8, а).

Найдем относительные численности каждой из групп клеток сообщества на стационарной стадии роста. В области трехфакторного лимити-

рования исходная вариационная задача обращается в систему из трех равенств:

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 + q_3^2 n_3 = L^2, \\ q_1^3 n_1 + q_2^3 n_2 + q_3^3 n_3 = L^3. \end{cases}$$

Решение системы в переменных $\frac{n_1}{n} = s$, $\frac{n_2}{n} = t$, $\frac{n_3}{n} = u$, $\frac{L^1}{L^2} = \chi_1$, $\frac{L^1}{L^3} = \chi_2$ задается выражениями

$$u = \frac{(\chi_1 q_1^2 - q_1^1)(q_1^2 - q_1^1 + \chi_2 q_2^3 - \chi_2 q_2^3) - (\chi_2 q_1^3 - q_1^1)(q_2^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)}{(q_1^3 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)(q_2^1 - q_1^1 + \chi_2 q_2^3 - \chi_2 q_2^3) - (q_1^3 - q_1^1 + \chi_2 q_2^3 - \chi_2 q_2^3)(q_2^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)},$$

$$t = \frac{(\chi_1 q_1^2 - q_1^1)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_2 q_2^3 - \chi_2 q_2^3) - (\chi_2 q_1^3 - q_1^1)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)}{(q_2^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_2 q_2^3 - \chi_2 q_2^3) - (q_2^1 - q_1^1 + \chi_2 q_2^3 - \chi_2 q_2^3)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)},$$

$$s = 1 - t - u.$$

В области двухфакторного лимитирования ресурсами L^1 и L^2 имеем вариационную задачу:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 + q_3^2 n_3 = L^2. \end{cases}$$

Относительные численности находятся из системы

$$\begin{cases} \frac{n_i}{n} = x^{q_i^1} y^{q_i^2}, \quad i = 1, 2, 3, \\ x^{q_1^1} y^{q_1^2} + x^{q_2^1} y^{q_2^2} + x^{q_3^1} y^{q_3^2} = 1, \\ \frac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^1 x^{q_3^1} y^{q_3^2}}{q_1^2 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^2 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^2 x^{q_3^1} y^{q_3^2}} = \frac{L^1}{L^2}. \end{cases}$$

В случаях лимитирования факторами L^1 и L^3 или L^2 и L^3 решения получают аналогично.

В области лимитирования одним фактором L^k , $k = 1, 2, 3$ относительные численности на стационарной стадии роста находятся из решения вариационной задачи

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^k n_1 + q_2^k n_2 + q_3^k n_3 = L^k \end{cases}$$

и задаются выражениями $s = x_0^{q_1^k}$, $t = x_0^{q_2^k}$, $u = x_0^{q_3^k}$, где x_0 — корень уравнения $x^{q_1^k} + x^{q_2^k} + x^{q_3^k} = 1$.

10.3.4. Решение для случая $w = 2$, $m = 3$

Пусть задано сообщество, состоящее из двух групп организмов, потребляющих три ресурса: L^1 , L^2 , L^3 . Пусть известны потребности клеток в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k=1,2,3$; $i=1,2$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i — группы). Аналогично разделу 10.3.3 пространство ресурсов разбивается на 7 областей. Страты описываем следующим образом. Пусть z_k^0 , $k=1,2,3$ — корень уравнения $z_k^{q_1^k} + z_k^{q_2^k} = 1$, $k=1,2,3$. Рассмотрим теперь уравнение $z_1^{q_1^1} z_2^{q_2^1} + z_1^{q_2^1} z_2^{q_2^2} = 1$. Оно задает некоторую функцию $z_2 = z_2(z_1)$, и тогда уравнения

$$\chi_1(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}{q_1^2 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^2 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}, \quad \chi_2(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^2 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}{q_1^3 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_2^1} + q_2^3 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}$$

при $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$ задают некоторую линию в плоскости (χ_1, χ_2) , и если

$$\chi_1 = \frac{L^1}{L^2}, \quad \chi_2 = \frac{L^1}{L^3}, \quad \text{то получаем линию в сечении } L^3 = \text{const}.$$

Аналогично рассматриваем уравнения $z_1^{q_1^1} z_3^{q_3^1} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_3^2} = 1$ и $z_2^{q_2^1} z_3^{q_3^1} + z_2^{q_2^2} z_3^{q_3^2} = 1$, получаем функции $z_1 = z_1(z_3)$ и $z_3 = z_3(z_2)$. Получаем еще две линии в сечении $L^3 = \text{const}$.

При $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$

$$\chi_1(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_3^1} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^2}}{q_1^2 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_3^1} + q_2^2 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^2}}, \quad \chi_2(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_3^1} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^2}}{q_1^3 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_3^1} + q_2^3 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_3^2}}.$$

При $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$

$$\chi_1(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_2^1 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^2}}{q_1^2 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_2^2 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^2}}, \quad \chi_2(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_2^1 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^2}}{q_1^3 z_2^{q_1^1} z_3(z_2)^{q_3^1} + q_2^3 z_2^{q_2^1} z_3(z_2)^{q_3^2}}.$$

Таким образом, получаем в плоскости $L^3 = \text{const}$ криволинейный треугольник, который ограничивает область лимитирования всеми тремя ресурсами. Проводя полупрямые, получаем остальные области.

Расчеты границ областей лимитирования с конкретными числовыми значениями параметров (потребностей микроорганизмов) q_i^j , $i=1,2$, $j=1,2,3$ показали, что криволинейный треугольник вырождается в отрезок. Объяснение данного факта содержится в разделе 10.4.

Найдем относительные численности видов на стационарной стадии роста. В области трехфакторного лимитирования исходная вариационная задача имеет вид

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2, \\ q_1^3 n_1 + q_2^3 n_2 = L^3. \end{cases}$$

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой видовой структуры, и вводя переменные $\exp(-\lambda^1) = x$, $\exp(-\lambda^2) = y$, $\exp(-\lambda^3) = z$, приходим к системе, из которой находим относительные численности $\frac{n_i}{n}$:

$$\begin{cases} \frac{n_i}{n} = x^{q_i^1} y^{q_i^2} z^{q_i^3}, i=1,2, \\ x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3} = 1, \\ \frac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3}}{q_1^2 x^{q_1^2} y^{q_1^3} z^{q_1^3} + q_2^2 x^{q_2^2} y^{q_2^3} z^{q_2^3}} = \chi_1, \\ \frac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3}}{q_1^3 x^{q_1^3} y^{q_1^3} z^{q_1^3} + q_2^3 x^{q_2^3} y^{q_2^3} z^{q_2^3}} = \chi_2. \end{cases}$$

В областях лимитирования двумя факторами L^1 и L^2 имеем систему

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2. \end{cases}$$

Аналогично разделу 10.3.1 (решение для случая $w=2$, $m=2$) получаем, что относительные численности задаются формулами

$$\begin{cases} s = \frac{q_2^2 \chi - q_2^1}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, \\ t = \frac{q_1^1 - q_1^2 \chi}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, \end{cases}$$

где $\chi = L^1/L^2$.

В случаях лимитирования факторами L^1 и L^3 или L^2 и L^3 решения получаются аналогично.

В областях лимитирования одним фактором L^k , $k=1,2,3$, вариационная задача принимает вид

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ q_1^k n_1 + q_2^k n_2 = L^k, \quad k=1,2,3. \end{cases}$$

Решая аналогично разделу 10.3.1 (решение для случая $w=2$, $m=2$), получаем $s = x_0^{q_1^1}$ и $t = x_0^{q_2^1}$, причем $x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} = 1$.

10.4. Случай $w \leq m$ (согласно ресурсным ограничениям)

Пусть количество лимитирующих ресурсов (т. е. тех, для которых ограничения–неравенства стали равенствами) больше или равно числу групп микроорганизмов, образующих сообщество. Тогда соответствующая редуцированная вариационная задача (9.2.4) теряет смысл, поскольку численности групп задаются системой ограничений–равенств, при условии ее совместности [Левич, Фурсова, 2002]:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, \quad j \in J, \quad J \subset \{1,2,\dots,m\}, \quad |J| \geq w, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1,w}. \end{cases} \quad (10.4.1)$$

Выпишем условия совместности системы ресурсных ограничений, при выполнении которых имеет место задача (10.4.1). Из любых w уравнений численности n_i , $i = \overline{1,w}$ выражаем как $n_i = Q_i/Q$, где Q — определитель матрицы, составленной из значений потребностей w групп клеток в выбранных w ресурсах, Q_i — определитель матрицы, в которой на i -том месте стоит столбец, составленный из набора ресурсов L^k , $k = i_1, \dots, i_w$ (выбранные w ресурсов), а остальные столбцы составлены из соответствующих потребностей (напомним, что в условиях рассматриваемой модели значения потребностей микроорганизмов из различных групп непропорциональны друг другу).

Подставив полученные численности n_i в оставшиеся $|J| - w$ уравнений системы ограничений, получим искомые соотношения между ресурсами:

$$q_1^l \frac{Q_1}{Q} + \dots + q_w^l \frac{Q_w}{Q} = L^l, \quad l = i_{w+1}, \dots, i_{|J|-w}.$$

Таким образом, в случае, когда количество w групп микроорганизмов, составляющих сообщество, меньше или равно числу потребляемых

ресурсов m , в стратах размерности $|J| \geq w$ выполняются условия совместности системы уравнений

$$\sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, \quad j \in J, \quad |J| \geq w.$$

Из этой же системы находим численности групп клеток на стационарной стадии роста.

Рассмотрим случай «две группы микроорганизмов — три ресурса». В предыдущем пункте 10.3.4 были получены формулы для расчета границ областей лимитирования и относительных численностей групп на основе теоремы стратификации. В частности, выписаны уравнения кривых, задающих страт размерности 3, который по результатам вычислений с конкретными числовыми значениями потребностей имел вид отрезка. Причина подобного вырождения состоит в следующем. В области лимитирования трех ресурсов имеют место системы вида (10.4.1)

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2, \\ q_1^3 n_1 + q_2^3 n_2 = L^3, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, 2}. \end{cases}$$

Согласно полученным условиям совместности подобной системы ресурсных ограничений должны выполняться следующие соотношения:

$$L^1 \left(\frac{q_2^2 q_1^3 - q_1^2 q_2^3}{q_1^2 q_1^1 - q_1^2 q_2^1} \right) + L^2 \left(\frac{q_2^3 q_1^1 - q_1^3 q_2^1}{q_1^3 q_1^1 - q_1^2 q_2^1} \right) = L^3,$$

которые при условии $L^3 = \text{const}$ задают прямую на плоскости $(L^1; L^2)$.

Прямая подстановка в это соотношение выражений для параметров L^1 и L^2 , задаваемых формулами $\chi_1 = \frac{L^1}{L^2}$, $\chi_2 = \frac{L^1}{L^3}$ пункта 10.3.4, показывает, что координаты точек границ криволинейного треугольника, удовлетворяют полученному уравнению прямой.

Итак, в ситуации, когда число групп микроорганизмов, образующих сообщество, меньше числа потребляемых им ресурсов, страты размерности большей, чем число групп, имеют вырожденный вид. В частности, область лимитирования тремя питательными компонентами сообщества, состоящего из двух групп клеток, является частью плоскости вместо криволинейного конуса (или отрезком вместо криволинейного треугольника в сечении $L^3 = \text{const}$).

ЧАСТЬ 4

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Ранняя редакция материалов части 4 частично содержится в работах автора и его соавторов [Левич, 1980; Левич и соавт., 1996б; 1997; Bulgakov, Levich, 1999; Levich, 2000; Фурсова и соавт., 2008в].

Изменение отношений количеств лимитирующих ресурсов в среде закономерным образом меняет относительные обилия видов в фитопланктонных сообществах. Идея существования такой закономерности и ее использования для управления структурой сообществ возникла при анализе вариационной модели экологических сообществ (см. часть 3). Модель описывает функционирование существенно многовидовых сообществ при потреблении организмами невозобновляемого запаса многочисленных взаимозаменяемых ресурсов среды.

Полученный в модели «на кончике пера» результат представлял собой (в лучшем случае) рабочую гипотезу, которой необходимо было пройти всестороннюю эмпирическую проверку, прежде чем превратиться в научное положение и практическую методику или быть опровергнутой. Другими словами, предстояло реализовать целую исследовательскую программу по проверке исходной рабочей гипотезы. Эмпирическое исследование должно давать прямой и окончательный ответ о справедливости гипотезы, но оно представляет собой наиболее трудоемкую и длительную часть работы. Чтобы решиться на ее реализацию, желательно было получить, может быть, косвенные, но более легко достижимые подтверждения или опровержения исходной идеи. Таким целям мог служить целенаправленный тематический поиск фактов и суждений в научной литературе, а также дополнительный модельный анализ.

Литературный поиск проводили по трем направлениям, соответствовавшим направлениям предстоящих экспериментальных работ: лабораторные альгоценозы, природный фитопланктон *in vitro*, природный фитопланктон *in situ*. Результаты поиска обнадеживали — эффект управляющего воздействия отношений в среде азота к фосфору, азота к кремнию и др. на видовую структуру фитопланктона наблюдали многие исследователи.

Был сделан шаг в развитии вариационной модели. В дополнение к утверждению о том, что относительные численности видов в сообществе зависят не от абсолютных концентраций ресурсов в среде, а от их отношений, была решена задача об оптимальных для каждого вида отношениях

ресурсов (см. раздел 9.4). Оптимальность данного набора отношений для заданного вида означала, что относительная численность вида при этих отношениях ресурсов выше, чем при всех других. Строго доказана теорема оптимизации, утверждающая, что оптимальные для заданного вида отношения ресурсов равны отношениям потребностей этого вида в рассматриваемых ресурсах. Теорема оптимизации позволяет посредством выбора в среде исходных отношений количеств ресурсов целенаправленно увеличивать или уменьшать в сообществе доли интересующих исследователя видов.

Помимо вариационной модели, гипотеза о роли отношений концентраций питательных веществ была испытана в традиционной имитационной модели процессов потребления и роста для фитопланктона (см. раздел 11.4.1). Эта описательная имитационная модель представляет собой систему дифференциальных уравнений для скоростей изменения биомассы каждого вида, для внутреннего пула каждого из ресурсов в каждой из популяций сообщества и для внешней концентрации в среде каждого из ресурсов. Учитывалась зависимость этих скоростей от внешних концентраций питательных веществ в форме закона Моно и от внутренних их концентраций в форме закона Друпа. Скорости процессов в модели зависят от абсолютных значений концентраций ресурсов в среде, зависимости от отношений концентраций в модель не закладывали. Законы Моно, Друпа и сохранения вещества, использованные в модели, являются эмпирическими обобщениями, тем самым вся модель работает как «большая аппроксимирующая формула», аккумулирующая наши опытные знания о процессах потребления и роста для фитопланктона. Машинные эксперименты с моделью показали, что в этих накопленных десятилетиями знаниях неявно заложены эффекты зависимости относительных обилий популяций сообщества от исходных отношений количеств ресурсов в среде. При этом оптимальные для каждого вида отношения оказались близки к отношениям минимальных клеточных квот для этого вида. Другими словами, рабочая гипотеза подтверждалась современными представлениями о функционировании фитопланктонных сообществ, заложенными в традиционную феноменологическую модель.

Поскольку оказалось, что гипотеза не противоречит ни имеющимся литературным данным, ни традиционным представлениям о функционировании фитопланктона, то переход к экспериментальному этапу исследования в большой степени был оправдан. Оправдан, но не вполне возможен, т. к. на пути к прямым экспериментам существовали области «белых пятен» в теоретической и экспериментальной экологии сообществ. Во-первых, управляющими могут быть только лимитирующие рост факторы. Однако было неясно, как для многовидовых сообществ, нуждающихся в многочисленных ресурсах, прогнозировать, какие из ресурсов существенны для функционирования, или, другими словами, лимитируют деление

клеток. Во-вторых, параметрами моделей и видоспецифическими параметрами управления являются потребности клеток в потребляемых ресурсах. Как само понятие потребностей, так и методы их измерения — мало разработанные области альгологии. Поэтому, прежде чем перейти к экспериментам по управлению структурой сообществ, оказалось необходимым разработать подходы к выявлению лимитирующих ресурсов для многовидовых сообществ (см. раздел 9.2), концепцию потребностей микроводорослей в ресурсах среды и методы измерения потребностей (см. раздел 11.1).

Для опытов в контролируемых условиях понадобилось использовать экспериментальные экологические объекты — лабораторные альгоценозы. Для создания лабораторных альгоценозов понадобилось ведение музея культур, монтирование термостатированных люминистатов и других объектов экспериментальной базы, отлаживание необходимых гидробиологических и гидрохимических методик. Опыты и обработка их результатов проводились в течение нескольких лет с культурами, включающими от 2-х до 10-ти видов фитопланктона. Было проведено 10 серий опытов, включавших 150 отдельных ценозов, отличавшихся видовым составом фитопланктона или исходным составом среды (см. приложение 4.2). В этих опытах были изучены: динамика роста и потребления [Левич и соавт., 1986а; Артюхова и соавт., 1988], взаимодействие видов в поликультурах [Ревкова и соавт., 1985], конкуренция за ресурсы [Левич и соавт., 1986а; Ревкова, 1987], выявление лимитирующих ресурсов [Левич и соавт., 1993; Левич, Личман, 1992], парциальные ресурсные потребности видов [Левич и соавт., 1986а], этапы идентификации и верификации использованных тематических моделей [Левич и соавт., 1986а; 1986в; Левич, Лебедев, 1987; Левич, 1988; 1989; Левич, Личман, 1992; Замолотчиков и соавт., 1993], вопросы управления структурой сообществ [Левич, Булгаков, 1993].

В течение нескольких сезонов проводились лабораторные опыты с природным фитопланктоном. Целью опытов была проверка гипотезы о влиянии отношения концентраций минерального азота к фосфору в исходной среде на видовую структуру микроводорослей. Сообщество фитопланктона из прудов Астраханской области насчитывало около 100 видов. Была проанализирована динамика биомассы каждого вида и отдельно — доминирующих родов, порядков, отделов и шести размерных групп. Результаты показали, что варьирование отношения N/P в среде регулирует как видовую, так и размерную структуру природного фитопланктона *in vitro* (см. раздел 11.4.3). Изменение относительных обилий происходит как на уровне видов, так и на уровне высших таксонов (за счет реакции доминирующих в таксонах видов) и на уровне размерных групп (за счет смены доминирования в сообществе видов с разными размерами клеток). Наиболее ярко регулирование проявляется для отделов зеленых водорослей и цианобактерий: первые доминируют при высоких (20–50) атомных от-

ношениях азота к фосфору в среде, вторые — при низких (2–5), причем доминирование сине-зеленых происходит не за счет азотфиксирующих видов. Результаты опытов *in vitro* не противоречат гипотезе о равенстве оптимальных отношений внешних концентраций отношениям внутриклеточных содержаний ресурсов на стационарной стадии роста.

В течение пяти сезонов велись работы по испытанию влияния различных пропорций добавок азота и фосфора на таксономическую и размерную структуру фитопланктона прудов *in situ* (см. раздел 11.4.4). Анализ таксономической структуры был проведен на уровне видов, родов, порядков и отделов водорослей. Вывод из результатов полевых испытаний: главным фактором, управляющим структурой альгофлоры в пруду, стало внесение минеральных питательных веществ в пруды в отношении, соответствующем отношению потребностей в них клеток ведущих видов из отделов зеленых, диатомовых, сине-зеленых и размерного класса 0,4–3,2 нг.

«Чистые» научные исследования, как правило, открывают пути своего использования в прикладных областях деятельности. Для гидробиологических задач ведения аквакультуры (см. раздел 11.4.4), деэвтрофирования «цветущих» водоемов (см. раздел 11.4.5) и биологической очистки вод (см. раздел 12.5) были предложены методики, использующие экспериментальные и модельные результаты предшествующих фундаментальных разработок. Цели ведения аквакультуры обычно требуют регулирования состава альгоценоза в направлении доминирования клеток хлорококковых, диатомовых, эвгленовых и уменьшения доли сине-зеленых, а также увеличения доли крупных видов водорослей в общей биомассе. Для рыбоводных прудов Астраханской области была предложена, апробирована и внедрена рациональная экологизированная система удобрения [Левич и соавт., 1988; 1996б; Булгаков и соавт., 1992]. В эту систему был заложен целый ряд мероприятий, направленных на интенсификацию процессов продуцирования биомассы микроводорослей (увеличение частоты внесения удобрений, согласованное с динамикой их потребления; неравномерное по сезону внесение питательных веществ; резкое снижение количества вносимых фосфорных соединений; согласование доз удобрения с потребностями в них автотрофов и др.). Однако главным элементом системы, ответственным за перестройку структуры альгоценоза в прудах, являлось отношение концентраций азота и фосфора, поступающих в водоемы с минеральными удобрениями. Воздействие на фитопланктонное сообщество с помощью разработанной системы удобрения привело к повышению рыбопродуктивности опытных прудов, к заметному улучшению кислородного режима, к снижению непотребляемых водорослями остатков минерального обогащения в стоках из рыбоводных прудов.

Формула структуры сообщества (см. раздел 9.3) позволяет: рассчитывать абсолютные и относительные численности видов как функции запасов лимитирующих ресурсов и видовых потребностей в них (см. раздел 12.2);

рассчитывать парциальные потребления ресурсов из среды каждой из популяций; рассчитывать для нелIMITИРУЮЩИХ рост ресурсов полные их потребления из среды всем сообществом (для лимитирующих ресурсов эти потребления равны запасам) (см. раздел 12.3); рассчитывать парциальные потребности видов в ресурсах как функции запасов ресурсов и известных численностей видов в сообществе (см. раздел 12.4); описывать резко убывающую форму ранговых распределений численности фитопланктона (см. раздел 12.7). Кроме того, вариационная модель объясняет происхождение ряда популярных в экологии индексов видового разнообразия и указывает области применимости для них (см. раздел 12.8).

Помимо экспериментов с сообществами фитопланктона, в течение семи лет были проведены десятки серий лабораторных опытов с сообществами диссоциантов бактерии *Pseudomonas aeruginosa* (см. приложение 4.1). Результаты модельного анализа этих данных отражены в разделах 11.1.6, 11.2, 11.3.2, 11.4.7 и 12.11.

Глава 11

ВЕРИФИКАЦИЯ МОДЕЛИ

11.1. Понятие потребности в ресурсах среды

11.1.1. Концепция потребностей фитопланктона в ресурсах среды

Термин «потребности в компонентах питания» для клеток микроводорослей употребляют в различных смыслах. Общепринятое научное определение его отсутствует. Качественные представления о потребностях связаны с методом биологических испытаний [Брагинский, 1961]: если добавка субстрата вызывает дополнительное продуцирование фитопланктона, признается, что клетки испытывают в этом субстрате потребность. За меру потребности клетки в субстратном факторе может быть принята [Общие основы изучения водных экосистем, 1979] константа полунасыщения (гиперболический закон Михаэлиса–Ментен), характеризующая зависимость скорости поглощения субстрата от его концентрации. Ряд авторов [Максимова, 1977] связывает потребности клеток с концентрациями веществ в среде, обеспечивающими наилучшее развитие водорослей. Д. Тилман [Tilman, 1982] называет потребностью клеток ту концентрацию субстрата в среде, которая обеспечивает прирост численности или биомассы популяции, в точности компенсируемый смертностью особей. В качестве потребности фитопланктона в веществе можно также рассматривать удельную

скорость потребления питательного вещества. Эта скорость связана с первичной продукцией фитопланктона.

Потребностью клетки в некотором веществе можно считать его содержание в единице биомассы или в одной клетке. Эту величину называют также внутриклеточной концентрацией вещества, или клеточной квотой [Droop, 1973]. Роль потребности также играет «экономический коэффициент» $\Delta L/\Delta B$ — количество субстрата, необходимое для наращивания единицы клеточной биомассы.

В дальнейшем предлагается [Левич и соавт., 1986б; Левич, Булгаков, 1997] называть потребностями величины q_i^k , входящие в балансовые уравнения $\Delta L^k = \sum_{i=1}^w \Delta(q_i^k b_i)$. Эти величины есть количества k -того субстрата, перешедшего из среды в единицу биомассы популяции вида i (ΔL^k — количество k -того субстрата, потребленное всем сообществом, b_i — биомасса популяции вида i). Величина q_i^k , как правило, не совпадает с содержанием вещества в биомассе, потому что потребленный из среды биогенный элемент не только депонируется в клетках, но и выводится (в иных химических формах) из организма [Болсуновский, 1999], а также частично теряется с клеточной массой при разрывах клеточных оболочек в процессе деления.

Таким образом, коэффициенты q_i^k близки к клеточным квотам, если можно пренебречь выделением вещества из клеток. Величины q_i^k , близкие по смыслу к экономическому коэффициенту, предлагается называть потребностями фитопланктона в субстратных факторах среды.

Часто потребности видов в одних веществах оцениваются по известным потребностям в других с использованием стехиометрических соотношений элементов в среде или в клетках; считается, что эти отношения постоянны. Например, для океанического фитопланктона приводится атомарное отношение элементов O:C:Si:N:P = 212:106:20:15:1 [Sverdrup et al., 1942]. Однако в последнее время установлено, что благодаря способности фитопланктона создавать внутриклеточные запасы биогенных элементов, а также благодаря механизмам перестройки биохимического состава клеток при изменении условий их функционирования отношение веществ в клетках может варьировать (см. раздел 11.1.5).

К сожалению, в литературе отсутствуют систематические данные о количественных характеристиках внутриклеточных концентраций питательных веществ для отдельных видов фитопланктона. Столь же мало известна динамика клеточных квот.

В предварительных опытах потребности для десяти [Левич и соавт., 1986а] и для четырех [Артюхова и соавт., 1988] видов пресноводных зеленых водорослей рассчитывали как количества биогенного элемента, поглощенного из среды одной клеткой. Эти измерения показали: величины

потребностей видоспецифичны; необходимо количественное исследование зависимости потребностей от факторов среды; потребности крайне изменчивы на фоне роста культуры и изменения количества биогенных элементов в среде, также необходимо выделение стадий процессов роста и потребления, на которых значения потребностей стабильны.

11.1.2. Стадии роста фитопланктона

В многочисленных лабораторных экспериментах [Левич и соавт., 1986б] с накопительными культурами фитопланктона, установлено, что процесс роста численности клеточных популяций, обусловленный потреблением биогенных элементов, закономерно складывается из трех стадий (рис. 11.1):

стадия *A* — поглощение веществ клетками и накопление биогенов без увеличения численности клеток;

стадия *B* — деление клеток при одновременном потреблении вещества из среды;

стадия *C* — деление клеток без потребления веществ из среды, т. е. за счет внутренних запасов питательного вещества (см. также [Dgoor, 1968; Saregon, 1968; Смирнов, 1982; Болсуновский, 1999]).

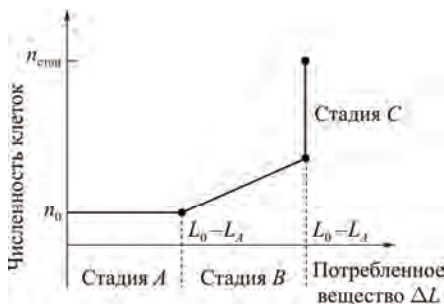


Рис. 11.1. Стадии процесса «потребление — рост»

Данные стадии могут быть перекрывающимися и редуцированными. Стадии могут лишь частично совпадать с фазами, выявленными по кривым роста. Т. е. стадия *A* является составной частью лаг-фазы (на начальном этапе лаг-фазы нет ни потребления, ни роста), а стадии *B* и *C* входят в фазу экспоненциального роста.

При экспериментальном изучении роста популяции микроорганизмов стадия *B* наблюдается как при периодическом (накопительном), так и при проточном (непрерывном) культивировании, когда деление клеток происходит за счет веществ, поступающих в культиватор постоянно со свежей средой. Стадия *C*, как правило, составляет наибольшую по дли-

тельности фазу при накопительном культивировании. В природных водоемах рост популяции происходит в режимах, промежуточных между непрерывным и накопительным — приток биогенов может быть неоднократным в течение сезона, но завершается сезон, как правило, при отсутствии в среде веществ, лимитирующих рост.

На рис. 11.2 в качестве иллюстрации приведены некоторые экспериментальные варианты зависимости «потребление — рост» для ряда изученных видов в условиях лимитирования по фосфору.

Помимо относительной скорости роста клеточной популяции ($\frac{1}{n} \frac{dn}{dt}$) и удельной скорости потребления биогенов ($\frac{1}{n} \frac{dL}{dt}$), каждую стадию процесса «потребление – рост» удобно описывать следующими параметрами (Левич и соавт., 1986б):

- Стадия А начальная концентрация клеток n_0 ;
 начальная концентрация биогена L_0 ;
 содержание q_0 потребляемого вещества в каждой клетке в начале процесса;
 содержание q_A потребляемого вещества в каждой клетке в конце стадии А;
 концентрация вещества L_A , при которой начинается деление клеток (и заканчивается стадия А).
- Стадия В количество вещества q_B , потребляемое из среды в расчете на одну вновь образованную клетку;
- Стадия С количество питательного вещества q в каждой клетке; наименьшее содержание питательного вещества q_c в клетке, при котором прекращается деление клеток.

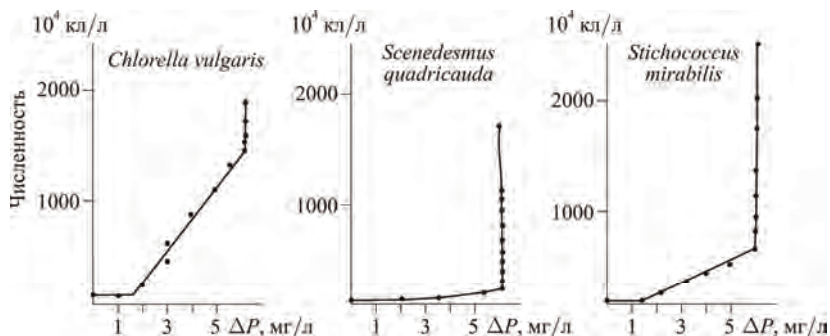


Рис. 11.2. Стадии процесса «потребление – рост» для некоторых видов водорослей

Количество вещества l , расходуемое любой клеткой при делении, и количество того же вещества q , содержащееся во вновь образованных клетках, связаны соотношением $l = q + m$, где m — количество биогена, выделяемое одной клеткой в среду при делении и в результате обмена веществ.

Содержание вещества q в клетках в течение стадии B определяется не только веществом l_B , потребляемым из среды, но и долей биогена, доставшейся от материнской клетки:

$$q = \frac{n_0 q_0 + \Delta L}{n} > q_B.$$

В течение стадии B не меняется количество вещества l_B , потребляемое из среды в расчете на одну вновь образованную клетку, и постоянно падает концентрация потребляемого вещества. На стадии C не изменяется пороговое значение биогенного вещества (как правило, близкое к нулю) и уменьшается его содержание в клетке. Динамика содержания вещества в клетке, фактически представляющая собой альтернативное рисунку 11.1 описание существования стадий процесса «потребление — рост», приведена на рис. 11.3.

Эмпирическое соотношение $q_A > q_B$ (порою $q_A \gg q_B$) отражает тот факт, что длительность стадии A связана с некоторыми факторами, тормозящими возможность деления клеток, но не с недостатком в них питательного вещества.

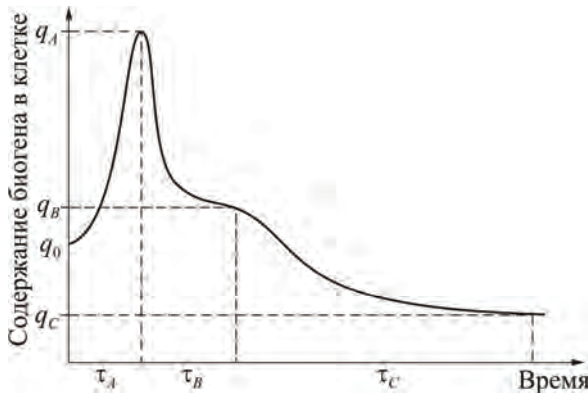


Рис. 11.3. Динамика содержания биогена в клетке в течение процесса «потребление — рост»

Приведем формулы расчета квот для каждой стадии процесса «потребление – рост»:

$$q_A = q_0 + \frac{L_A - L_0}{n_0} - m_A;$$

$$q_B = \frac{L_A - L}{n - n_0} - m_B;$$

$$q_C = \frac{n_0 q_0 + L_0 - L_B}{n_{cm}} - m_C;$$

$$q = \frac{n_0 q_0 + L_0 - L}{n} - m,$$

где n_{cm} — численность на стационарной стадии роста.

Анализ процесса «потребление — рост» показывает, что со сменой стадий происходит закономерное изменение самих потребностей: на стадии *A* вещество накапливается в клетках; при этом квота изменяется от начальной q_0 до максимальной q_{max} . Во время стадии *B* потребление вещества из среды в расчете на одну клетку или единицу биомассы остается постоянным. Эта величина носит название квоты деления $q_{\text{деления}}$. Как правило, $q_{\text{деления}}$ меньше q_{max} . Это означает, что отсутствие клеточного деления на стадии *A* не связано с недостаточным для генерации роста внутриклеточным содержанием биогенного элемента. На стадии *C* квота постепенно уменьшается, и рост культуры останавливается по достижении минимальной квоты q_{min} .

11.1.3. Методика измерения квот

Содержание вещества в клетках можно было бы измерять прямыми химическими методами микроанализа. Однако существующие методики трудоемки, требуют большого количества клеточного материала, весьма чувствительны к погрешностям определения сухого веса вещества и обладают целым рядом других недостатков.

Более показательным и сравнительно простым способом является определение квоты не прямым, а косвенным путем [Dauta et al., 1982; Ревкова, 1987; Левич, Артюхова, 1991]. Реально измеряют убыль биогенного элемента из среды и прирост биомассы культуры за тот же отрезок времени. Квоты рассчитывают на основании закона о сохранении вещества: убыль вещества из среды принимают равной его потреблению клетками.

Для определения начальной и минимальной квот необходимо довести культуру до стационарной фазы роста при двух различных исходных концентрациях ресурсов в среде:

$$b_0 q_0 + \Delta L_1 = b_{1 \text{ кон}} q_{\min},$$

$$b_0 q_0 + \Delta L_2 = b_{2 \text{ кон}} q_{\min},$$

где b_0 и $b_{\text{кон}}$ — соответственно начальная и конечная биомассы.

Получается система двух уравнений с двумя неизвестными q_0 и q_{\min} , поскольку остальные величины известны из измерений. Подразумевается, что на обеих средах остановка роста произошла именно из-за нехватки вещества L . Если в двух рассматриваемых опытах лимитирующими будут разные элементы или, например, условия освещения, то конечная квота на стационарной фазе по данному элементу окажется не минимальной и может различаться в каждом из уравнений. Поэтому при определении квоты, например, по фосфору необходимо обеспечить отсутствие лимитирования по азоту, освещенности и т. д.

Обычно одну из двух исходных концентраций (пусть L_1) выбирают нулевой. Тогда

$$q_{\min} = \frac{\Delta L_2}{b_{2 \text{ кон}} - b_{1 \text{ кон}}}, \quad q_0 = \frac{b_{1 \text{ кон}}}{b_0} q_{\min}.$$

На стадии B , как отмечалось, отношение потребленного биогенного элемента к величине приростной биомассы постоянно. Это отношение названо выше квотой деления и может быть рассчитано по измеренным в опыте на стадии B значениям ΔL и Δb :

$$q_{\text{дел}} = \frac{\Delta L}{\Delta b}.$$

Еще раз подчеркну, что вычисленные таким образом квоты (особенно $q_{\text{дел}}$ и q_{\min}) не совпадают с точным содержанием вещества L в клетках, поскольку деление клеток сопровождается выделением веществ в среду. На стадии B , к примеру, содержание элемента в единице биомассы,

$$q = \frac{b_0 q_0 + L}{b},$$

можно сравнить с потребностью $q_{\text{дел}}$ лишь при $L \gg b_0 q_0$ и при $b \gg b_0$. Таким образом, о величинах $q_{\text{дел}}$ и q_{\min} , называя их квотами, правильнее говорить как о количествах вещества, поглощенных из среды, а не содержащихся внутри клеток.

11.1.4. Измерение потребностей фитопланктона

В соответствии с изложенной выше концепцией потребностей были измерены клеточные квоты некоторых видов планктонных водорослей. В качестве примера рассмотрим схему и результаты опытов, проведенных с целью определения клеточных квот в работе А. П. Левича и В. И. Артюховой (1991).

Монокультуры водорослей (два вида сине-зеленых и пять видов зеленых) выращивали в накопительном режиме на питательной среде А. Дота [Dauta, 19826] с различным исходным содержанием азота и фосфора.

Водоросли выращивали в колбах объемом 0,5 л в люминистате при круглосуточном освещении лампами дневного света 3,7 Вт/м² и температуре 27–28 °С при начальной кислотности среды 7,5–7,8.

В течение всех опытов длительностью один-два месяца определяли численность клеток водорослей прямым счетом в камере Нахотта или нефелометрически. Концентрацию нитратов в среде измеряли с помощью ионоселективных электродов, концентрацию фосфатов — колориметрическим методом с использованием молибдата аммония и хлористого олова в среднем два раза в неделю (в начале опыта чаще, в конце опыта реже). Количество потребленного клетками водорослей биогенного элемента определяли по убыли его из среды. Биомассу определяли весовым методом по сырой массе. Определенный объем суспензии водорослей известной численности отфильтровывали через мембранный фильтр. Биомассу клеток определяли по разнице между массой фильтра с осажденными на нем клетками и массой чистого фильтра, через который предварительно пропускали дистиллированную воду, и пересчитывали на одну клетку. Относительная ошибка измерения биомассы, определенная по 10 повторностям, составила около 10 %.

Исходные концентрации азота и фосфора выбирали из того расчета, чтобы каждой фиксированной концентрации элемента соответствовали три концентрации другого элемента. Таким образом, из 9 комбинаций различного исходного содержания азота и фосфора получена сетка концентраций (рис. 11.4). Такое количество выбранных концентраций необходимо для проверки воспроизводимости результатов и обеспечивает случаи лимитирования как по азоту, так и по фосфору. Учет лимитирования необходим для анализа квот. При таком выборе концентраций получаем 9 различных отношений начальных концентраций азота к фосфору от 0,5 до 200, которые еще до опыта дают представление о лимитировании тем или иным элементом. Если это отношение велико, например 100 и 200, то, вероятнее всего, остановка роста должна произойти из-за нехватки фосфора, и наоборот, слишком малое отношение, например 0,5 или 5, скорее всего, приведет к лимитированию роста азотом.

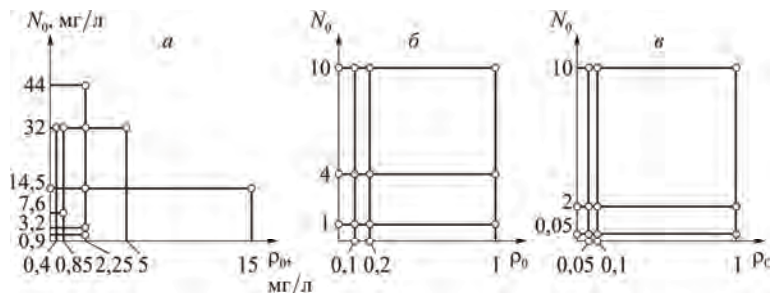


Рис. 11.4. Исходные концентрации азота и фосфора в культуральной среде: А — *Ch. ellipsoidea*; Б — *S. quadricauda*; В — *S. obliquus*, *A. falcatus*

Кроме этих 9 концентраций, для определения начальной клеточной квоты необходимо учитывать еще начальные нулевые концентрации азота и фосфора. Для этого при концентрации одного из элементов, равной нулю, испытывали по две концентрации другого элемента.

Всего, таким образом, для опыта использовали 13 различных сред, отличающихся между собой исходным содержанием азота, фосфора и их соотношением, но сходных по концентрации других питательных веществ.

Культуры выращивали при этих концентрациях до стационарной фазы. Когда рост водорослей прекращался, во все 9 ненулевых сред вносили добавки азота или фосфора, чтобы проверить, какой из факторов, азот или фосфор, мог привести к остановке роста и, следовательно, был лимитирующим. Например, если культура, остановившаяся в росте, после добавки фосфора начинала расти и добавка азота не оказывала влияния на рост, то в этом случае развитие водоросли лимитировал фосфор.

В тех случаях, когда конечная численность клеток была высокой, проверяли также лимитирование роста светом из-за возможного самозатенения клеток. Для этого культуру, остановившуюся в росте, разбавляли в три раза средой, в которой азот и фосфор отсутствовали, а в дальнейшем наблюдали за ее ростом. Если рост культуры возобновлялся, то ее развитие было лимитировано светом. Для всех исследованных видов найденные величины квот сведены в табл. 11.1 и 11.2 [Левич, Артюхова, 1991].

Методика определения квот проиллюстрирована на материале анализа опыта с культурой *Chlorella ellipsoidea*. Были исследованы сочетания концентраций азота и фосфора с изменением их соотношения N:P от 0,4 до 80. Для остальных водорослей в дальнейшем изучен размах этих соотношений от 0,5 до 200. Реализованные в опытах концентрации азота и фосфора представлены на рис. 11.4.

По полученным данным о численности водорослей и о концентрациях азота и фосфора в динамике развития культуры были построены кривые, описывающие зависимость роста от потребленного вещества отдельно для азота и фосфора (ПР-кривые).

Таблица 11.1. Квоты на единицу биомассы по азоту и фосфору для разных водорослей (мг/г биомассы)

Вид водоросли	Масса клетки 10^{-10} г	Квота по азоту		Квота по фосфору	
		деления	минимальная	деления	минимальная
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	0,4	40	37,5	5,5	1
<i>Ch. sp.</i>	0,87	32	<7	12,6	<0,2
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,94	35	<13	13	<0,2
<i>S. obliquus</i>	1,27	15	4	1,6	0,2
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	3,6	8,3	1	0,6	<0,1
<i>Anacystis nidulans</i>	0,06	166	83	33	4
<i>Anabaena variabilis</i>	0,4	50	50	5	2

Таблица 11.2. Клеточные квоты по азоту и фосфору для разных водорослей (10^{-9} мг/кл)

Вид водоросли	Квота по азоту			Квота по фосфору		
	максимальная	деления	минимальная	максимальная	деления	минимальная
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	1,5–56,5	1,6±0,19	1,5±0,19	1±4	0,25±0,07	0,04±0,01
<i>Ch. sp.</i>	2–15	2,8±0,5	<0,6	0,6–2,6	1,1–0,16	<0,02
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	5–6	3,3±0,36	<1,2	0,2–0,5	1,2–0,3	<0,02
<i>S. obliquus</i>	–	1,9±0,2	0,46±0,04	1–3,8	0,2±0,04	0,025
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	–	3,0±0,6	0,4±0,08	1,25	0,2±0,1	<0,04
<i>Anacystis nidulans</i>	–	0,1±0,03	0,05±0,02	0,01–0,2	0,02±0,01	0,0025±0,0003
<i>Anabaena variabilis</i>	0,4–23	2,1±0,27	1,95±0,63	0,2–0,5	0,2±0,1	0,09±0,04

На рис. 11.5 приведены различные варианты ПР-кривых для *Ch. ellipsoidea*. В большинстве случаев это типичные кривые с тремя стадиями развития культуры *A*, *B* и *C*. В ряде случаев отсутствовала стадия *A* или *B*. Для всех исследованных нами водорослей стадия *A* присутствовала в 68 случаях из 136, а стадия *B* — в 78.

По полученным данным о численности и поглощенном веществе отдельно для азота и фосфора рассчитаны клеточные квоты: квота максимальная — q_{\max} ; квота деления — $q_{\text{дел}}$ и квота минимальная — q_{\min} . Квоты, соответствующие трем стадиям развития культуры, приведены в табл. 11.2. Величина q_{\max} как по фосфору, так и по азоту варьирует в широких пределах: q_{\max}^P от 1×10^{-9} до 4×10^{-9} мг/кл; q_{\max}^N от $1,5 \times 10^{-9}$ до $56,6 \times 10^{-9}$ мг/кл. Эта величина не является стабильной характеристикой вида и может зависеть от различных факторов, в частности, от исходного состояния культуры, среды, условий выращивания и т. д.

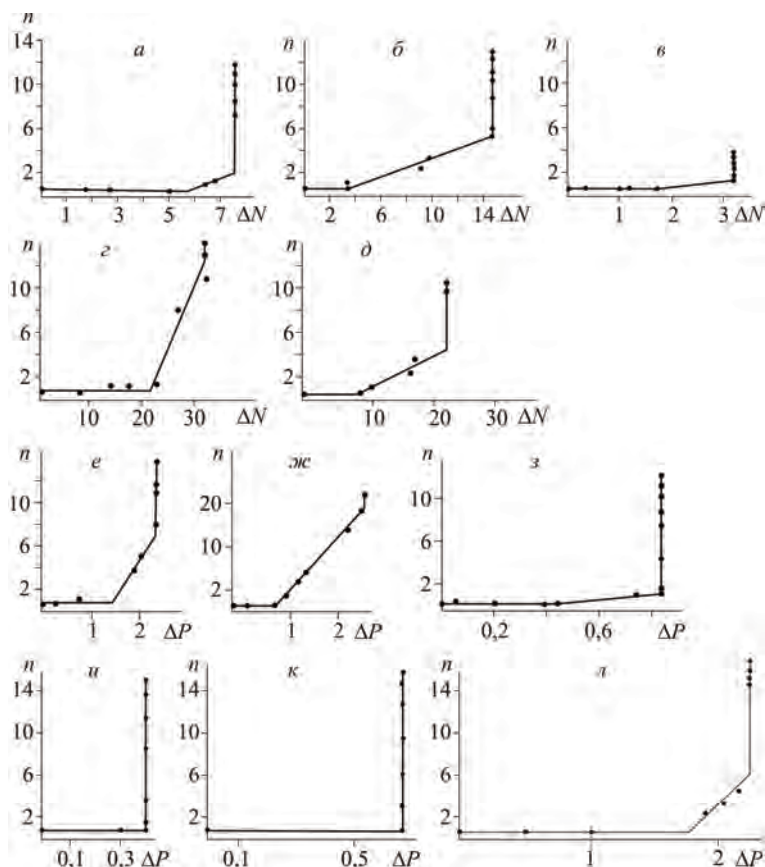


Рис. 11.5. Варианты ПР-кривых для численности *Ch. ellipsoidea* ($n \times 10^3$ кл/мл) при различных начальных концентрациях (мг/л) азота (N_0) и фосфора (P_0): а — $N_0 = 7,6$, $P_0 = 0,35$; б — $N_0 = 14,6$, $P_0 = 35,25$; в — $N_0 = 3,2$, $P_0 = 2,25$; г — $N_0 = 32,1$; $P_0 = 0,4$; д — $N_0 = 44,3$, $P_0 = 2,25$; е — $N_0 = 14,5$, $P_0 = 2,25$; ж — $N_0 = 32,1$, $P_0 = 5$; з — $N_0 = 7,6$, $P_0 = 0,85$; и — $N_0 = 32,1$, $P_0 = 0,4$; к — $N_0 = 32,1$; $P_0 = 0,75$; л — $N_0 = 32,1$, $P_0 = 2,25$

Для четырех видов зеленых водорослей была оценена [Артюхова и соавт., 1988] линейная регрессия зависимости потребностей клеток от концентрации азота (в диапазоне от 10 до 60 мг/л), фосфора (в диапазоне от 0 до 5 мг/л) и от освещенности (0,15, 0,75 и 2,9 Вт/м²). Оказалось, что изменчивость потребностей, по-видимому, определена не столько изменением уровней факторов, сколько сменой стадии развития культур. Зависимость же квоты деления и минимальной квоты от начальных концентраций биогенов в пределах ошибок опыта отсутствует, а от освещенности — не-

значительна (альтернативная точка зрения представлена в работе Н. В. Ревковой (1998)).

Из всех значений конечных квот в качестве минимальных выбирали только те, которые соответствуют лимитированию именно по данному элементу, и только затем усредняли отобранные значения.

Фосфор лимитировал развитие лишь в двух случаях при отношении начального содержания азота к фосфору, равных 80 и 43. Действительно, в этих случаях клеточные квоты по фосфору имели наименьшие значения $0,03 \times 10^{-9}$ и $0,05 \times 10^{-9}$ мг/кл. Значения же q_{\min}^N по азоту в этих случаях были наибольшими из всех q_{\min}^N , что еще раз подтверждает лимитирование роста в этих двух вариантах фосфором. Таким образом, полагаем $q_{\min}^P = 0,04 \times 10^{-9}$ мг/кл.

В большинстве случаев для *Ch. ellipsoidea* лимитирующим фактором развития был азот. Для этих случаев найдено среднее значение минимальных клеточных квот по азоту: $q_{\min}^N = 1,5 \times 10^{-9}$ мг/кл.

В двух вариантах при $N_0 = 32$ и 44 мг/л и $P_0 = 2,25$ мг/л развитие было лимитировано светом. Действительно, значения клеточных квот на стадии С в этих случаях не были минимальными ни по азоту, ни по фосфору.

Максимальные клеточные квоты определены не для всех водорослей вследствие отсутствия в некоторых случаях стадии А, т. е. когда водоросли начинают расти сразу без запасания вещества. Эти квоты не являются специфическими характеристиками видов и приведены для иллюстрации порядков величин.

В предварительных методических опытах с 10 повторностями было установлено, что при доверительной вероятности, равной 90 %, ошибки определения численностей составляют 8 %, биомассы — 10 %, нитратов — 7 %, фосфатов — 10 %. Следовательно, ошибки определения клеточных квот, вызванные ошибками исходных данных, составляют около 20–30 %. В табл. 11.2 приведены погрешности клеточных квот, равные ошибке усреднения по тем вариантам опыта, в которых, согласно анализу условий опыта, данная квота воспроизводилась.

В табл. 11.3 приведены конкретные значения квот по азоту и фосфору для большой группы видов микроводорослей, изучавшихся в лабораториях при накопительном режиме культивирования. Большинство исследованных видов принадлежит к отделу зеленых водорослей, за исключением двух видов сине-зеленых *Anabaena variabilis* и *Anacystis nidulans*. В таблице не представлены начальные квоты, поскольку они зависят от внешних условий среды, в которой содержалась популяция перед началом накопительного эксперимента, и поэтому могут сильно варьировать. Квоты других типов не зависят от исходной обогащенности популяции биогенными элементами. Однако из табл. 11.3 видно, что в различных экспериментах величины квот меняются. Следует отметить, что начальные абсолютные кон-

Таблица 11.3. Клеточные квоты по азоту и фосфору (10^{-9} мг/кл) для разных водорослей по результатам различных экспериментальных серий и литературным данным (отмечены звездочками). Литературные источники: * — [Dauta, 1982b]; ** — [Muller, 1972]; *** — [Grover, 1989]

Вид водоросли	Квота по азоту			Квота по фосфору		
	максимальная	деления	минимальная	максимальная	деления	минимальная
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>				13,7	0,33	
<i>Ankistrodesmus braunii</i>	5	0,2		4	0,2	
<i>Ankistrodesmus falcatius</i>		1,25		12,89	0,11	
				5,5	0,16	
				4	0,38	
	4,8	0,8		1,9	0,12	
		1,46	0,35		0,07	0,16
			2		0,5	0,04
		2,2			0,33	
			1,25			0,17
			1,25			0,05
		3	0,4	1,25	0,2	
<i>Ankistrodesmus sp.</i>		4,17			0,89	
	18	4,3		4,76	0,53	
		4,9	1,57	2,7	0,5	
	8	12,33		3,5	0,74	
<i>Chlamydomonas gyrus</i>	8,5	0,75	1,4	0,67	1	0,12
<i>Chlamydomonas humicola</i>				2,7	0,08	
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	36,25	1,78	0,66	4,4	0,42	0,03
			0,3			
	56,5	1,6	1,5	1	0,25	0,04
<i>Chlorella sp.</i>	15	2,8		2,6	1,1	
<i>Chlorella vulgaris</i>				2,41	0,19	0,4
		1,3			1,5	
				1,5	0,4	0,3
			0,9	1,16	0,6	0,05
		2,2			0,29	
		3,9	0,83		0,48	
		12,8		0,06	2,17	
		2,9				0,13
<i>Chromochloris cinnoborina</i>				2,92	3,08	3,1
<i>Pleurochloris magna</i>				2,9	0,5	1,3
<i>Scenedesmus bijugatus</i>		10		5,69	1,01	
			0,8		1,2	

Таблица 11.3. Продолжение

Вид водоросли	Квота по азоту			Квота по фосфору		
	максимальная	деленная	минимальная	максимальная	деленная	минимальная
<i>Scenedesmus obliquus</i>			6,1	19,92	0,08	
	23	2,7	1,64	16,3	4,8	0,42
<i>Scenedesmus quadricauda</i>		5,9		7,5	2,18	0,21
		1,9	0,46	3,8	0,2	0,025
	10,5	7,2		16,81	1	
			6,5	14,7	3,3	0,36
			5,2	9,45	3,3	0,3
			7,5	27	0,85	
	6,4	1,45			0,29	
		5	1,26	3	1,3	0,21
		5,58	3,21	8	0,68	
		15			2,86	
		7	4,1			
			3,3		4	0,13
			0,56			0,11
	6	3,3		0,5	1,2	
	5,3		2,4	1,3		0,23
*					0,14	
**					0,12	

<i>Scotiella nivalis</i>				36,12	0,88	
<i>Stichococcus mirabilis</i>	1,1	0,06		10,93	0,57	
	1,1	0,08		0,17	0,03	
				7,1	0,9	
<i>Anabaena variabilis</i>			0,04			0,008
	2,3	2,1	1,95	0,5	0,2	0,09
<i>Anacystis nidulans</i>				2,5	0,02	
		0,1	0,05	0,2	0,02	0,0025

центрации азота и фосфора в среде для культивирования не влияют на величины квот. Поэтому разброс в значениях может быть связан, например, с разным физиологическим состоянием фитопланктона, вызванным сменой времен года. В таблице также приведены величины максимальных и конечных квот для *Scenedesmus quadricauda*, почерпнутые из литературных источников. Приведенные здесь данные, полученные разными исследователями в различные периоды времени [Ревкова и соавт., 1985; Левич и соавт., 1986б; Артюхова и соавт., 1988; и др.], помогают составить представление о варибельности и различии потребностей видов в биогенных элементах.

Итак, клетки фитопланктона обладают специфическими потребностями в субстратных ресурсах. Очевидно, что существует аналогичный показатель, характеризующий потребность водорослей в световой энергии [Булгаков, 1990; Болсуновский, 1999].

Предложенный вариант оценки энергетических потребностей клеток основан на предположении о пропорциональности потребления световой радиации количеству ассимилированного углерода согласно соотношениям, задаваемым уравнением фотосинтеза. Б. Л. Гутельмахер (1986) исследовал статистическую связь между интенсивностью продуцирования органического вещества и объемом фотосинтезирующей клетки и пришел к выводу, что зависимость между суточной интенсивностью фотосинтеза (P/B -коэффициентом) и объемом клетки V , выраженным в миллиграммах углерода или биомассы на клетку, имеет вид

$$P/B = k/\sqrt{V}.$$

Коэффициент k зависит от систематического положения фитопланктона и от особенностей водоема, в котором проходили исследования.

Таким образом, эффективность фотосинтетического процесса и эффективность утилизации световой энергии зависят от клеточного объема. Поэтому предлагается [Булгаков, 1990], установив потребление световой энергии пропорциональным углеродной продукции, называть потребностью в свете клетки величину q^E , прямо пропорциональную квадратному корню из клеточного объема (световая квота на единицу биомассы в этом случае обратна пропорциональна квадратному корню из клеточного объема).

В качестве примера расчета потребностей фитопланктона в световой энергии рассмотрим результаты опытов с лабораторными поликультурами водорослей, где предположительно свет являлся лимитирующим фактором, поскольку в среду в течение эксперимента вносились биогенные элементы [Булгаков, 1990].

Справедливость такого подхода к измерению энергетических потребностей проверяли путем составления балансовых уравнений светопотребления для поликультур водорослей. Использовали данные двух накопительных опытов. В первом из них совместно выращивали *Scenedesmus quadricauda* и *Scenedesmus obliquus* на трех средах с одинаковым исходным содержанием фосфора 4,5 мг/л. Концентрации азота составили 10,5, 35 и 110 мг/л. Опыт продолжался в течение 82 суток. В результате в конце опыта наблюдали очень высокую плотность клеток, которая могла быть вероятной причиной недостатка света. Во втором опыте поликультура состояла из *Scenedesmus quadricauda* и *Ankistrodesmus falcatus*, выращивавшихся на трех средах (N — 14 мг/л, P — 3,1 мг/л; N — 34 мг/л, P — 0,6 мг/л; N — 34 мг/л, P — 0,1 мг/л). Так же как и в первом опыте, высокая продолжительность роста поликультуры (56 суток) привела к значительному самозатенению клеток. Путем сравнения отношений квот по азоту и фосфору для каждого вида и отношения суммарных потреблений этих элементов поликультурой было показано, что остановка роста культуры объясняется не только субстратным лимитированием, но и недостатком других

ресурсов (в данном случае — света). Были построены балансовые равенства распределения как азота и фосфора, так и световой энергии между двумя видами:

$$q_1^N \Delta b_1 + q_2^N \Delta b_2 = \Delta N, \quad (11.1)$$

$$q_1^P \Delta b_1 + q_2^P \Delta b_2 = \Delta P, \quad (11.2)$$

$$q_1^E \Delta b_1 + q_2^E \Delta b_2 = \Delta E, \quad (11.3)$$

где q^N , q^P и q^E — квоты соответственно по азоту, фосфору и свету на единицу биомассы, измеренные в поликультурах; Δb_1 и Δb_2 — приросты биомассы для каждого вида за счет внешней среды за все время опыта.

В правой части равенств (11.1–11.3) стоит общее потребление ресурса поликультурой. ΔN и ΔP находим из опыта, а величину ΔE вычисляем по формуле

$$\Delta E = c \frac{\Delta b}{\sqrt{V_{cp}}},$$

где V_{cp} — средний размер клеток поликультуры, равный $\Delta b / \Delta n$;

Δb — общий прирост биомассы поликультуры за счет среды;

Δn — соответствующий прирост численности;

c — коэффициент из определения квоты

$$q^E = c \frac{1}{\sqrt{V}}.$$

Тогда уравнение (11.3) примет вид

$$c \frac{\Delta b_1}{\sqrt{V_1}} + c \frac{\Delta b_2}{\sqrt{V_2}} = c \frac{\Delta b}{\sqrt{\Delta b / \Delta n}},$$

или, окончательно,

$$\frac{\Delta b_1}{\sqrt{V_1}} + \frac{\Delta b_2}{\sqrt{V_2}} = \sqrt{\Delta b \Delta n}.$$

Из предположения, что квоты в моно- и поликультурах близки, следует вывод, что левая и правая части балансового уравнения должны совпадать в том случае, если ресурс действительно был лимитирующим и квоты выбраны правильно. Сравнение расчетных (левая часть равенств) и экспериментальных (правая часть равенств) данных по двум сериям опытов с учетом различия концентраций азота и фосфора в среде представлено в табл. 11.4.

Как видно из совпадения рассчитанных и экспериментальных величин потребленного ресурса, в большинстве случаев наиболее точен про-

гноз относительно величины световой энергии. Это значит, что во всех указанных опытах наблюдалось лимитирование светом, и учет предложенных потребностей в свете должен привести к правильному предсказанию биомассы видов.

Таблица 11.4. Баланс веществ и энергии, основанный на потребностях в субстратно-энергетических факторах

Вид водоросли	Фактор	Суммарное потребление фактора, равное его исходной концентрации в среде (P и N – мг/л, E – усл. ед.)	
		расчет	опыт
<i>Sc. quadricauda</i> и <i>Sc. obliquus</i>	свет	221,6	223,1
	азот	78,8	110,0
	фосфор	5,3	4,5
	свет	194,6	195,7
	азот	32,0	35,0
	фосфор	3,9	4,5
	свет	141,2	142,5
	азот	17,5	10,5
<i>Sc. quadricauda</i> и <i>A. falcatus</i>	фосфор	6,9	4,5
	свет	82,0	100,0
	азот	11,9	14,0
	свет	950,0	1100,0
	фосфор	3,6	6,0
	свет	210,0	230,0
	фосфор	1,25	1,0

11.1.5. Концепция клеточной квоты и ее использование в моделях динамики фитопланктона

Сведения о величинах потребностей видов в ресурсах среды оказываются незаменимыми во многих вопросах экспериментальной и теоретической экологии фитопланктона:

- при подборе сбалансированных сред для ведения культур клеток;
- при поиске лимитирующих рост сообщества ресурсов среды;
- при подборе видов для сообществ, сбалансированно потребляющих ресурсы среды;
- при регуляции структуры сообществ;
- при расчетах биогенных добавок для планируемых урожаев автотрофов и последующих звеньев трофических цепей.

В настоящем разделе будут приведены доводы о необходимости применения концепции клеточной квоты в моделях функционирования фитопланктонных сообществ [Алексеев, 1998].

К настоящему времени нет единого мнения по поводу функциональной зависимости, связывающей динамику биомассы фитопланктона с концентрацией минеральных веществ в среде, хотя количественному описа-

нию продукционных процессов посвящена обширная литература. При моделировании динамики биомассы фитопланктона, чаще всего используют уравнение Б. Моно [Monod, 1942], описывающее зависимость удельной скорости роста популяции μ от концентрации S лимитирующего рост субстрата:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{S}{K + S},$$

где μ_{\max} — максимальная скорость роста; K — константа полунасыщения при лимитировании данным субстратом. (В общем случае μ_{\max} и K зависят от вида фитопланктона.)

Теоретическое объяснение указанной зависимости обычно основано на представлениях биохимической кинетики, связанных с концепцией «узкого места» метаболизма [Алексеев и соавт., 1992]. Живая клетка представляет собой строго сбалансированную систему ферментативных реакций, при этом общая скорость прироста биомассы μ предполагается пропорциональной скорости реакции, которая ограничена недостатком субстрата в среде. В простейшем случае зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата описывается формулой Михаэлиса-Ментен. Поскольку в формуле Михаэлиса-Ментен константы μ_{\max} и K есть функции от скоростей прямой и обратной ферментативной реакции, то постоянство μ_{\max} и K предполагает постоянство этих скоростей. Таким образом, в основе использования зависимости Моно лежит неявное предположение об инвариантности во времени соотношения элементов в клетке (т. к. только при постоянстве состава клетки могут оставаться постоянными скорости ферментативных реакций). Кроме того, при подходе, основанном на зависимости Моно, процессы поглощения питательных веществ и роста фитопланктона не различают.

Существуют, однако, данные, что представление о постоянстве клеточного состава не является верным. Как показали эксперименты, содержание фосфора в одноклеточных водорослях одного вида может в зависимости от внешних условий различаться в 10–30 раз [Финенко, Крупаткина-Акинина, 1974; Крупаткина, 1978], азота — до 5 раз [Sjoberg, 1980], углерода — до 12 раз [Dauta, 1982a]. Крайне вариабельно также соотношение элементов в клетках. Так С. Йоргенсен [Jørgensen, 1979] для естественных озерных сообществ пресноводных микроводорослей приводит диапазон отклонений N:P от 4,1 до 29,1. Б. Н. Гутельмахер и Н. А. Петрова [Gutelmacher, Petrova, 1982] непосредственными авторадиграфическими измерениями обнаружили в пресноводном озерном фитопланктоне изменчивость отношений запасов углерода к запасам фосфора в клетках от 3,3 до 500.

Поскольку предположения, лежащие в основе зависимости Моно, часто нарушены, естественно ожидать, что в экспериментах возможны си-

туации, которые принципиально не могут быть описаны моделью вида Моно. И такие ситуации действительно обнаружены.

Неоднократно описаны случаи, когда при почти полном отсутствии минеральных веществ в среде ($S=0$ в уравнении Моно), фитопланктон продуцирует ($\mu \neq 0$) — явление, как пишет Д. Маккарти (McCarthy, 1980), на уровне парадокса — «что-то из ничего» (something from nothing). Другим примером является так называемый феномен избыточного потребления, который известен уже давно [Ketchum, 1939] и красочно описан Е. Кензлером и Б. Кетчумом [Kuenzler, Ketchum, 1962]. В их экспериментах с морской диатомеей *Phaeodactylum tricorutum* в ситуации, когда клетки водоросли были помещены в новую среду, наблюдалось, что сначала практически весь фосфор был взят клетками из среды и только потом клетки начали делиться.

Таким образом, процессы поглощения минеральных веществ из среды клетками фитопланктона и его рост — существенно независимые процессы. И, следовательно, модели, игнорирующие этот факт, не отражают по крайней мере три явления, наблюдаемые в природе:

- скорости потребления биогенов и роста фитопланктона могут быть различными и, в частности, скорость потребления может сильно превышать скорость роста;
- высокая скорость роста может иметь место при очень низких концентрациях биогенов в среде;
- доля биогена (азота, фосфора) в клетках может варьировать на протяжении вегетационного периода.

Существенная независимость процессов поглощения питательных веществ клетками фитопланктона и его роста выражена тем, что скорости этих процессов зависят от различных факторов: скорость поглощения зависит от концентрации биогенов в среде, а скорость роста определяется клеточным запасом биогенов.

Одной из первых и наиболее широко известной моделью динамики биомассы фитопланктона, основанной на этих принципах, является модель М. Друпэ [Droop, 1970, 1973], предлагающая зависимость скорости роста фитопланктона от излишка биогена в клетке по сравнению с его минимальной концентрацией,

$$\mu = \mu_{\max} \frac{q - q_{\min}}{q}$$

или

$$\mu = \mu_{\max} \frac{q - q_{\min}}{K + (q - q_{\min})}.$$

Здесь μ — удельная скорость роста фитопланктона; μ_{\max} — максимальная удельная скорость роста; q — содержание биогенного элемента

в клетке, или «клеточная квота» (cell quota); q_{min} — минимальное содержание биогенного элемента в клетке, при котором $\mu = 0$; K — некоторая константа. (Отметим, что, как было подтверждено экспериментально Г. Ри [Rhee, 1978], K равно q_{min} , и поэтому указанные выше зависимости обычно рассматриваются как идентичные.)

Модели, основанные на концепции клеточной квоты, использовали и другие авторы. Упомянем лишь несколько из них.

В. Бирман [Bierman, 1976] строил модель внутригодовой сукцессии фитопланктона, компонентами которой являются четыре группы водорослей, зоопланктон и три биогена — азот, фосфор и кремний. Удельная скорость роста берется как минимальная из скоростей, зависящих от клеточного содержания азота, фосфора и кремния. При этом скорость роста в зависимости от клеточного азота выражена формулой Друпа, от клеточного кремния — аналогичной формулой, а от клеточного фосфора — следующей формулой:

$$\mu = \mu_{max} \left[1 - \exp \left(-R \left(\frac{q}{q_{min}} - 1 \right) \right) \right]$$

(обозначения те же, что и в предыдущих формулах; R — константа).

С. Сёберг (Sjoberg, 1980) в своей модели весеннего цветения диатомовых на Балтике применяет следующую формулу для скорости роста фитопланктона:

$$\mu = \mu_{max} \frac{q - q_{min}}{q_{max} - q_{min}} \cdot \frac{q_{max}}{q}$$

Здесь q_{max} — максимальная концентрация биогена в клетке.

А. Дота [Dauta, 1982б] в своей модели поликультуры пресноводных водорослей использовал выражение

$$\mu = \mu_{max} \frac{q - q_{min}}{q_{max} - q_{min}}$$

При построении большой имитационной модели озерной экосистемы С. Э. Йоргенсен (1985) использовал формулу вида

$$\mu = \mu_{max} \frac{\tilde{q} - \tilde{q}_{min} \cdot x}{\tilde{q}}$$

Здесь \tilde{q} — внутриклеточная концентрация биогена, выраженная в мг/л, \tilde{q}_{min} — минимальная доля биогена в составе клетки (безразмерная величина) и x — концентрация фитопланктона в мг/л.

Существуют также некоторые данные, которые позволяют сравнить результаты моделирования с использованием концепции клеточной квоты

и без ее использования. Л. А. Кучай [Кучай, 1985] специально сравнивала модели с использованием и без использования клеточной квоты, описывающие кругооборот биогенов (азота или азота и фосфора) в замкнутой системе, включающей одну группу фитопланктона, биогены и детрит. При использовании клеточной квоты удельная скорость роста задавалась формулой Друпа, при этом в случае двух биогенов использовали принцип минимума. Оказалось, что модели с использованием клеточной квоты дают большее число возможных сценариев развития фитопланктона и позволяют описывать ситуации, реально встречающиеся в природе, например, ситуацию нарастания биомассы фитопланктона в условиях почти нулевой концентрации биогена в среде или ситуацию резкого скачка отношения N:P в среде в момент кульминации цветения.

Интересно также отметить работу В. В. Алексеева и Т. Г. Сазыкиной (1981), в которой в случае «один вид — два ресурса» в накопительной культуре сравнивали традиционную модель с удельной скоростью роста

$$\mu = \min \left(\frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1}; \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2} \right),$$

где S_i — концентрация i -того ресурса ($i=1,2$), и модель с удельной скоростью роста

$$\mu = \frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1}, \text{ если } \frac{S_1}{\alpha_1} < \frac{S_2}{\alpha_2},$$

$$\mu = \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2}, \text{ если } \frac{S_1}{\alpha_1} > \frac{S_2}{\alpha_2},$$

где α_1 и α_2 — удельное содержание первого и второго элементов в организмах популяции соответственно (т. е. в этом упрощенном варианте клеточная квота остается постоянной).

Оказалось, что указанные модели обнаруживают разное качественное поведение. Если в первой модели стационарное значение биомассы является непрерывной функцией от концентрации на входе одного из биогенов, то во второй модели при смене лимитирования происходит скачок стационарного значения биомассы. В результате специально поставленных экспериментов с лимитированием культуры микроводоросли *Chlorella sp.* фосфатами и нитратами [Алексеев, Мурзин, 1982] было показано, что даже при таком простом использовании клеточной квоты, как во второй модели, она более корректно описывает механизм жесткой смены лимитирования, чем традиционная первая модель.

В настоящее время среди исследователей установилось мнение, что модель Моно адекватна при описании устойчивого роста водорослей в стационарных условиях, подобных хемостату, а для описания процесса роста

при изменяющихся внешних условиях, например при моделировании внутригодовой сукцессии фитопланктона, необходима более сложная модель, выбранная в соответствии с предположением зависимости скорости роста от клеточных концентраций биогенов. Одной из ситуаций, где при моделировании необходимо привлечение концепции клеточной квоты, является накопительное культивирование.

11.1.6. Определение потребностей диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa* в основных компонентах питания

Диссоциативные переходы бактерий, или вариация фаз, вносят важнейший вклад в создание гетерогенности бактериальной популяции. Они обусловлены геномными перестройками, которые происходят с высокой частотой, превышающей частоту случайных мутаций на несколько порядков, и обладают плейотропным действием. Это определяет постоянные и обратимые изменения многих морфологических и физиолого-биохимических свойств клеток: способность к деградации и синтезу ценных веществ, устойчивость к внешнему воздействию, скорость роста, потребность в питательных веществах. В настоящее время диссоциативные формы обозначают символами согласно некоторым морфологическим признакам их колоний: *S* (smooth) — гладкие, *R* (rough) — шероховатые, *M* (mucoid) — слизистые [Милько, Егоров, 1991].

Представители рода *Pseudomonas* используются в химических производствах, в биогидрометаллургии, в производстве химических препаратов для сельского хозяйства, при получении полимеров, для повышения нефтеотдачи пластов, при переработке и удалении отходов и веществ, загрязняющих среду, в т. ч. углеводов, и др. [Калакуцкий и соавт., 1996; Аношкин и соавт., 1997; Мордухова и соавт., 2000].

Под потребностью диссоцианта понимается количество ресурса, необходимое для роста, в расчете на одну клетку. Таким образом, получить соответствующие величины потребностей диссоциантов в источниках питания можно по формуле

$q_i^L = \frac{\Delta L}{\Delta n_i}$, где ΔL — количество потребленного из

среды вещества, L — компонент питания, Δn_i — количество вновь образовавшихся клеток за тот же период времени, индекс i обозначает форму диссоцианта [Фурсова и соавт., 2004б].

Всего для определения потребностей диссоциантов были проведены в два этапа 152 эксперимента по выращиванию монокультур. Накопительное культивирование осуществляли на средах с различным начальным содержанием углерода, азота и фосфора. Эти вещества необходимы для роста и являются взаимозаменяемыми. Бактерии выращивали в пробирках на 50 мл с 10 мл среды на качалке (180 об/мин) при температуре 28 °С в тече-

ние 1,5–3 суток до достижения стационарной фазы роста. В качестве посевного материала использовали односуточные культуры диссоциантов псевдомонад, выращенных на агаризированной среде, содержащей мясо-пептонный бульон и сусло в отношении 1:1 (БСА). Плотность инокулята каждого из диссоциантов во всех опытах выравнивали по нефелометру или по стандарту мутности до содержания клеток 10^9 в 1 мл. Посевной материал вносили в количестве трех объемных процентов. Протоколы экспериментов приведены в приложении 4.1.

В процессе роста проводили измерения оптической плотности культуры, уровня кислотности среды, в некоторых опытах контролировали химический состав среды. Глюкозу определяли с помощью трифенилтетразолия хлорида [Химия углеводов, 1967], азот — с сульфифеноловым реактивом [Поляков, 1950], фосфор — методом Пануша [Малый практикум по биохимии, 1979]. Также пользовались полуколичественными экспресс-методами определения глюкозы (индикаторные полоски для полуколичественного определения глюкозы в крови «Диаглюк», диапазон определяемых концентраций составляет 0,0–1000 мг % (0,0–55,5 ммоль/л)), нитратов (аналитические тест-полоски фирмы Merck, диапазон определяемых концентраций — 10–25–50–100–500 мг/л) и фосфатов (фотометрический фосфат-тест фирмы Merck, возможно определение концентраций в пределах от 0,010 до 5,00 мг/л).

Для определения количества клеток в культуре на стационарной стадии развития для каждого диссоцианта был получен коэффициент, связывающий оптическую плотность с численностью клеток.

По данным опытов, в динамике которых определяли концентрации питательных веществ, рассчитывали потребности исходя из соответствующих измерений величин ΔL и Δn_i . В большинстве экспериментов химическое определение концентраций питательных веществ в динамике культивирования не проводили. Поэтому для определения количества потребленного ресурса, используемого при расчетах потребностей, руководствовались следующим: если остановка роста произошла по причине исчерпания некоторого питательного вещества, то количество потребленного к концу роста культурой этого ресурса можно считать равным его содержанию в среде в начальный момент культивирования. При этом для вычисления потребности необходимо использовать количество клеток, выросших за тот же период времени, т. е. к моменту достижения стационарной фазы. Итак, для расчета потребности диссоцианта в некотором ресурсе необходимо выполнение следующих условий:

- число выросших клеток данного диссоцианта следует определять в стационарной фазе роста;
- остановка роста (достижение стационарной стадии) должна быть обусловлена исчерпанием в среде именно этого ресурса.

Таким образом, экспериментальная задача состояла в необходимости зафиксировать достижение стационарной стадии. Для этого измерения оптической плотности проводили с интервалом в несколько часов в течение 2–2,5 суток.

Задача анализа полученных данных состояла в выявлении лимитирующего роста ресурса. Для ее решения были применены три подхода. Первый основан на априорном представлении о том, какой питательный компонент мог бы ограничивать рост культуры на среде с заданным составом. Исходную среду, основываясь на опыте культивирования *P. aeruginosa*, принимали за сбалансированную (при выращивании бактерий на такой среде все питательные вещества полностью исчерпываются одновременно). А среду, где содержание некоторого ресурса было снижено по сравнению с исходной, считали лимитированной по этому ресурсу. Второй путь — проверка пропорциональности оптической плотности культуры в стационарной фазе начальному количеству ресурса в среде в серии опытов с различными начальными содержаниями ресурса. При этом одна из сред в серии согласно первому подходу могла быть признана лимитирующей по рассматриваемому ресурсу. Третий подход основан на методе добавок (см. раздел 11.2). Возобновление роста после добавки ресурса принимали за экспериментальное доказательство его лимитирующей роли.

На первом этапе были проведены 26 опытов с культурой *R*-диссоцианта, 34 опыта с *S*-диссоциантом, 28 — с *M*-диссоциантом. В табл. 11.5 приведены уровни содержания питательных веществ в начале эксперимента (в расчете на элемент), значения оптической плотности культуры (показания нефелометра, умноженные на 100) и уровня pH в стационарной фазе роста (или в конечный момент культивирования). Исходная среда в табл. 11.5 приведена под номером 1. По данным табл. 11.5 судили о наличии пропорциональности оптической плотности культуры начальному количеству ресурса в среде. Среды, при культивировании на которых применяли метод добавок, отмечены символом «*». Необходимо отметить ряд причин, по которым часть экспериментальных данных исключали из дальнейшего рассмотрения:

- не во всех опытах конечный момент культивирования соответствовал стационарной стадии (это означает, что культура не достигла максимально возможной на данной среде численности клеток);
- в некоторых экспериментах в процессе культивирования вместо исходной монокультуры возникала смесь диссоциантов [Милько, Ильиных, 2004] (эти данные не подходят для определения потребностей, поскольку по ним невозможно определить в каком количестве потребляются ресурсы каждым из диссоциантов).

Таким образом, были выбраны данные тех опытов, по которым можно рассчитывать потребности. Полученные по результатам этих экспериментов значения потребностей приведены в табл. 11.6. Рассчитанные вели-

чины были усреднены, для средних были рассчитаны 95%-е доверительные интервалы (табл. 11.7).

В дальнейшем на основе рассчитанных потребностей (табл. 11.7) была составлена среда (0,225 % глюкозы, 0,03 % нитратов и 0,004 % фосфатов), на которой были проведены дополнительные опыты по культивированию R- и S-диссоциантов для экспериментальной проверки полученных величин. Начальные запасы ресурсов были в среднем пропорциональны установленным значениям потребностей диссоциантов (сбалансированная среда). По данным указанного опыта были получены следующие данные: потребность в углероде составила $122 \cdot 10^{-12}$ мг/кл и $345 \cdot 10^{-12}$ мг/кл для R- и S-диссоцианта соответственно; в азоте — $5,75 \cdot 10^{-12}$ мг/кл и $24 \cdot 10^{-12}$ мг/кл; в фосфоре — $0,85 \cdot 10^{-12}$ мг/кл и $3,5 \cdot 10^{-12}$ мг/кл. Сравнение приведенных величин потребностей со значениями в табл. 11.7 показывает их близость в пределах погрешностей определения.

Отметим, что ранее были получены оценки потребностей диссоциантов *P. aeruginosa* в глюкозе, нитратах и фосфатах на основе данных 1997–1999 гг. [Максимов и соавт., 2001]. Однако, при расчетах этих значений для перевода оптической плотности в численность для всех диссоциантов использовался один и тот же коэффициент. В работе было высказано намерение осуществить «дифференцированную калибровку» показаний нефелометра для каждого из диссоциантов, что и проделано в настоящем исследовании. Уточненные значения потребностей в расчете на элемент содержатся в табл. 11.8. Как видно из сравнения величин потребностей, представленных в данной работе и опубликованных раньше, имеет место их взаимное соответствие (с учетом погрешностей вычислений, которые достигают 50 % [Максимов и соавт., 2001]), за исключением значений потребностей M-диссоцианта. Это различие можно объяснить следующим обстоятельством. В опытах 1997–1999 гг. наблюдался очень плохой рост указанного диссоцианта. Так, оптические плотности, которых достигала M-культура в прежних и нынешних опытах, примерно одинаковые, а содержание ресурсов в средах опытов 1997–1999 гг. было в 5–10 раз выше. И наоборот, при одинаковом содержании питательных веществ в более поздних опытах оптическая плотность достигала значений, в несколько раз превышающих уровень ранних экспериментов. Вероятно, остановка роста культуры M-диссоцианта в ранних опытах связана с образованием клетками муравьиной кислоты и, как следствие, снижением уровня кислотности среды (указанная особенность клеток M-диссоцианта была обнаружена позднее [Милько, Красильникова, 1999]). Итак, можно сделать вывод о том, что в экспериментах 1997–1999 гг. остановка роста M-диссоцианта происходила по причине, не связанной с исчерпанием ресурса из среды, и предположение о том, что ресурсы были полностью потреблены из среды, было неверным, а рассчитанные величины потребностей оказались завышенными.

Таблица 11.5. Начальный состав сред по углероду, азоту и фосфору, оптическая плотность культуры в единицах нефелометра, умноженных на 100, и уровень кислотности среды (рН) на стационарной стадии роста или в конце опыта. Символом «*» отмечены среды, при культивировании на которых применяли метод добавок

R-диссоциант					
Номер среды	Содержание ресурсов в среде (мг/мл)			Оптическая плотность	рН
	Углерод	Азот	Фосфор		
1	7,98	1,81	0,11	473	
2	4	0,9	0,056	430	
3	4	0,9	0,056	342	8,5
4	7,8	0,72	0,056	224	7,3
5	7,8	0,72	0,056	276	8
6	7,8	0,9	0,056	249	7,7
7*	0,78	0,4	0,028	87	8,8
8*	3,18	0,1	0,028	89	4,1
9*	3,18	0,4	0,007	95	4
10*	0,282	0,1	0,008	21	8,4
11*	1,6	0,03	0,008	37	4,4
12*	1,6	0,1	0,002	26	4,1
13	0,4	0,035	0,01	31	8,1
14	1,62	0,14	0,04	120	7,5
15	0,4	0,015	0,01	22	6,8
16	1,6	0,06	0,04	110	7,6
17	0,12	0,035	0,01	17	7,1
18	0,48	0,14	0,04	31	7,2
19	0,12	0,015	0,01	14	7,5
20	0,48	0,06	0,04	52	8,4
21	0,78	0,1	0,01	63	8,8
22	3,24	0,4	0,04	200	5,3
23	1,6	0,2	0,01	120	7,6
24	6	0,8	0,04	225	8,4
25	1,2	0,035	0,01	49	7,1
26	4,8	0,14	0,04	100	4,1

S-диссоциант					
Номер среды	Содержание ресурсов в среде (мг/мл)			Оптическая плотность	рН
	Углерод	Азот	Фосфор		
1	7,98	1,81	0,11	400	
2	7,98	1,81	0,11	372	
3	4	0,9	0,056	376	
4	4	0,9	0,056	334	7,7
5	7,98	0,72	0,056	350	6,7
6	7,98	0,72	0,056	340	6,2
7	7,98	0,9	0,056	320	8,6
8	7,98	0,9	0,056	243	4,4
9*	0,78	0,4	0,028	51	8,8
10*	0,78	0,4	0,028	74	8
11*	3,18	0,1	0,028	111	4
12*	3,18	0,1	0,028	109	4
13*	3,18	0,4	0,007	106	3,7
14*	3,18	0,4	0,007	90	3,6
15*	0,282	0,1	0,008	22	8,3
16*	0,78	0,03	0,008	60	7,4

17*	0,78	0,1	0,002	34	6,6
18*	0,282	0,1	0,008	25	8,2
19*	0,78	0,03	0,008	63	7,3
20*	0,78	0,1	0,002	30	6,6
21	0,4	0,035	0,01	30	8,4
22	1,62	0,14	0,04	123	8,7
23	0,4	0,015	0,01	28	7,6
24	1,6	0,06	0,04	136	8,8
25	0,12	0,035	0,01	9	7,7
26	0,48	0,14	0,04	30	6,9
27	0,12	0,015	0,01	14	8,2
28	0,48	0,06	0,04	52	8
29	0,78	0,1	0,01	74	8,2
30	3,24	0,4	0,04	177	8,3
31	1,6	0,2	0,01	99	8,6
32	6	0,8	0,04	220	8,9
33	1,2	0,035	0,01	68	7,3
34	4,8	0,14	0,04	160	3,2

M-диссоциант					
Номер среды	Содержание ресурсов в среде (мг/мл)			Оптическая плотность	рН
	Углерод	Азот	Фосфор		
1	4	0,9	0,056	72	3,3
2	4	0,9	0,056	75	3,3
3	1,62	0,9	0,056	86	5,5
4	1,62	0,9	0,056	76	3,5
5	7,8	0,2	0,056	37	4
6	7,8	0,2	0,056	42	3,9
7	7,8	0,9	0,01	67	4,1
8	7,8	0,9	0,01	44	4,2
9*	0,78	0,4	0,028	111	8,5
10*	3,18	0,1	0,028	95	4,1
11*	3,18	0,4	0,007	77	3,8
12*	0,282	0,1	0,008	27	8,3
13*	0,78	0,03	0,008	58	7,4
14*	0,78	0,1	0,002	31	3,4
15	0,4	0,035	0,01	31	8,5
16	1,62	0,14	0,04	109	8,3
17	0,4	0,015	0,01	29	7,7
18	1,6	0,06	0,04	129	8,8
19	0,12	0,035	0,01	10	8,5
20	0,48	0,14	0,04	35	7,3
21	0,12	0,015	0,01	15	7
22	0,48	0,06	0,04	69	8,6
23	0,78	0,1	0,01	71	8,8
24	3,24	0,4	0,04	142	3,3
25	1,6	0,2	0,01	90	7,8
26	6	0,8	0,04	220	8,8
27	1,2	0,035	0,01	69	7,2
28	4,8	0,14	0,04	155	3,1

Таблица 11.7. Средние значения потребностей *R*-, *S*-, *M*-диссоциантов в углероде, азоте и фосфоре ($\times 10^{-12}$ мг/кл) с учетом 95%-х доверительных интервалов

Диссоциант	Ресурс		
	Углерод	Азот	Фосфор
<i>R</i>	129 ± 22	7,0 ± 2,5	1,0 ± 0,5
<i>S</i>	409 ± 55	17,5 ± 3,0	4,0 ± 1,5
<i>M</i>	525 ± 114	31 ± 3,0	6,0 ± 2,5

Таблица 11.8. Ранее полученные значения потребностей *R*-, *S*-, *M*-диссоциантов [Максимов и соавт., 2001] в пересчете на углерод, азот и фосфор ($\times 10^{-12}$ мг/кл) с учетом 95%-х доверительных интервалов и индивидуальных коэффициентов перевода оптической плотности культур диссоциантов в количество клеток

Диссоциант	Ресурс		
	Углерод	Азот	Фосфор
<i>R</i>	110 ± 8	8,5 ± 3,1	1,0 ± 0,3
<i>S</i>	366 ± 23	38,3 ± 10,3	3,8 ± 1,0
<i>M</i>	1706 ± 941	144,0 ± 63,5	11,8 ± 5,8

На втором этапе экспериментальной работы культуры выращивали на семи средах (состав приведен в табл. 11.9) по той же методике (данные опытов приведены в приложении 4.1). Надо отметить, что опыт культивирования, накопленный на предыдущем этапе, позволил составить более рациональный график измерений в динамике и, как следствие, точнее фиксировать момент достижения стационарной стадии роста. Для контроля потребления ресурсов использовали экспресс-методы. Поскольку их точность невысока, то основным результатом измерений считали ответ на вопрос: присутствует питательный ли компонент в культуральной жидкости или нет? Такие сведения о составе сред на стационарной стадии развития культуры достаточны для поставленных задач.

Рассчитанные по данным последних опытов величины потребностей хорошо согласуются с полученными ранее (табл. 11.7). В пределы 95%-ых доверительных интервалов не попадает величина потребности *M*-диссоцианта в углероде, *R*- и *S*-диссоциантов в азоте. Однако указанные различия не являются существенными с точки зрения чувствительности модели (см. раздел 12.11).

Таблица 11.9. Состав сред на втором экспериментальном этапе

Номер среды	Углерод (мг/мл)	Азот (мг/мл)	Фосфор (мг/мл)
1	0,9	0,05	0,008
2	0,76	0,165	0,02
3	2,4	0,04	0,02
4	1,6	0,04	0,006
5	1,6	0,08	0,006
6	4,8	0,25	0,006
7	0,76	0,04	0,006

Таблица 11.10. Средние значения потребностей ($\times 10^{-12}$ мг/кл) по результатам опытов 2002–2003 гг. и полученные ранее (см. табл. 11.7)

Диссоциант	Ресурс					
	Углерод		Азот		Фосфор	
<i>R</i>	134	129 ± 22	8,7	7,0 ± 2,5	1,1	1 ± 0,5
<i>S</i>	399	409 ± 55	21,8	17,5 ± 3,0	3,4	4 ± 1,5
<i>M</i>	679	525 ± 114	37	31 ± 3	5,6	6 ± 2,5

11.2. Выявление лимитирующих ресурсов

Биологическая интерпретация теоремы стратификации (см. раздел 9.2) задает правило лимитирующего звена для многовидовых сообществ, популяции из которых конкурируют за несколько ресурсов. Подробнее об этом правиле будет рассказано в разделе 13.1. Лимитирующими рост считают ресурсы, исчерпание которых приводит к остановке роста (а добавление в среду — к его возобновлению). При накопительном культивировании лимитирующие вещества (и только их) клетки потребляют из среды полностью, и балансовые неравенства вариационной задачи превращаются в равенства. Согласно теореме стратификации, пространство ресурсов среды распадается на области, в каждой из которых лимитирующими рост сообщества оказываются ресурсы из некоторого подмножества совокупности всех потребляемых сообществом ресурсов. Для любого непустого подмножества ресурсов найдется единственная такая область лимитирования. В любой части пространства ресурсов лимитирующим оказывается хотя бы один ресурс. Таким образом, теорема стратификации позволяет строго предсказывать ресурсы, лимитирующие рост сообщества с заданным набором потребностей q_i^k , который выступает в роли набора параметров модели.

Экспериментальное определение ресурсов, ограничивающих рост сообщества одноклеточных организмов, осуществляли следующим образом. Для сообщества с известными потребностями групп организмов q_i^k ($i = \overline{1, w}$; $k = \overline{1, m}$) готовят $2^m - 1$ колб с принадлежащими каждому из стратов J начальными значениями \bar{L}_0^j совокупности потребляемых ресурсов. После остановки роста содержимое каждой колбы разливают по $2^m - 1$ новым колбам, в каждую из которых добавляют один из наборов ресурсов J . Возобновление роста во вторичной колбе с добавкой минимального (по включению) набора J указывает на лимитирование по этому набору ресурсов в соответствующей первичной колбе.

Подобные эксперименты были проведены для двух лимитирующих ресурсов — азота и фосфора — в нескольких опытах с лабораторными альгоценозами. Потребности видов q_i^N и q_i^P определяли в опытах с монокультурами. Для каждого из трех стратов в пространстве двух ресурсов на ста-

ционарной стадии роста производили пересевы поликультур в четыре новые колбы. В первую из них доливали дистиллированную воду с добавкой азота, во вторую — с добавкой фосфора, в третью колбу — с добавками и азота, и фосфора, в четвертую добавляли только дистиллированную воду (чтобы проверить, не был ли рост поликультур в исходном опыте ограничен недостатком объема среды и связанным с ним самозатенением). Для каждого из стратов рост должен был возобновиться в одной из трех колб с добавками биогенных элементов из данного страта, что и наблюдали в подавляющем большинстве случаев.

Эксперименты такого же рода проводили с моно- и смешанными культурами диссоциантов бактерий *P. aeruginosa* [Фурсова и соавт., 2004а]. В момент предполагаемого достижения стационарной стадии культуру разделяли на четыре пробирки. В три из них вносили добавки: глюкозу, нитрат или фосфат, четвертую оставляли без изменений (контроль). Для проверки возможности многофакторного лимитирования культуру разделяли уже на восемь пробирок и вносили не три, а семь возможных комбинаций добавок — каждое вещество в отдельности, их парные комбинации и все три ресурса. Количество добавляемых веществ равнялось их первоначальному содержанию в среде. Культуру оставляли расти в различных опытах на срок от 4 до 12 часов, затем проводили измерение оптической плотности. Если добавление компонентов питания в среду приводило к возобновлению деления клеток, то эти ресурсы считали лимитирующими. В случае, если внесение вещества не приводило к росту культуры, считали, что этот фактор не ограничивал развития сообщества.

Данные о величинах потребностей диссоциантов *P. aeruginosa* в основных питательных компонентах (табл. 11.7) позволяют по разработанным алгоритмам (см. раздел 9.2) рассчитать области лимитирования ресурсов. На рис. 11.6–11.9 представлены границы полученных стратов, на которые распадается пространство ресурсов, для смешанных культур бактерий. На указанных рисунках изображена стратификация при некотором фиксированном уровне начального содержания фосфора в среде. При других значениях их вид аналогичен приведенному. «Узость» областей многофакторного лимитирования объясняется величинами потребностей, а точнее, их «близостью» к пропорциональным значениям (например, в случае двух потребляемых ресурсов область двухфакторного лимитирования близка к вырождению в луч, см. раздел 12.6).

Для проверки адекватности предсказания вариационной моделью фактора, ограничивающего рост микробиологического сообщества, проводили сравнение расчетных и экспериментальных данных. Основой для получения последних стали результаты опытов с добавками.

Опыты с добавками по выращиванию монокультур диссоциантов были проведены на 20 средах, а по выращиванию смешанных культур (парные смеси и поликультура всех трех диссоциантов) — на 14 средах (состав сред в расчете на элемент представлен в табл. 11.11 и 11.12).

Таблица 11.11. Состав сред по углероду, азоту и фосфору в начале опыта для монокультур (мг/мл)

Номер среды	<i>R</i> -диссоциант			<i>S</i> - и <i>M</i> -диссоцианты		
	Углерод	Азот	Фосфор	Углерод	Азот	Фосфор
1	0,78	0,4	0,028	0,78	0,4	0,028
2	3,18	0,1	0,028	3,18	0,1	0,028
3	3,18	0,4	0,007	3,18	0,4	0,007
4	0,282	0,1	0,008	0,282	0,1	0,008
5	1,6	0,03	0,008	0,78	0,03	0,008
6	1,6	0,1	0,002	0,78	0,1	0,002
7	0,4	0,035	0,01	0,4	0,035	0,01
8	1,62	0,14	0,04	1,62	0,14	0,04
9	0,4	0,015	0,01	0,4	0,015	0,01
10	1,6	0,06	0,04	1,6	0,06	0,04
11	0,12	0,035	0,01	0,12	0,035	0,01
12	0,48	0,14	0,04	0,48	0,14	0,04
13	0,12	0,015	0,01	0,12	0,015	0,01
14	0,48	0,06	0,04	0,48	0,06	0,04
15	0,78	0,1	0,01	0,78	0,1	0,01
16	3,24	0,4	0,04	3,24	0,4	0,04
17	1,6	0,2	0,01	1,6	0,2	0,01
18	6	0,8	0,04	6	0,8	0,04
19	1,2	0,035	0,01	1,2	0,035	0,01
20	4,8	0,14	0,04	4,8	0,14	0,04

Для указанных начальных условий выращивания, исходя из соответствующих каждой из смешанных культур расчетов (рис. 11.6–11.9), определяли область лимитирования, которой принадлежит изучаемая среда. Для выявления фактора, ограничивающего рост монокультур, определяли минимальную величину отношения запаса ресурса к соответствующей величине потребности: $\min \left[\frac{L^C}{q^C}, \frac{L^N}{q^N}, \frac{L^P}{q^P} \right]$.

Перед тем как сопоставлять модельные предсказания с опытными данными, ряд экспериментов исключили из рассмотрения. Это связано с двумя обстоятельствами:

- не удалось добавить питательные вещества именно на стационарной стадии роста культуры;
- в некоторых опытах из-за диссоциации и дальнейшего конкурентного взаимодействия к стационарной стадии изменялся состав культуры, что вызывало изменение потребления ресурсов из среды и, как следствие, — характера лимитирования.

Из 116 проведенных экспериментов 47 удовлетворяли необходимым требованиям.

Таблица 11.12. Состав сред по углероду, азоту и фосфору в начале опыта для смешанных культур (мг/мл)

Номер среды	Углерод	Азот	Фосфор
1	0,4	0,035	0,01
2	1,62	0,14	0,04
3	0,4	0,015	0,01
4	1,6	0,06	0,04
5	0,12	0,035	0,01
6	0,48	0,14	0,04
7	0,12	0,015	0,01
8	0,48	0,06	0,04
9	0,78	0,1	0,01
10	3,24	0,4	0,04
11	1,6	0,2	0,01
12	6	0,8	0,04
13	1,2	0,035	0,01
14	4,8	0,14	0,04

Результаты расчетов и опытов сведены в табл. 11.13 и 11.14. В них указаны номера сред (в соответствии с табл. 11.11 и 11.12), предсказываемый модельными расчетами лимитирующий ресурс и показатели оптической плотности культуры, достигнутой в результате добавления питательного вещества, выраженные в процентах по отношению к контролю, плотность которого принимается за 100 %.

В 35 экспериментах рост возобновился после добавки вещества, определенное моделью как лимитирующее. Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что теорема стратификации в 75 % случаев дает адекватное предсказание ресурсов, ограничивающих рост микробиологического сообщества.

Таблица 11.13. Влияние добавок на оптическую плотность монокультур. Номера сред соответствуют номерам из табл. 11.11. Оптическая плотность культуры, достигнутая в результате добавления питательного вещества, выражена в процентах по отношению к контролю (культура без добавки), плотность которого принимается за 100 %. Жирным шрифтом выделены показатели, свидетельствующие о возобновлении роста в результате внесения питательного вещества, предсказанного моделью как лимитирующее. Пустая ячейка означает, что показатель не определен. Звездочкой отмечена вторая повторность опыта

Номер среды	Лимитирующий ресурс по модели	Добавка	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>M</i>
1	C	C	121	220	110
		N	91	102	96
		P	62	100	94
2	N	C			101
		N			131
		P			100

Таблица 11.13. Продолжение

Номер среды	Лимитирующий ресурс по модели	Добавка	R	S	M
3	P	C			117
		N			119
		P			125
4	C	C	220	140	217
		N	97	80	74
		P	106	115	109
4*	C	C		227	
		N		73	
		P		100	
6	P	C	94	62	100
		N	95	100	68
		P	134	114	105
8	C	C			
		N			
		P			
9	N	C	95	100	90
		N	143	112	100
		P	95	104	97
11	C	C		122	160
		N		100	90
		P		100	110
12	C	C	212		97
		N	162		66
		P	235		89
13	C	C	129	129	143
		N	86	100	86
		P	86	93	100
15	C	C	131	101	119
		N	76	68	81
		P	87	57	72
17	P	C			112
		N			91
		P			108

Таблица 11.14. Влияние добавок на оптическую плотность смешанных культур. Номера сред соответствуют номерам из табл. 11.12. Оптическая плотность культуры, достигнутая в результате добавления питательного вещества, выражена в процентах по отношению к контролю (культура без добавки), плотность которого принимается за 100 %. Жирным шрифтом выделены показатели, свидетельствующие о возобновлении роста в результате внесения питательного вещества, предсказанного моделью как лимитирующее

Номер среды	Лимитирующий ресурс по модели	Добавка	<i>RS</i>	<i>RM</i>	<i>SM</i>	<i>RSM</i>
2	C	C		82	89	87
		N		59	84	98
		P		100	78	81
3	N	C	92	96	104	96
		N	104	104	116	128
		P	96	92	100	100
5	C	C	142	160	160	150
		N	75	100	90	71
		P	75	100	90	71
6	C	C			121	
		N			79	
		P			83	
7	C	C	120	120		113
		N	100	93		75
		P	80	87		100
9	C	C	103	143		
		N	81	102		
		P	73	92		
11	P	C	103	109		129
		N	88	81		91
		P	94	95		82

11.3. Формула структуры сообщества для лабораторных ценозов

Как было показано в разделе 9.3, численности групп организмов, образующих сообщество, на стационарной стадии развития в рамках вариационной модели потребления и роста задает формула структуры сообщества (9.1.2): $n_i = n \exp\left(-\vec{\lambda}_i \cdot \vec{q}_i\right)$, $i = \overline{1, w}$, где полная численность сообщества n

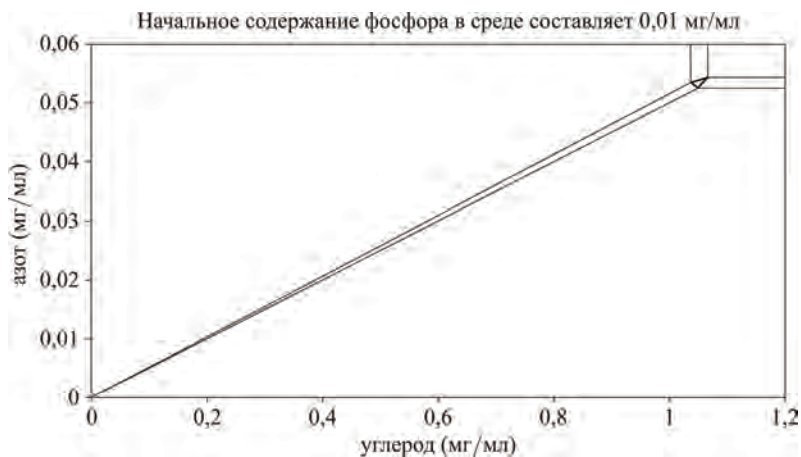


Рис. 11.6. Области лимитирования для смешанной культуры трех диссоциантов *P. aeruginosa*

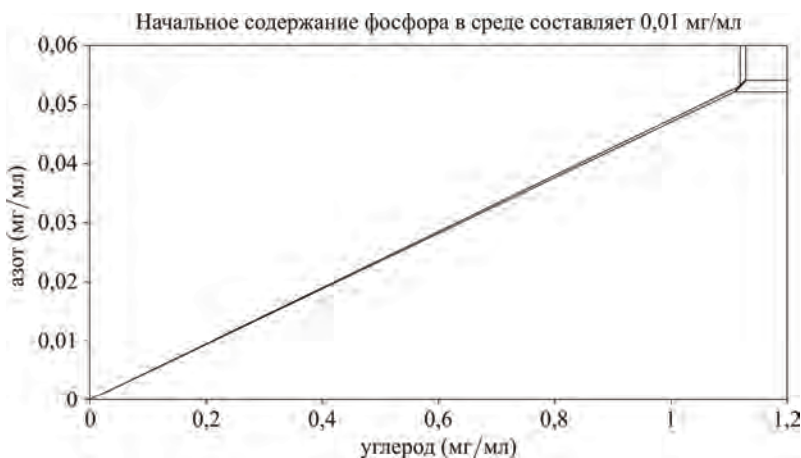


Рис. 11.7. Области лимитирования для смешанной культуры R- и S-диссоциантов *P. aeruginosa*

зависит от абсолютных концентраций запасов ресурсов L^k , а множители Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ — от отношений L^j/L^s . Исследование адекватности вариационной модели проводили для лабораторных альгоценозов, а также для смешанных культур диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa*.

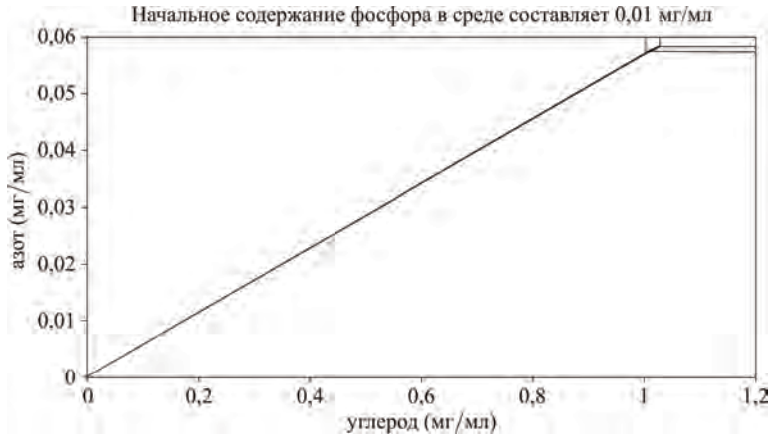


Рис. 11.8. Области лимитирования для смешанной культуры *R*- и *M*-диссоциантов *P. aeruginosa*



Рис. 11.9. Области лимитирования для смешанной культуры *S*- и *M*-диссоциантов *P. aeruginosa*

11.3.1. Альгоценозы

Описание эмпирических данных, использованных при численной реализации модели. Эмпирические данные по динамике фитопланктонных сообществ, использованные для оценки и калибровки параметров модели и

при ее верификации, были получены в 10 лабораторных экспериментах по культивированию планктонных водорослей [Левич и соавт., 1997].

В опыте № 1 поликультура состояла из 10 видов зеленых водорослей: *Ankistrodesmus acicularis*, *A. braunii*, *Chlorella vulgaris*, *Chromochloris cinnoborina*, *Scenedesmus bijugatus*, *S. obliquus*, *S. quadricauda*, *Scotiella nivalis* (порядок Protococcales), *Stichococcus mirabilis* (порядок Ulothrichales), *Chlamydomonas humicola* (порядок Volvocales). Поликультуры из 10 видов росли при двух уровнях освещенности — 0,15 и 4,4 Вт/м², а монокультуры всех видов — только при 4,4 Вт/м². Культуры выращивали на одной среде в течение 68 суток с исходным содержанием азота (N) 195 мг/л, фосфора (P) — 5,2 мг/л.

В опыте № 2 участвовали 8 видов водорослей: *Ankistrodesmus acicularis*, *A. falcatus*, *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda*, *Scotiella nivalis* (Chlorophyta, Protococcales), *Stichococcus mirabilis* (Chlorophyta, Ulothrichales), *Anacystis nidulans* (Cyanophyta) и *Pleurochloris magna* (Xanthophyta). Продолжительность эксперимента составила 36 суток. Культуры росли на одной среде (N — 100 мг/л, P — 6 мг/л) в трех повторностях. В двух из них исходные плотности видов в поликультуре были примерно равны исходным плотностям соответствующих монокультур. В третьей повторности начальные численности были значительно меньше, так что суммарная численность поликультуры была сравнима со средним посевным титром монокультур.

В опыте № 3 количество входящих в сообщество видов было сокращено до четырех. Все они принадлежали к порядку Protococcales: *Ankistrodesmus sp.*, *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda*, *S. obliquus*. Использовали пять сред, отличавшихся содержанием фосфора: 1, 2, 3, 4 и 5 мг/л соответственно. Азота всюду добавляли 30 мг/л. Опыт продолжался 30 суток.

Опыт № 4 состоял в изучении роста пяти видов протококковых водорослей: *Ankistrodesmus sp.*, *A. falcatus*, *Chlorella vulgaris*, *Coelastrum sp.*, *Scenedesmus quadricauda* на двух средах:

среда 1: N — 11 мг/л, P — 3,5 мг/л;

среда 2: N — 60 мг/л, P — 3 мг/л.

Особенность этого опыта состояла в том, что в поликультуре практически полностью отсутствовал рост *Coelastrum sp.* Численность этого вида в конце опыта, который продолжался 37 суток, не превысила начальную. В изолированном состоянии культура *C. sp.* на тех же средах выросла примерно в 10 раз.

Решено было исключить численность *C. sp.* из анализа, тем более что в конце опыта она не превышала сотых долей процента от суммы численностей.

Два вида протококковых составили простейшую поликультуру в опыте № 5. *Scenedesmus obliquus* и *S. quadricauda* выращивали на трех средах с одинаковым исходным содержанием фосфора 4,5 мг/л. Кон-

центрации азота составили 11,5, 37 и 110 мг/л. Текущие пробы отбирали в течение 82 суток. В результате в конце опыта наблюдали очень высокую плотность клеток, которая вызывала светолимитирование.

В опыте № 6 поликультура состояла только из представителей порядка Protococcales: *Ankistrodesmus sp.*, *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda*. Испытывали два варианта сочетания добавок азота и фосфора. Концентрации фосфора в обоих вариантах равнялись 4,5 мг/л, азота — 30 и 60 мг/л соответственно.

Четыре ранее изучавшихся вида протококковых были исследованы в опыте № 7. Это *Ankistrodesmus falcatus*, *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus obliquus* и *S. quadricauda*. Культивирование проходило на трех средах с разным содержанием фосфора (среда 1 — 0,5 мг/л; среда 2 — 1 мг/л; среда 3 — 1,5 мг/л) и одинаковым содержанием азота — 30 мг/л. Было создано несколько альгоценозов. Поликультура из всех четырех видов росла на всех средах. Помимо этого, поликультуры из трех видов (четыре возможных сочетания) культивировали на средах с содержанием фосфора 1 мг/л. На 14-е сутки опыта, когда в среде оставалось около 20 мг/л азота, во все колбы было добавлено по 40 мг/л этого элемента, так что в конце опыта, на 30-е сутки, концентрация нитратов нигде не была нулевой.

Поликультуру из трех видов протококковых *Ankistrodesmus acicularis*, *Chlorella ellipsoidea*, *Scenedesmus quadricauda* испытывали в опыте № 8 на концентрации фосфора 3 мг/л; концентрации азота имели три уровня: 6, 12 и 19 мг/л. Кроме трехвидовой, изучали также три двухвидовые поликультуры на всех трех средах. Длительность опыта составила 28 суток.

В опыте № 9 сравнивали рост в поликультуре двух видов из порядка протококковых *Ankistrodesmus falcatus* и *Scenedesmus quadricauda* на средах, значительно различающихся соотношением исходных концентраций биогенных элементов:

среда 1: N — 14 мг/л, P — 3,1 мг/л, N/P = 4,5;

среда 2: N — 34 мг/л, P — 0,6 мг/л, N/P = 57;

среда 3: N — 34 мг/л, P — 0,1 мг/л, N/P = 340;

среда 4: N — 4 мг/л, P — 3,1 мг/л, N/P = 1,3.

Опыт продолжался 56 суток, и в конце его было обнаружено лимитирование светом.

В опыте № 10 в состав сообщества были включены *Ankistrodesmus falcatus* и *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyta, Protococcales) и *Anabaena variabilis* (Cyanophyta). Как и в предыдущем эксперименте, были выбраны четыре среды с разным соотношением азота и фосфора:

среда 1: N — 0,05 мг/л, P — 0,01 мг/л, N/P = 5;

среда 2: N — 0,25 мг/л, P — 0,01 мг/л, N/P = 25;

среда 3: N — 0,75 мг/л, P — 0,01 мг/л, N/P = 75;

среда 4: N — 2 мг/л, P — 0,01 мг/л, N/P = 200.

Низкие абсолютные концентрации элементов обусловили быстрое наступление стационарной фазы (на 24-е сутки). Трехвидовая поликультура росла на всех четырех средах, а три поликультуры с попарным сочетанием видов — на двух средах ($N = 0,05$ и $0,75$ мг/л). Малые внешние концентрации привели к тому, что количество ресурсов в среде оказалось меньше внутриклеточных запасов азота и фосфора. За счет этих приростов и осуществлялась основная часть наблюдаемого прироста численности всех видов.

Полная сводка результатов лабораторных опытов приведена в приложении 4.2.

С помощью данных, полученных в результате культивирования монокультур, рассчитывали начальные и минимальные клеточные квоты (по известным значениям начальных и конечных численностей и концентраций биогенных элементов), которые затем использовали для оценки параметров модели. Значения конечных численностей различных видов водорослей в поликультуре были использованы в процессе калибровки и верификации модели.

В том случае, когда в одном опыте использовали несколько сред с различным содержанием биогенных элементов, в последующем описании опыту на каждой среде присвоен свой индекс, поставленный через точку после номера опыта (например, опыт 9.1 и 9.2).

Качественная проверка адекватности модели с помощью рангового критерия для однофакторного лимитирования. При проверке адекватности вариационной модели были использованы материалы опытов 1, 2, 3, 4, 6 и 7. Для случая однофакторного лимитирования ($m = 1$) экстремальная модель сводится к степенному многочлену:

$$\sum_{i=1}^w x^{q_i} = 1. \quad (11.1)$$

Наиболее очевидным способом проверки модели была бы подстановка эмпирических значений клеточных квот с последующим решением уравнения (11.1) и сравнением вычисленных численностей сообщества с эмпирическими. Однако экспериментальные значения квот оцениваются косвенным методом и включают в себя ошибки измерения численностей и концентраций биогенов, в результате чего ошибка экспериментальной оценки клеточных квот может оказаться порядка 100 %. Тем не менее существуют другие возможности проверки адекватности модели по результатам описанных выше экспериментов, например, сравнение ранговых структур сообществ из поликультур различных серий [Замолодчиков и соавт., 1993].

Под рангом вида мы понимаем порядковый номер вида в сообществе, ранжированном по численности. Из уравнения (11.1) следует, что ранг вида определен рангом его клеточной квоты. В таком случае ранговые структу-

ры сообществ из поликультур различных серий определены единой общей ранговой структурой квот, и возможность нахождения единой ранговой структуры квот будет свидетельствовать на качественном уровне об адекватности модели.

Таблица 11.15. Минимальные клеточные квоты по фосфору для ряда видов микроводорослей по результатам экспериментов в монокультурах (10^{-9} мг/кл)

Вид	Опыт						
	1	2	4.1	4.2	6.1	6.2	6.3
<i>Ankistrodesmus braunii</i>	0,49						
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	0,38	0,65	0,53	0,20	7,9	0,93	0,99
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0,34						
<i>Scottiella nivalis</i>	2,9	2,4					
<i>Chromochloris cinnoborina</i>	3,2						
<i>Chlamydomonas humicola</i>	1,03						
<i>Chlorella vulgaris</i>	0,42	0,34	0,26	0,28	2,96	3,6	2,2
<i>Stichococcus mirabilis</i>	0,97	0,22					
<i>Scenedesmus bijugatus</i>	1,14						
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,48	0,26	1,22	0,71	11,7	2,2	0,32
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>		0,34	0,13	0,16			
<i>Anacystis nidulans</i>		0,014					
<i>Pleurochloris magna</i>		2,4					

При проверке адекватности модели с помощью рангового критерия были использованы эмпирические материалы серий опытов № 1, 2 и 4 (клеточные квоты по азоту и фосфору, определенные в монокультурах данных серий, представлены в табл. 11.15 и 11.16). Сначала следует убедиться, что лимитирование в данной серии действительно происходит по одному фактору (т. к. в среде может иметь место лимитирование как по одному фактору, так и по обоим) и опытные результаты, в принципе, могут соответствовать модели (11.1).

Согласно модели в среде происходит лимитирование по одному фактору, если выполняется одно из условий (см. раздел 11.2):

$$L^1/L^2 < \min_i \{q_i^1/q_i^2\} \text{ или } L^1/L^2 > \max_i \{q_i^1/q_i^2\}. \quad (11.2)$$

В этом случае лимитируют факторы L^1 или L^2 соответственно. Если условия (11.2) не выполняются, то лимитируют оба фактора.

Таблица 11.16. Минимальные клеточные квоты по азоту для ряда видов микроводорослей по результатам экспериментов в монокультурах (10^{-9} мг/кл)

Вид	Опыт				
	4.1	4.2	6.1	6.2	6.3
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	1,56	3,02	12	6,5	13,18
<i>Chlorella vulgaris</i>	0,79	2,87	12	11	33
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	4,6	13,5	5,3	15	4,1
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0,37	0,93			

Наибольшая сложность при проверке условия (11.2) состоит в том, что нам необходимо знать минимальные клеточные квоты. А они, как отмечалось выше, определяются из экспериментов в монокультурах со значительными ошибками. Для снижения влияния этих ошибок были составлены общие таблицы минимальных квот, определенных в монокультурах (табл. 11.15 и 11.16, см. также сводку квот в разделе 11.1), и для каждого вида водорослей выделены минимальные величины из набора минимальных квот. Именно с данными минимальными величинами производилась в дальнейшем проверка условия (11.2).

Обратимся к результатам экспериментов. В опытах № 1 и 2 к моменту полного потребления фосфора азот оставался в среде, поэтому можно сделать вывод, что в данных сериях имело место лимитирование по фосфору. Опыт № 4 проводился на двух средах. Проверим для них условие (11.2), причем в качестве минимальных квот для видов водорослей из опыта № 4 возьмем абсолютные минимумы квот по данному виду из табл. 11.15 и 11.16. Результаты расчетов (табл. 11.17) показывают, что в опыте №4 на среде 1 наблюдалось двухфакторное лимитирование, а на среде 2 — однофакторное лимитирование по фосфору. В опыте № 6 эксперимент проводился на трех средах. В среде 1 азота не было, поэтому можно считать, что лимитировал рост именно азот. Проверка (11.2) для второй и третьей сред показала, что на них имело место лимитирование по обоим факторам. Таким образом, эмпирической основой для построения модели выбраны результаты опытов 1, 2.1, 2.2, 2.3 и 4.2.

Таблица 11.17. Определение характера лимитирования в опыте № 4. q^P и q^N — клеточные квоты соответственно по фосфору и азоту (10^{-9} мг/кл), L^P и L^N — содержание азота и фосфора в среде (мг/л)

Вид	q^P	q^N	q^P/q^N
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,26	4,1	0,063
<i>Chlorella vulgaris</i>	0,28	0,79	0,329
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	0,20	1,56	0,128
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0,13	0,37	0,351
$\min(q^P/q^N) = 0,063$		$\max(q^P/q^N) = 0,351$	
Среда	L^P	L^N	L^P/L^N
1	3,25	10,7	0,304
2	2,75	50	0,055

Процедура нахождения ранговой структуры квот состояла в переборе ее различных вариантов, сравнении по критерию Спирмена предсказываемых ранговых структур сообществ с экспериментальными (для всех имеющихся поликультур) и в выборе варианта, дающего максимальное соответствие. В результате был получен вариант ранговой структуры квот (табл. 11.18), который позволил с приемлемой точностью предсказать ран-

говую структуру сообществ всех поликультур: ранговый коэффициент корреляции Спирмена структур экспериментальных и предсказанных сообществ составляет от 0,915 до 1.

Таблица 11.18. Результаты предсказания с помощью общего набора квот относительной численности видов в сообществах (r_e — ранг вида в экспериментальном сообществе, r_m — ранг вида в сообществе по модели, r_q — ранг квоты, S — ранговый коэффициент корреляции по Спирмену)

	r_q	Номер опыта										
		1		2.1		2.2		2.3		4.2		
		r_e	r_m	r_e	r_m	r_e	r_m	r_e	r_m	r_e	r_m	
<i>Ankistrodesmus braunii</i>	4	3	3									
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	9	4	6	7	7	7	7	7	7	4	4	
<i>Scenedesmus obliquus</i>	2	1	1									
<i>Scotiella nivalis</i>	8	5	5	5	6	6	6	6	6			
<i>Chromochloris cinnoborina</i>	12	9	9									
<i>Chlamydomonas humicola</i>	13	10	10									
<i>Chlorella vulgaris</i>	5	7	4	3	3	4	3	3	3	3	3	
<i>Stichococcus mirabilis</i>	11	8	8	8	8	8	8	8	8			
<i>Scenedesmus bijugatus</i>	10	6	7									
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	6			6	4	3	4	4	4	2	2	
<i>Anacystis nidulans</i>	1			1	1	1	1	1	1			
<i>Pleurochloris magna</i>	7			4	5	5	5	5	5			
S		0,915		0,929		0,976		1,000		1,000		

Остановимся несколько подробнее на смысле полученных результатов. Как уже отмечалось выше, невозможность использования экспериментальных значений квот вызвана в первую очередь тем, что эти величины оцениваются в экспериментах со значительными погрешностями. Именно поэтому значения клеточных квот для одного вида, но полученные на монокультурах различных серий (табл. 11.15 и 11.16), могут существенно различаться. Однако оказывается возможным в пределах опытных погрешностей найти такую единую ранговую структуру квот, на основе которой возможно адекватно описать ранговую структуру поликультур всех выбранных серий. Это может свидетельствовать, с одной стороны, о действительном постоянстве истинных значений минимальных клеточных квот, и, с другой стороны, об адекватности исходной формулы структуры сообщества (9.1.2).

Количественная проверка адекватности при помощи калибровки параметров модели. Численная реализация математической модели включает в себя нахождение количественных значений параметров модели — ее калибровку, называемую также идентификацией или параметризацией. Для этого выбираются данные экспериментов или натуральных наблюдений, характеризующие некие типичные ситуации, и по этим данным тестируются

различные наборы параметров. Те из них, которые дают наиболее удачное согласие между модельными значениями выходных переменных и их экспериментальными значениями, используются в дальнейшем как основные наборы параметров модели.

В общем случае необходимость калибровки математических моделей экологических процессов объясняется несколькими причинами.

1. Данные, получаемые в результате экспериментальных исследований или натуральных наблюдений, включают различные ошибки измерений. Модель, основанная на них, может давать результаты, отличные от реальных, именно за счет ошибок в определении исходных данных.

2. Для многих экологических параметров не известны их точные значения, а задаются лишь интервалы значений, поэтому имеет место неопределенность при выборе конкретного значения параметра модели.

3. Экологические модели являются упрощением реальности. Абсолютно все структурные связи исходной системы не могут быть включены в модель прямым образом. Если модель создана с достаточной тщательностью, то она описывает наиболее важные процессы и компоненты, но неучтенные детали все равно будут оказывать влияние на конечный результат. Возмущения такого рода могут быть косвенно учтены с помощью калибровки. Откалиброванные параметры могут иметь значения, несколько отличные от реальных, причем данное различие может быть обусловлено именно влиянием процессов, не включенных в модель.

Очевидно, что даже при самой тщательной калибровке результаты моделирования не могут абсолютно соответствовать реальным эмпирическим данным. Поэтому при работе с конкретной моделью выбирают определенный критерий калибровки, т. е. критерий, по которому определяют допустимость различий между модельными и эмпирическими данными. Если критерий калибровки выполнен, то имеющийся набор параметров модели оставляют в качестве каркасного набора. Следует также отметить, что у одной модели может быть несколько наборов параметров, удовлетворяющих критерию калибровки.

Проверка качества модели обязательно должна включать в себя испытание откалиброванной модели на независимых, не использованных при калибровке данных. Этот процесс испытания модели обозначен в литературе терминами «верификация» и «валидация». Критерии верификации часто совпадают с критериями калибровки.

В случае неудачной верификации, т. е. если модель с имеющимися наборами параметров плохо описывает эмпирические данные, не использованные в калибровке, зачастую приходится повторять поиск удачных наборов параметров при пересмотренных условиях калибровки (например, при изменении границ поиска параметров). Таким образом, разработка модели может быть итеративным процессом: процедуры калибровки и верификации приходится производить неоднократно.

В нашем случае основную сложность для проверки адекватности модели представляют ошибки в экспериментальной оценке значений минимальных клеточных квот. Однако существует возможность уточнения значений квот с помощью конечных численностей видов в поликультуре. Таким образом, задача калибровки состоит в нахождении такого набора клеточных квот, чтобы разность между реальными относительными численностями видов φ_i и предсказанными моделью относительными численностями φ_i^* была как можно меньше.

Рассмотрим алгоритм калибровки для случая двухфакторного лимитирования, когда состояние сообщества описано системой

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w x^{q_i^1} y^{q_i^2} = 1, \\ \sum_{i=1}^w \left(q_i^1 - \frac{L^1}{L^2} q_i^2 \right) x^{q_i^1} y^{q_i^2} = 0. \end{cases} \quad (11.3)$$

Необходимо добиться примерного равенства:

$$\varphi_i \sim \varphi_i^* = x^{q_i^1} y^{q_i^2}.$$

Если взять в качестве начального приближения экспериментальные значения клеточных квот и решить с ними систему (11.3), то можно оценить численные значения x и y . Предположим, что q_i^2 — верная квота. Тогда можно вычислить новое, более верное значение первой квоты:

$$q_i^{1*} = \frac{\log \varphi_i - \log y^{q_i^2}}{\log x}.$$

Теперь решим систему (11.3) с новой квотой q_i^{1*} . Предположим, что она верна, и повторим процесс для q_i^2 :

$$q_i^{2*} = \frac{\log \varphi_i - \log x^{q_i^{1*}}}{\log y}.$$

Для i -того вида мы несколько приблизились к верному значению квот.

Выполняем те же операции для всех остальных видов и повторяем процесс до тех пор, пока не будет выполнено условие

$$\sum_i \frac{|\varphi_i - \varphi_i^*|}{\varphi_i} < \varepsilon. \quad (11.4)$$

Описанную выше процедуру выполняем для всех имеющихся сред в экспериментальной серии. Для каждой среды мы получаем некоторый набор квот, решение же системы (11.3) с этими квотами получаем для всех

имеющихся сред. После получения наборов квот по всем средам мы можем выбрать набор квот, наиболее адекватно описывающий динамику сообществ на всех средах, и считать калибровку законченной.

Легко заметить, что данный алгоритм совмещает процедуры калибровки и верификации, т. к. квоты подбирают только для одной среды, а проверяют по всему набору сред. Поэтому квоты, подобранные данным способом, можно считать верными, а модель (в случае удачного подбора квот) — адекватной.

Для однофакторного лимитирования алгоритм калибровки существенно упрощается, так как решать следует не систему (11.3), а уравнение (11.1). Вначале с помощью начальных приближений квот решаем уравнение и определяем значение x . Дальнейшая процедура состоит в изменении значений квот, решении уравнения (9.1.2) и проверке условия (11.4) способом, аналогичным для двухфакторного лимитирования.

В качестве эмпирической основы для калибровки модели (9.1.1) были использованы результаты опытов № 3 и № 7. В опыте № 3 сообщество из четырех видов (*Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus obliquus*, *Ankistrodesmus sp.*, *Chlorella vulgaris*) выращивали на пяти средах с разным количеством фосфора (в порядке увеличения номера среды — 1, 2, 3, 4, 5 мг/л) и одинаковым количеством азота (30 мг/л). Для всех пяти сред данной серии соотношения и абсолютные значения численностей видов в поликультуре были близки. Данный факт позволяет сделать вывод, что изменение концентрации фосфора в среде не влияло на развитие сообщества, а единственным лимитирующим фактором был азот. Следовательно, по материалам опыта № 3 можно откалибровать значения квот по азоту, используя алгоритм для однофакторного лимитирования.

Результаты калибровки опыта № 3 приведены в табл. 11.19. Для данного и остальных опытов в таблицах приводятся откалиброванные значения квот, экспериментальные и предсказанные значения абсолютных численностей и погрешность предсказания абсолютных численностей Δ , вычисляемая по формуле

$$\Delta = \frac{|n - n^*|}{n}.$$

При калибровке опыта № 3 погрешность предсказания абсолютных численностей изменяется для разных видов от 3 до 49 % и, как правило, укладывается в ошибку экспериментального определения численности.

В опыте № 7 сообщество из четырех видов (*Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus obliquus*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Chlorella vulgaris*) выращивали на трех средах, с содержанием азота во всех средах 30 мг/л, а фосфора (в порядке увеличения номера среды) — 0,5, 1 и 1,5 мг/л. Характер изменения абсолютных численностей у видов водорослей в поликультуре по разным средам различен. У одних видов (*Chlorella vulgaris*) изменения численно-

Таблица 11.19. Результаты калибровки клеточных квот по азоту для опыта № 3. q^{N*} — откалиброванные квоты по азоту, n — абсолютные численности видов из эксперимента, n^* — предсказанные абсолютные численности, Δ — погрешность предсказания, определенная в тексте. Размерность квот — 10^{-9} мг/кл, численностей — 10^9 кл/мл

Среда		Вид			
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Scenedesmus obliquus</i>	<i>Ankistrodesmus sp.</i>	<i>Chlorella vulgaris</i>
	q^{N*}	0,79	0,30	1,54	0,96
3,1	n	10,10	27,00	3,60	9,50
	n^*	9,01	23,46	3,09	6,51
	Δ	0,11	0,13	0,14	0,31
3,2	n	9,38	26,39	4,20	16,39
	n^*	10,48	27,29	3,58	7,57
	Δ	0,12	0,03	0,15	0,54
3,3	n	10,80	21,50	3,80	5,90
	n^*	10,48	27,29	3,58	7,57
	Δ	0,03	0,27	0,06	0,28
3,4	n	11,60	31,60	4,20	5,10
	n^*	10,48	27,29	3,58	7,57
	Δ	0,10	0,14	0,15	0,49
3,5	n	9,40	28,40	3,27	5,90
	n^*	10,48	27,29	3,58	7,57
	Δ	0,11	0,04	0,10	0,28

Таблица 11.20. Результаты калибровки клеточных квот для опыта №7. q^{P*} — откалиброванные квоты по фосфору, q^{N*} — откалиброванные квоты по азоту, n — абсолютные численности видов из эксперимента, n^* — предсказанные абсолютные численности, Δ — погрешность предсказания, определенная в тексте. Размерность квот — 10^{-9} мг/кл, численностей — 10^9 кл/мл

Среда		Вид			
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Scenedesmus obliquus</i>	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	<i>Chlorella vulgaris</i>
	q^P	0,013	0,011	1,003	1,001
	q^{P*}	0,052	0,018	0,001	0,027
	q^{N*}	0,729	0,264	1,244	1,015
7,1	n	9,40	35,30	13,95	15,61
	n^*	1,98	14,47	18,84	5,86
	Δ	0,78	0,58	0,39	0,61
7,2	n	11,70	46,70	24,04	16,01
	n^*	6,26	25,84	14,15	9,00
	Δ	0,47	0,46	0,42	0,44
7,3	n	13,10	63,49	13,95	16,41
	n^*	12,42	36,22	7,72	9,28
	Δ	0,06	0,44	0,45	0,44

сти по средам практически отсутствуют (лимитирование по азоту), у других (*Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus obliquus*) численность увеличивается с номером среды (лимитирование по фосфору), таким образом, можно предположить, что сообщество в целом лимитировано обоими факторами. Результаты калибровки опыта № 7 приведены в табл. 11.20. Относительная погрешность предсказания абсолютных численностей составляет по разным видам от 6 до 78 %.

С помощью полученных значений минимальных клеточных квот по азоту и фосфору можно по условию (11.5) проверить правильность заключений о характере лимитирования в опыте № 7, сделанных на основе анализа динамики численностей видов на различных средах. Результаты проверки (табл. 11.21) свидетельствуют о том, что на всех средах в опыте № 7 действительно имело место двухфакторное лимитирование.

В результате калибровки параметров теоретико-категорной модели были получены наборы клеточных квот по азоту и фосфору, которые приемлемо описывают динамику сообщества на всех средах в пределах одного опыта. Это свидетельствует об адекватности в пределах одного опыта модели динамики фитопланктонного сообщества на количественном уровне.

Таблица 11.21. Определение характера лимитирования в опыте № 7. q^P и q^N — клеточные квоты соответственно по фосфору и азоту (10^{-9} мг/кл), L^P и L^N — содержание азота и фосфора в среде (мг/л)

Вид	q^P	q^N	q^P/q^N
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,052	0,729	0,071
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0,018	0,264	0,068
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0,001	1,244	0,001
<i>Chlorella vulgaris</i>	0,027	1,015	0,026
$\min(q^P/q^N) = 0,001$		$\max(q^P/q^N) = 0,071$	
Среда	L^P	L^N	L^P/L^N
1	0,54	36,8	0,014
2	1,04	36,8	0,028
3	1,54	36,8	0,041

Более общие выводы о количественной адекватности модели можно сделать на основе сопоставления значений минимальных клеточных квот, откалиброванных по различным опытам. Такое сравнение можно провести для квот по азоту из опытов № 3 и 7 (для трех общих видов). При этом следует учесть, что значения численностей клеток, задаваемые формулой структуры сообщества (9.1.2), инвариантны к преобразованию подобия квот q_i^k [Левич и соавт., 1994]. Другими словами, если для всех факторов

квоты всех видов изменятся в одинаковое число раз, то относительные численности видов, по формуле структуры сообщества равные:

$$p_i = \exp \left\{ - \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \right\},$$

останутся прежними (поскольку вместе с параметрами системы алгебраических уравнений — квотами q_i^k — соответствующим образом изменятся и решения системы — видовые обилия p_i) (см. раздел 9.4). Поэтому процедура калибровки квот по экспериментальным численностям определяет лишь отношения квот друг к другу, но не их абсолютные значения.

Данное замечание не влияет на результаты проверки характера лимитирования, т. к. анализу подвергается именно отношение квот. Однако для проведения сравнения значений квот между опытами разумнее оперировать отношениями квот к некоторой эталонной квоте (ею была выбрана квота *Scenedesmus quadricauda*). Таким образом, соотношение калиброванных значений минимальных квот по азоту у видов *Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus obliquus*, *Chlorella vulgaris* составляет соответственно в опыте № 3 1:0,38:1,21, а в опыте № 7 — 1:0,36:1,39, что свидетельствует о возможности описания с помощью схожих наборов параметров независимых наборов исходных данных.

Существует также возможность сравнения рангов квот, найденных в опытах №№ 1, 2 и 4 (табл. 11.18), с рангами калиброванных квот по фосфору из опыта № 7 (табл. 11.20). Приемлемое соответствие рангов при таком сравнении отсутствует: ранги квот в табл. 11.18 у *Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus obliquus*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Chlorella vulgaris* составляют соответственно 4, 2, 1, 3, а в табл. 11.20 — 2, 1, 4, 3. Следует отметить, однако, что основной вклад в различие ранговых структур вносит *Ankistrodesmus falcatus*. Данный вид на среде 2 опыта № 7 имел значительное превышение численности, не интерпретируемое в рамках принятой модели, которое могло существенно повлиять на точность калибровки клеточных квот.

Таким образом, в результате проведенных исследований [Левич и соавт., 1986в; Замолодчиков и соавт., 1993] можно сделать вывод о преобладающей возможности нахождения набора минимальных клеточных квот, общего для всех опытов, и следовательно, об адекватности предсказания вариационной моделью (9.1.1) численностей лабораторных фитопланктонных сообществ (см. также [Левич и соавт., 1996б]).

11.3.2. Сообщества диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa*

В рамках вариационной модели потребления и роста данные о потребностях организмов позволяют определять в зависимости от начального

состава среды те ресурсы, которые будут ограничивать рост культуры. Знание лимитирующего фактора, в свою очередь, дает возможность рассчитать состав сообщества (доли каждой из образующих его групп клеток) на стационарной стадии развития (см. разделы 9.3 и 11.3).

На основании полученных значений потребностей диссоциантов *P. aeruginosa* (раздел 11.1.6) и границ областей лимитирования (раздел 11.2) рассчитывали состав смешанных культур бактерий на стационарной фазе роста. Адекватность модельных предсказаний проверяли, сравнивая их с результатами экспериментов [Фурсова и соавт., 2005].

Экспериментальные данные представляли результаты выращивания четырех типов смешанных культур диссоциантов *P. aeruginosa* на 14 средах (начальные условия культивирования приведены в табл. 11.22). В процессе роста измеряли оптическую плотность (в начале опыта, через 18–22 часа, затем каждые 4–8 часов до наступления стационарной стадии). В предполагаемый момент остановки роста делали рассев для определения состава культуры. Однако не во всех экспериментах удалось выполнить условие достижения стационарной стадии, поэтому часть опытных данных исключили из дальнейшего рассмотрения. Кроме того, в некоторых экспериментах со смесью двух диссоциантов к концу опыта происходило ее замещение поликультурой из трех диссоциантов, вызванное появлением третьего в результате диссоциации и последующей конкуренцией за ресурсы. Этот факт послужил причиной рассматривать указанные опыты как эксперименты со смесью трех диссоциантов.

Таблица 11.22. Состав сред (в расчете на углерод, азот и фосфор, мг/мл) и соотношение диссоциантов (в процентах) в культуре в начале опыта

Среда	Углерод	Азот	Фосфор	<i>R:S</i>	<i>R:M</i>	<i>S:M</i>	<i>R:S:M</i>
1	0,4	0,035	0,01	52:48	61:39	63:37	37:42:21
2	1,62	0,14	0,04	52:48	58:42	51:49	23:53:24
3	0,4	0,015	0,01	47:53	59:41	71:29	35:42:23
4	1,6	0,06	0,04	47:53	49:51	54:46	27:34:39
5	0,12	0,035	0,01	52:48	61:39	63:37	37:42:21
6	0,48	0,14	0,04	52:48	58:42	51:49	23:53:24
7	0,12	0,015	0,01	47:53	59:41	71:29	35:42:23
8	0,48	0,06	0,04	47:53	49:51	54:46	27:34:39
9	0,78	0,1	0,01	43:57	49:51	54:46	29:45:26
10	3,24	0,4	0,04	43:57	60:40	55:45	32:42:26
11	1,6	0,2	0,01	42:58	59:41	57:43	43:34:23
12	6	0,8	0,04	43:57	60:40	55:45	32:42:26
13	1,2	0,035	0,01	43:57	49:51	54:46	29:45:26
14	4,8	0,14	0,04	42:58	59:41	57:43	43:34:23

Для теоретических расчетов стационарного состава сообщества сначала для каждой опытной среды были определены ресурсы, ограничивающие рост сообщества (этот этап подробно описан в разделе 11.2). Оказа-

лось, что все векторы ресурсов, определяемые начальным составом среды, принадлежат стратам с однофакторным лимитированием (полученные результаты хорошо согласуются с экспериментальными данными (см. раздел 11.2)). В области лимитирования одним ресурсом L^k , $k = C, N$ или P относительные численности диссоциантов, обозначаемые r, s, m соответственно, на стационарной стадии роста задаются выражениями $r = x_0^{q_R^k}$, $s = x_0^{q_S^k}$, $m = x_0^{q_M^k}$, где x_0 — корень уравнения $x_0^{q_R^k} + x_0^{q_S^k} + x_0^{q_M^k} = 1$. Аналогично, для культуры, состоящий из двух групп организмов, доли задаются выражениями $u = x_0^{q_u^k}$, $v = x_0^{q_v^k}$, причем $x_0^{q_u^k} + x_0^{q_v^k} = 1$, символы u, v обозначают возможные пары диссоциантов (подробное описание алгоритмов расчетов приведено в главе 10).

Для модельного определения оптической плотности культуры сначала находили полную численность сообщества по формуле

$$n = \frac{L^j}{\sum_{i=1}^w q_i^j p_i}, \quad j \in J,$$

где L^j — начальное содержание в среде одного из полностью потребляемых сообществом ресурсов, $p_i, i = 1, \dots, w$ — относительные численности диссоциантов в смешанной культуре. Затем количество клеток каждого диссоцианта (соответствующее доле от общего числа клеток) переводили в оптическую плотность. Для этого использовали коэффициент, полученный при люминесцентном микрофотоировании. Общую оптическую плотность культуры получали как сумму оптических плотностей диссоциантов, образующих исследуемое сообщество.

Относительную ошибку ϵ определения оптической плотности рассчитывали по формуле $\epsilon = \frac{|\text{экс.} - \text{расч.}|}{\text{экс.}} \cdot 100\%$, где экс. — экспериментальное значение, расч. — предсказание модели.

Полученные по модельным расчетам относительные численности диссоциантов сравнивали с данными экспериментов. Результаты представлены в табл. 11.23 (номера сред соответствуют номерам табл. 11.22). Здесь необходимо сделать существенное замечание о сопоставлении теоретических и опытных данных. Из эксперимента по результатам рассева известны доли единиц, образующих колонии (КОЕ) диссоциантов, в то время как модель позволяет рассчитывать относительные численности клеток. В рамках данной работы принята следующая гипотеза: на стационарной стадии роста клетки бактерий находятся в одинаковом физиологическом состоянии и доля проросших клеток (КОЕ) среди всех клеток данного диссоцианта одинакова для всех диссоциантов.

Таблица 11.23. Состав смешанных культур на стационарной стадии роста

Номер среды из табл. 11.22	Культура	Состав по результатам эксперимента (в процентах)	Состав по модельным расчетам (в процентах)
2	<i>RS</i>	67:33	69:31
	<i>SM</i>	66:34	54:46
3	<i>RS</i>	62:38	65:35
	<i>RM</i>	71:29	74:26
	<i>SM</i>	50:50	60:40
	<i>RSM</i>	43:41:16	60:29:11
5	<i>RS</i>	70:30	69:31
	<i>SM</i>	50:50	54:46
	<i>RSM</i>	67:11:22	62:23:15
	<i>RSM</i>	58:18:24	62:23:15
6	<i>RM</i>	60:40	73:27
	<i>SM</i>	42:58	54:46
7	<i>RS</i>	61:39	69:31
	<i>RM</i>	62:38	73:27
	<i>SM</i>	50:50	54:46
	<i>RSM</i>	62:32:6	62:23:15
8	<i>RM</i>	78:22	73:27
	<i>SM</i>	43:57	54:46
	<i>RSM</i>	68:17:15	62:23:15
9	<i>RS</i>	79:21	69:31
	<i>RM</i>	87:13	73:27
	<i>SM</i>	52:48	54:46
	<i>RSM</i>	75:12:13	62:23:15
10	<i>RSM</i>	68:19:13	62:23:15
11	<i>RS</i>	60:40	72:28
	<i>RM</i>	86:14	78:22
	<i>SM</i>	65:35	57:43
	<i>RSM</i>	60:27:13	68:22:10
12	<i>RS</i>	62:38	72:28
	<i>RM</i>	84:16	78:22
	<i>SM</i>	72:28	57:43
	<i>RSM</i>	63:22:15	68:22:10
13	<i>RS</i>	70:30	65:35
	<i>RM</i>	80:20	74:26
	<i>RSM</i>	45:31:24	60:29:11
14	<i>RM</i>	75:25	74:26

Таким образом, из 36 наборов данных в 29-ти предсказанный моделью состав поликультур отличается от экспериментального не более чем на 12 %. Наибольшее отклонение расчетных значений от опытных составляет 17 %. Согласно проведенному анализу чувствительности модели к вариациям параметров (см. раздел 12.11), полученные различия могут быть

объяснены ошибками в значениях потребностей, применявшихся в расчетах (табл. 11.7).

В указанных 36-х опытах произвели модельный расчет общей оптической плотности культуры на стационарной стадии роста. В табл. 11.24 приведены экспериментальные данные об оптической плотности; расчетные значения; уровень кислотности среды в тот момент времени, когда была зафиксирована максимальная оптическая плотность; относительная ошибка; а также указан лимитирующий ресурс (начальное содержание в среде именно этого ресурса используется при расчете полной численности). Номера сред соответствуют номерам из табл. 11.22. За пределы допустимых значений ошибок, связанных с неточностью определения уровня вещества в среде и данных о потребностях, выходят данные на средах № 6 (культура *SM*), 10, 12 и 14. Эти несоответствия могут быть объяснены следующими образом. В среде № 6 содержалось, например, в четыре раза больше углерода, чем в среде № 5, поэтому при полном исчерпании этого ресурса на обеих средах достигаемые оптические плотности должны различаться также в четыре раза. Однако на среде № 6 измеренный уровень плотности оказался ниже, что позволяет сделать вывод о том, что стационарная стадия в опыте не была зафиксирована. Аналогично, на среде № 10 при полном исчерпании ресурса уровень оптической плотности должен быть выше (исходя из данных для среды № 9, где содержание углерода в четыре раза ниже, плотность должна достигнуть значения 272 единицы вместо экспериментальных 182). На среде № 14 остановка роста, возможно, была связана не с исчерпанием питательного вещества, а с закислением среды (уровень pH равен 3,4), поэтому культура не достигла возможного уровня оптической плотности при данном содержании азота в среде (142 единицы вместо 240 единиц, которые могли быть достигнуты исходя из данных для среды № 13, где содержание азота в четыре раза ниже). На среде № 12 культура также не достигла своего максимально возможного уровня оптической плотности (215–225 единиц вместо 388–440, по данным для среды № 11, где содержание фосфора в четыре раза ниже). Т. е. остановка роста произошла по причинам, не связанным с исчерпанием питательных веществ из среды, что подтверждается отсутствием возобновления роста после внесения ресурсов в среду (см. раздел 11.2). Величины относительных ошибок в определении оптической плотности культуры в остальных опытах, согласно проведенному анализу чувствительности (см. раздел 12.11), объясняются неточностью используемых в расчетах значений потребностей. Проведенный анализ показывает, что вариационная модель адекватно предсказывает оптическую плотность смешанных культур, а некоторые расхождения экспериментальных и расчетных данных связаны с вышеописанными причинами.

Таблица 11.24. Оптическая плотность смешанных культур на стационарной стадии роста (в единицах нефелометра, умноженных на 100). Серым фоном выделены относительные ошибки, превышающие 50 %

Номер среды из табл. 11.22	Лимитирующий ресурс	Культура	pH	Оптическая плотность в эксперименте	Расчетная оптическая плотность	Относительная ошибка (в процентах)
2	C	RS	6,9	112	128	14
		SM	7,8	142	158	11
3	N	RS	7,5	24	25,4	6
		RM	7,2	25	25	0
		SM	7,5	26	28,7	10
		RSM	7,4	25	26,6	6
5	C	RS	7,4	12	9,7	20
		SM	7,3	10	11,7	17
		RSM	7,2	14	10,7	24
		RSM	7,5	10	10,7	7
6	C	RM	7,3	37	46,4	25
		SM	7	29	45	55
7	C	RS	7,8	15	9,6	36
		RM	7,8	15	11,8	21
		SM	7,8	14	11,7	17
		RSM	8,1	16	10,6	34
8	C	RM	6,8	63	46,4	26
		SM	7,6–8,7	41	45	10
		RSM	7,5	47	43,1	8
9	C	RS	8,7	63	63,8	1
		RM	9	58	73	26
		SM	8,6	78	77,9	0,1
		RSM	8,8	68	71,7	5
10	C	RSM	7,9	182	287,2	58
11	P	RS	8,6	110	90	18
		RM	8,7	101	99,4	2
		SM	7,2	97	93	4
		RSM	8,7	97	92,1	5
12	P	RS	8,6	215	358,4	67
		RM	8,9	225	395	76
		SM	7,7	225	372,1	65
		RSM	8,4	225	366,1	63
13	N	RS	4,6	54	60	11
		RM	5,3	60	59	2
		RSM	4	74	62	16
14	N	RM	3,4	142	239,9	69

11.4. Управление структурой сообщества

В рамках вариационной модели доказано, что относительные обилия видов в сообществе зависят только от отношений лимитирующих рост клеток ресурсов среды и что относительное обилие некоторого вида принимает свое наибольшее значение при отношениях ресурсов в среде, равных отношениям потребностей в этих ресурсах у данного вида (см. раздел 9.4; [Левич и соавт., 1993; Alexeyev, Levich, 1997]). Управляющее влияние отношений лимитирующих рост ресурсов было исследовано также с помощью имитационной модели и проверено в опытах *in vitro* и *in situ*.

11.4.1. Имитационное моделирование

Культивирование водорослей в лабораторном альгоценозе возможно при постоянных температуре, освещенности, практическом отсутствии пространственной неоднородности, отсутствии консументов, редуцентов, а также при строгом контроле поступающих форм биогенных элементов. Благодаря этому обеспечена адекватность эмпирического материала и модели, учитывающей только немногие из факторов, влияющих на рост фитопланктона. Такая модель может быть тщательно откалибрована и верифицирована и, кроме того, позволяет достаточно детально изучить влияние этих немногих факторов, в частности, исследовать закономерности смены доминирующих видов в зависимости от различных соотношений биогенных элементов. Возможность охвата широкого диапазона соотношений помогает выявить наиболее перспективные с точки зрения управления соотношения без проведения многочисленных натуральных экспериментов. Возможность проведения необходимых экспериментов с лабораторным альгоценозом облегчает проверку предсказательной силы модели.

Разработанная имитационная модель была использована для исследования влияния различных концентраций азота и фосфора в среде на структуру лабораторного водорослевого сообщества [Левич и соавт., 1989; Левич, Личман, 1992]. Остановимся подробнее на рассмотрении имитационной модели.

Формулировка модели. Модель построена для лабораторного альгоценоза, функционирующего в условиях накопительного культивирования.

Конкретный вид уравнений определен возможностью содержательной интерпретации, степенью адекватности описания реальных данных, относительной простотой.

Процессы роста и поглощения описаны раздельно. Скорость роста биомассы, согласно существующим представлениям [Йоргенсен, 1985], гиперболически зависит от внутренних концентраций биогенных элементов (модель Друпа). Скорость поглощения каждого биогенного элемента из среды в рассматриваемых условиях предполагается равной скорости изме-

нения общего внутриклеточного запаса данного элемента и определена как его внутриклеточным, так и внешним уровнем.

Помимо динамики биомассы фитопланктона и внутриклеточного содержания биогенных элементов (азота и фосфора), смоделирована динамика концентрации азота и фосфора в среде. В соответствии с законом сохранения вещества скорость изменения концентрации биогенного элемента в среде по абсолютной величине равна скорости поглощения этого элемента фитопланктоном.

Таким образом, для каждого вида в модель включено три уравнения: динамики биомассы и динамики внутриклеточного содержания азота и фосфора, а для всего сообщества — уравнения динамики концентраций азота и фосфора в среде:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dB_i}{dt} = VM_i FRAD_i \frac{QP_i - QMINP_i}{QP_i} \frac{QN_i - QMINN_i}{QN_i} B_i, \quad i = \overline{1, w}, \\ \frac{d(QP_i B_i)}{dt} = UPM_i \frac{QMAXP_i - QP_i}{QMAXP_i - QMINP_i} \frac{P}{KP_i + P} B_i, \quad i = \overline{1, w}, \\ \frac{d(QN_i B_i)}{dt} = UNM_i \frac{QMAXN_i - QN_i}{QMAXN_i - QMINN_i} \frac{N}{KN_i + N} B_i, \quad i = \overline{1, w}, \\ \frac{dP_i}{dt} = - \sum_{i=1}^w \frac{d(P_i B_i)}{dt}, \\ \frac{dN}{dt} = - \sum_{i=1}^w \frac{d(QN_i B_i)}{dt}, \\ FRAD_i = \frac{1}{A} \ln \frac{I + RAD_i}{I \exp(-A) + RAD_i}, \\ A = (a + b \sum_{i=1}^w B_i) D. \end{array} \right. \quad (11.5)$$

Переменные состояния модели: B_i — концентрация биомассы i -того вида; QP_i — клеточная квота в единице биомассы по фосфору; QN_i — клеточная квота в единице биомассы по азоту; N и P — концентрации азота и фосфора в среде.

Параметры модели: VM_i — максимальная удельная скорость роста i -того вида; UPM_i и UNM_i — максимальные удельные скорости поглощения фосфора и азота i -тым видом; $QMINP_i$, $QMAXP_i$ и $QMINN_i$, $QMAXN_i$ — минимальная и максимальная клеточные квоты по фосфору и азоту соответственно; KP_i , KN_i — константы полунасыщения по фосфору и азоту для

i -того вида; RAD_i — константа радиации для i -того вида; I — уровень освещенности; a — коэффициент поглощения света водой; b — коэффициент поглощения света фитопланктоном; D — глубина; w — количество видов.

Помимо прямого учета моделью конкуренции за биогенные элементы и конкурентного взаимодействия путем затенения, можно предложить косвенный учет в модели других взаимодействий видов, например, посредством метаболитов, играющих, по-видимому, важную роль в сообществах фитопланктона [Алексеев, 1976; Фёдоров, Кафар-Заде, 1976; Страшкраба, Гнау, 1989]. Возможный путь учета несубстратных взаимодействий видов в данной модели — зависимость физиологических параметров видов от состава сообщества, на возможность существования которой указано в ряде публикаций [Страшкраба, Гнау, 1989; Knoechel, Kalf, 1978; Jørgensen, 1988a, б; Домбровский и соавт., 1990; Абросов, 1999].

При плохой изученности несубстратных взаимодействий видов, при отсутствии приемлемых способов их математического описания нахождение конкретных значений параметров для альгоценозов определенного состава путем калибровки может быть рассмотрено как способ учета этих взаимодействий в модели. В дальнейшем, по мере накопления более полной информации, безусловно, необходимо будет разрабатывать прямые способы описания несубстратных взаимодействий видов конкретными функциональными зависимостями.

Версия модели, при которой параметры вида могут меняться в зависимости от присутствия в сообществе тех или иных видов, с одной стороны, вероятно, увеличивает реалистичность модели, а с другой — затрудняет ее применение, уменьшая универсальность. Поэтому гипотеза о том, что значения параметров видов практически не зависят от состава сообщества, т. е. являются константами, представляется более удобной, но также нуждается в проверке.

Анализ чувствительности модели. Был проведен анализ чувствительности модели для четырех видов монокультур из опыта №7 (Левич, Личман, 1992): *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *S. obliquus* (Turp.) Kutz., *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs. и *Chlorella vulgaris* Beijer. и для модели их четырехвидовой поликультуры. Конкретные значения параметров (табл. 11.25), в области которых исследовали чувствительность, были получены калибровкой по данным монокультур.

Производили варьирование значений каждого из параметров в отдельности на 5, 10, 20 % при неизменных остальных параметрах. Кроме того, варьировали по отдельности начальные значения переменных состояния модели. Для оценки чувствительности модели к изменению параметров и начальных значений переменных было выбрано несколько показателей, исчерпывающе характеризующих поведение модели. Для моделируемых динамик биомасс в моделях монокультур это: биомасса вида после выхода в стационарное состояние; время выхода биомассы в стационарное

Таблица 11.25. Параметры модели и оценка качества имитации для четырех видов микроводорослей

Параметр	Обозначение, размерность	Виды водорослей			
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Scenedesmus obliquus</i>	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	<i>Chlorella vulgaris</i>
Максимальная скорость роста	VM, 1/сут	4,41	1,11	3,04	1,96
Максимальная скорость поглощения азота	UNM, 1/сут	0,20	0,12	0,14	0,16
Максимальная скорость поглощения фосфора	UPM, 1/сут	0,0019	0,0065	0,0038	0,0019
Минимальная квота по азоту	QMINN, г, рес/г, фит.	0,00077	0,00177	0,00910	0,00754
Минимальная квота по фосфору	QMINP, г, рес/г, фит.	0,00010	0,00039	0,00002	0,00037
Максимальная квота по азоту	QMAXN, г, рес/г, фит.	0,06	0,04	0,05	0,1
Максимальная квота по фосфору	QMAXP, г, рес/г, фит.	0,019	0,067	0,036	0,010
Начальная квота по азоту	NC0, г, рес/г, фит.	0,035	0,015	0,019	0,032
Начальная квота по фосфору	PC0, г, рес/г, фит.	0,0040	0,0031	0,0052	0,0134
Константы полунасыщения по азоту	KN, мг/л	4	4	4	4
Константы полунасыщения по фосфору	KP, мг/л	0,1	0,1	0,1	0,1
Постоянная радиации	RAD, ккал/м ² ·сут	614	336	306	245
Критерий качества имитации	E	0,07	0,09	0,16	0,23

Сокращения: рес. — ресурс
фит. — фитопланктон

состояние; тангенс угла наклона кривой динамики биомассы, определяющийся как разность между стационарной и начальной биомассой, отнесенная ко времени выхода биомассы в стационарное состояние. В модели поликультуры: величина суммарной биомассы сообщества после достижения стационарной фазы роста всеми видами; время достижения суммарной биомассой сообщества стационарной фазы; биомасса каждого вида в момент останова роста. Для динамик концентраций азота и фосфора в среде: время исчерпания биогенного элемента в среде; начальная концентрация биогенного элемента в среде, отнесенная ко времени его исчерпания. Анализировали величину отклонения (в %) значения показателя по сравнению с таковым при неизменных параметрах и фиксированных начальных значениях переменных состояния.

Из проведенного анализа чувствительности модели монокультур следует, что параметрами, изменение которых оказывает наиболее сильное влияние на характеристики модели, являясь удельная максимальная скорость роста, минимальные квоты по лимитирующему биогенному элементу и видоспецифическая константа радиации. Поэтому, как правило, имеет смысл затрачивать усилия в процессе разработки модели на уточнение именно этих параметров (например, методом автоматизированной калибровки, а, возможно, и в ходе лабораторных экспериментов).

Анализ чувствительности модели к изменению начальных значений переменных состояния показывает, что начальные концентрации азота и фосфора в среде должны быть определены наиболее точно, т. к. уже двадцатипроцентное изменение сильно влияет на выходные характеристики модели, тогда как изменение начальных значений биомасс и освещенности на 20 % (а биомасс даже в два раза) и начальных квот в пять раз существенно не отражается на поведении модели монокультур.

Анализ чувствительности модели поликультуры выявляет, что наибольшее влияние на выбранные показатели оказывает изменение параметров вида с наименьшей минимальной квотой (сравнительно с другими видами) по лимитирующему биогенному элементу, высокой удельной максимальной скоростью роста и не самой маленькой начальной биомассой (в нашем случае таким видом является *S. quadricauda*).

В отличие от модели монокультур, модель четырехвидовой поликультуры оказалась чувствительной к изменению начальных биомасс видов. Изменение начальных квот видов на полпорядка и на порядок также повлекло изменение значений выходных характеристик модели. На выбранные показатели модели поликультур заметно влияли изменения начальных концентраций азота и фосфора, а также уровня освещенности.

Проведенный анализ чувствительности модели поликультуры показывает, что, наряду с калибровкой удельной максимальной скорости роста, минимальных квот по фосфору и азоту, а также видоспецифической константы освещенности, желательна калибровка значения скорости поглощения биогенного элемента из среды. Кроме того, модель поликультуры нуждается в большей (по сравнению с моделью монокультуры) точности определения значений начальных биомасс и начальных квот.

Необходимо отметить, что возможная неодинаковая чувствительность модели в разных областях пространства параметров затрудняет прямое использование результатов анализа чувствительности для отбора параметров, нуждающихся в уточнении.

Калибровка и верификация модели. С целью получения необходимых для калибровки и верификации данных был поставлен эксперимент с лабораторными альгоценозами из одного и нескольких видов пресноводных микроводорослей (см. описание опыта № 10 в разделе 11.3.1).

Т. к. наблюдали разброс значений численности, а следовательно и биомасс, обусловленный ошибкой измерений, для более эффективного использования экспериментальных данных при разработке модели была проведена рекомендуемая при моделировании первичная статистическая обработка данных — сглаживание кривых динамик биомасс. Сглаживание проводилось с помощью линейных интерполяционных полиномов.

В данной работе критерием качества калибровки и верификации служил коэффициент несовпадения Г. Тейла (1971):

$$E = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (P_i - A_i)^2}{\sum_{i=1}^N P_i^2 + \sum_{i=1}^N A_i^2}}, \quad (11.6)$$

где P_i — прогнозируемая величина; A_i — соответствующий действительный результат; N — число проверяемых значений.

Пороговое значение выбранного критерия, т. е. максимальное значение, при котором предсказания модели считались приемлемыми, определяли с учетом ошибок измерения биомасс. В каждом конкретном случае калибровки (калибровка монокультур, двухвидовых поликультур, трехвидовых поликультур) критериальные ограничения несколько варьировали, но не превышали 0,45 для критерия E (что соответствует ошибке измерения, не превышающей 50 %). Пробные точки из пространства параметров, удовлетворяющие имеющемуся критериальному ограничению, оставляли. Соответствующие этим точкам сочетания параметров затем верифицировали на других данных.

Модель монокультур. Для каждого вида одновременно калибровали следующие параметры: максимальную удельную скорость роста, минимальные квоты по фосфору и азоту, видоспецифическую константу радиации, максимальные квоты по фосфору и азоту, максимальные скорости поглощения фосфора и азота, а также начальные квоты по этим биогенным элементам. Способ включения этих параметров в модель дан в системе уравнений (11.5). Значения для констант ($a=0,27$, $b=0,18$, $KN=4,0$, $KP=0,1$) были взяты из литературных источников [Йоргенсен, 1985]. Константы полунасыщения по азоту и фосфору не калибровали, т. к. к их изменению модель была нечувствительной.

Для всех трех видов калибровку проводили на данных о динамике биомасс на среде 1 (табл. 11.26). Приблизительный диапазон возможных изменений параметров был взят из литературных источников [Banse, 1982; Йоргенсен, 1985; Jørgensen, 1988].

Было просмотрено 600 пробных точек в пространстве параметров. Удачные наборы параметров, найденные калибровкой, верифицировали

Таблица 11.26. Начальные концентрации азота и фосфора в среде в опыте с трехвидовыми культурами (мг/л)

Номер среды	Азот	Фосфор
1	2,0	0,01
2	0,75	0,01
3	0,25	0,01
4	0,05	0,01
5	0	0

на данных по другим средам. Были оставлены только те наборы параметров, для которых коэффициент E (см. формулу 11.6) не превышал 0,3 (табл. 11.27). Затем эти наборы параметров проверяли на данных, полученных после пересева монокультуры с каждой среды на две. Наблюдали хорошее согласование модельных и экспериментальных динамик. Найденные значения для максимальных скоростей роста и поглощения азота и фосфора очень близки к значениям, найденным экспериментально.

Модель двухвидовых поликультур. Для модели двухвидовой поликультуры калибровали те же параметры, что и для монокультур, но уже одновременно для двух видов. Калибровку проводили по данным о динамике биомасс на среде 2 (табл. 11.26). Найденные наборы параметров верифицировали по данным о динамике биомасс на среде 4 (табл. 11.26). Оставляли наборы параметров, с которыми коэффициент E не превышал 0,35 (табл. 11.27).

Наблюдали хорошее согласование модельных и экспериментальных динамик биомасс (см. на рис. 11.10 динамики биомасс, предсказанные моделью с одним из найденных наборов, и экспериментальные динамики).

Для *S. quadricauda* калибровку проводили по данным поликультуры *S. quadricauda* и *A. variabilis*. Найденные параметры верифицировались по данным поликультуры этого вида с *A. falcatus*, для *A. falcatus* калибровка проводилась по данным поликультуры этого вида с *A. variabilis*. Полученные параметры проверялись на данных поликультуры *A. falcatus* и *S. quadricauda*. Для вида *A. variabilis* в табл. 11.27 объединены параметры, полученные в результате этих двух калибровок.

Предсказания модели двухвидовых поликультур с откалиброванными и верифицированными наборами параметров хорошо согласованы с экспериментальными данными, полученными пересевом каждой поликультуры со всех сред на две среды (аналогично монокультурам).

Модель трехвидовой поликультуры. Для трех видов одновременно калибровали те же параметры, что и для монокультур и двухвидовых поликультур. Для калибровки использовали данные о динамике биомасс на среде 2, для верификации — данные опытов на средах 2, 3 и 4 (см. табл. 11.26). Наборы параметров считались приемлемыми, если при верификации критерий E не превышал 0,45 для *A. variabilis* и 0,35 для *S. quadricauda*, 0,30 — для *A. falcatus*. Значения параметров и критерия E см. в табл. 11.27.

Таблица 11.27. Значения параметров и критерия качества имитации E для трех видов микроводорослей

	Параметр										Значения E на средах				
	PC0	NC0	VM	QMINP	QMINN	RAD	QMAXP	QMAXN	UNM	UPM	1	2	3	4	5
1S	0,037	0,080	1,60	0,00240	0,0028	369,5	0,074	0,170	0,090	0,014	0,21	—	—	0,12	0,30
2S	0,040	0,079	0,80	0,00320	0,01730	571,7	0,059	0,130	0,270	0,063	—	0,13	—	0,27	—
3S	0,038	0,086	1,30	0,00570	0,03730	142,2	0,039	0,136	0,164	0,045	0,30	0,29	0,35	0,35	—
*3S	0,034	0,109	1,30	0,00510	0,04300	323,8	0,061	0,129	0,108	0,031	0,24	0,30	0,30	0,33	—
1F	0,032	0,240	1,60	0,00250	0,00510	394,9	0,053	0,270	0,170	0,047	0,22	—	—	0,20	—
1F	0,032	0,240	1,30	0,00220	0,00540	343,2	0,047	0,291	0,157	0,031	0,18	—	—	0,20	—
2F	0,050	0,245	0,90	0,00194	0,00407	312,7	0,351	0,299	0,299	0,077	—	0,24	—	0,19	—
*3F	0,060	0,320	0,75	0,00201	0,01440	434,5	0,061	0,360	0,068	0,046	0,27	0,19	0,13	0,15	—
1V	0,037	0,083	1,20	0,00150	0,00170	561,9	0,061	0,180	0,130	0,030	0,13	—	—	0,08	0,18
2V	0,036	0,080	1,30	0,00292	0,00594	559,0	0,068	0,099	0,215	0,012	—	0,14	—	0,15	—
2V	0,034	0,077	2,10	0,00310	0,00336	115,6	0,074	0,105	0,290	0,065	—	0,22	—	0,25	—
3V	0,035	0,118	0,80	0,00850	0,02060	123,4	0,063	0,143	0,104	0,012	0,39	0,21	0,45	0,29	—
*3V	0,040	0,084	0,80	0,00920	0,01170	230,1	0,056	0,086	0,125	0,043	0,38	0,18	0,43	0,27	—

Обозначения: звездочкой обозначены наборы параметров, использованные в машинном эксперименте с трехвидовой поликультурой. 1S, 1F, 1V — наборы параметров видов *S. quadricauda*, *A. falcatus*, *A. variabilis*, откалиброванные и верифицированные по данным монокультур; 2S, 2F и 2V — наборы параметров этих видов, откалиброванные и верифицированные по данным двухвидовых культур; 3S, 3F и 3V — наборы параметров этих видов, откалиброванные и верифицированные по данным трехвидовых культур; названия и размерности параметров см. в табл. 11.25; E — коэффициент несовпадения Тейла (см. формулу 11.6); обозначение сред см. табл. 11.26.

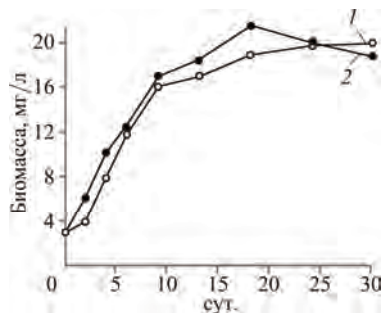


Рис. 11.10. Модельная (1) и экспериментальная (2) динамики биомассы вида *A. variabilis*. Коэффициент $E = 0,15$; начальная концентрация азота 0,75 мг/л, фосфора — 0,01 мг/л

Сопоставление предсказаний откалиброванной модели и данных о динамике биомасс после пересева трехвидовой поликультуры с каждой из сред на две не выявило противоречий в семи из восьми случаев.

С целью проверки гипотезы о том, что значения параметров каждого вида не зависят от состава сообщества, т. е. являются константами в рас-

смагриваемой ситуации, наборы параметров, откалиброванные и верифицированные на монокультурах, были подставлены в модели для двух- и трехвидовой поликультур. Кроме того, в модель трехвидовой поликультуры были подставлены еще и параметры, полученные в результате калибровки и верификации по данным двухвидовых поликультур, а параметры, откалиброванные по трехвидовой поликультуре, были подставлены в модель монокультур и двухвидовых поликультур. Наблюдались значительные расхождения между моделируемыми и экспериментальными значениями биомасс (значения критерия E (формула 11.6) превышали пороговое значение 0,45, вычисленное с учетом 50%-й ошибки).

Таким образом, оказалось, что модель с параметрами, откалиброванными и верифицированными по данным монокультур, не может удовлетворительно описать динамику биомасс в поликультурах, и модель с параметрами, полученными аналогично для двухвидовых поликультур, не описывает трехвидовую поликультуру. Для видов *S. quadricauda* и *A. variabilis* в поликультурах наблюдался меньший рост, чем предсказывался моделью с параметрами монокультур, а для трехвидовой поликультуры – с параметрами, полученными для двухвидовых культур. Для вида *A. falcatus* обнаружили, что некоторые параметры, полученные для него по данным монокультуры, при подстановке в модель поликультур приемлемо описывали динамику биомассы в поликультурах. Параметры, найденные калибровкой и верифицированные по данным трехвидовой поликультуры, неудовлетворительно описывали динамики видов в моно- и двухвидовых поликультурах.

В результате проделанного анализа, включавшего также сопоставление значений параметров, полученных в ходе различных калибровок, был сделан вывод о зависимости значений параметров видов от состава сообщества. Наблюдали, в частности, увеличение значений минимальных квот видов *S. quadricauda* и *A. variabilis* при переходе от монокультур к двухвидовым и трехвидовым поликультурам. Данная зависимость значений параметров от состава сообщества указывает, по-видимому, на существование каких-то, возможно, метаболитных, взаимодействий видов, не включенных в модель непосредственно.

Таким образом, для каждого вида имеется три совокупности наборов параметров: калиброванных и верифицированных по данным монокультур, двухвидовых поликультур и трехвидовых поликультур (см. табл. 11.27).

Что касается приемлемости модели, возможности ее использования, то на основе результатов, полученных из имеющихся в нашем распоряжении данных, можно сделать вывод, что модель является приемлемой при условии существования зависимости значений параметров от состава сообщества и должна быть использована с наборами параметров, найденными для конкретного состава сообщества.

Модельный анализ влияния различных концентраций биогенных элементов на структуру альгоценоза. С разработанной имитационной моделью были проведены машинные эксперименты по выявлению влияния различных комбинаций начальных концентраций азота и фосфора в среде на обилие видов в сообществе.

В опыте № 7 проводили анализ структуры четырехвидового сообщества микроводорослей в зависимости от начальных концентраций азота и фосфора в среде. Определение биомасс проводили на момент достижения всеми видами стационарной фазы роста. Конкретные значения параметров были получены калибровкой по монокультурам видов *S. quadricauda*, *S. obliquus*, *A. falcatus* и *Ch. vulgaris* (см. табл. 11.25).

Нижняя граница рассматриваемого диапазона начальных концентраций в среде определялась совокупным для всех видов внутриклеточным содержанием азота и фосфора. Концентрации ниже этого значения не рассматривали, т. к. они не оказывали бы существенного влияния на структуру сообщества. Верхний предел концентраций был задан исходя из информации об отсутствии токсического влияния данных концентраций на большинство видов.

В первом машинном эксперименте было испытано 45 различных комбинаций начальных концентраций азота и фосфора в среде. Концентрация азота варьировала от 0,5 до 30 мг/л, концентрация фосфора — от 0,2 до 100 мг/л. Наблюдали закономерную смену доминирующих видов при изменении соотношений азота к фосфору, объясняемую видовыми различиями численных значений таких параметров, как максимальная скорость роста биомассы, максимальные скорости поглощения азота и фосфора, минимальные квоты по этим биогенным элементам.

Результаты первого машинного эксперимента были сгруппированы по характеру распределения относительных биомасс видов в зависимости от соотношения суммарного (клеточные запасы плюс содержание в среде) азота к суммарному фосфору (табл. 11.28). Кроме того, для каждого вида был определен лимитирующий рост биогенный элемент путем сравнения конечной клеточной квоты с минимальной клеточной квотой по данному элементу. Для элемента, обусловившего остановку роста биомассы, значения этих величин очень близки.

Благодаря наименьшей из всех видов минимальной клеточной квоте по азоту и максимальной скорости поглощения азота *S. quadricauda* получает конкурентное преимущество в утилизации данного ресурса в областях низких и средних концентраций азота (малые соотношения азота к фосфору), где происходит лимитирование этим биогенным элементом, приводящее к наибольшей доле *S. quadricauda* в сообществе.

Таблица 11.28. Результаты первого машинного эксперимента

N : P	Содержание ресурса в клетках на стационарной фазе, мг/л		Доля вида в сообществе (%) и ограничивающий рост ресурс				Биомасса сообщества, г/л
	N	P	<i>S. q.</i>	<i>S. o.</i>	<i>A. f.</i>	<i>C. v.</i>	
0,1–0,5	5–10	10–100	85 N	2 N	6 N	6 N	3–6
0,2–0,6	1,5	2–10	74 N	8 N	10 N	10 N	0,7
0,2–5,0	1,0	0,2–5	70 P	10 N	8 N	12 N	0,5
8,0	1,5–5,5	0,2–0,5	67 P	6 N	12 N	15 N	0,4–2,0
10–16	10–20	0,7–1,7	76 P	2 N	11 N	11 N	4–8
25–37	1,5–5,5	0,2–0,3	40 P	5 P	32 N	23 N	0,8–1,1
48–90	5–30	0,2–0,4	33 P	3 P	48 N	18 P	1,0–2,5
73–110	10–20	0,2–0,4	25 P	2 P	59 N	14 P	1,5–2,1

Сокращения: *S. q.* — *S. quadricauda*, *S. o.* — *S. obliquus*, *A. f.* — *A. falcatus*, *C. v.* — *Ch. vulgaris*, N — азот, P — фосфор.

С увеличением отношения N:P снижается доля *S. quadricauda* за счет вытеснения его *A. falcatus*. *A. falcatus* — единственный вид, чей рост во всем диапазоне начальных концентраций азота и фосфора лимитирован только азотом за счет самой маленькой по сравнению с остальными видами минимальной квоты по фосфору.

Интересно, что максимальных относительных биомасс эти виды достигают при значениях N:P, близких к отношению минимальных квот по азоту и фосфору (QMINN:QMINP) для данного вида. По мере удаления величин N:P от этого значения происходит уменьшение доли вида в сообществе.

S. obliquus имеет соотношение минимальных квот, близкое к таковому *S. quadricauda*, но не достигает высоких значений биомассы при благоприятных значениях отношения N:P (близких к соотношению минимальных квот). Это объяснено тем, что такие его параметры, как максимальная скорость роста, поглощение азота, а также начальная биомасса, имеют наименьшие значения.

Ch. vulgaris занимает промежуточное положение по ряду параметров по сравнению с другими видами. За счет этого она не становится доминирующим видом, однако при отношениях азота к фосфору, близких к отношению ее минимальных квот, достигает своей максимальной биомассы, наблюдаемой в машинном эксперименте.

С целью более подробного анализа влияния различных соотношений концентраций азота и фосфора был проведен второй машинный эксперимент. Относительные биомассы видов определяли для 240 комбинаций начальных концентраций азота и фосфора в среде.

Рассмотрен более широкий диапазон изменений отношения N:P — от 0,07 до 220. Результаты этого эксперимента подтверждают закономерности

сти смены доминирующих видов в зависимости от N:P, обнаруженные в предыдущем эксперименте (табл. 11.29).

Таблица 11.29. Результаты второго машинного эксперимента

N : P	Процент вида в сообществе			
	<i>S. q.</i>	<i>S. o.</i>	<i>A. f.</i>	<i>C. v.</i>
0,07–5	75–80	3–6	6–8	5–10
5–10	70–85	1–6	6–15	5–15
10–20	60–75	0,6–4	10–20	6–17
20–30	40–60	0,5–3	20–40	10–17
30–60	35–50	1–3	37–55	7–15
60–80	30–40	1,5–2	50–60	7–9
80–220	10–25	1–2	60–85	4–8

Обозначения: см. табл. 11.28.

Закономерное изменение доли видов в зависимости от отношения начальных концентраций суммарного азота и фосфора происходит как при изменении концентраций азота и фиксированной концентрации фосфора, так и наоборот, при неизменной концентрации азота и изменении концентраций фосфора (рис. 11.11).

Наблюдаемая в машинном эксперименте смена доминирующих видов в зависимости от соотношения азота и фосфора, обусловленная видовой различиями в способности утилизировать ресурс, свидетельствует о принципиальной возможности управления структурой сообщества путем изменения отношений азота к фосфору в среде.

Данные выводы были проверены на модели другой поликультуры, состоящей из трех видов (опыт № 10): *S. quadricauda*, *A. falcatus* и *A. variabilis*. С этой целью был проведен третий машинный эксперимент. Конкретные значения параметров (табл. 11.27) были получены калибровкой и верифицированы на экспериментальных данных по трехвидовой поликультуре. В этом эксперименте анализировали диапазон изменений отношений азота к фосфору от 0,1 до 100 (всего 17 отношений). Причем в одном варианте машинного эксперимента изменяли отношение азота к фосфору за счет изменения концентрации фосфора при фиксированной концентрации азота в среде (таких концентраций азота было восемь: от 2 мг/л до 40 мг/л). Во втором варианте при каждой из восьми различных концентраций фосфора (от 0,1 до 15 мг/л) соотношение N:P изменяли варьированием концентрации азота.

Относительные обилия видов анализировали на сороковые сутки моделируемого эксперимента. Обнаруженная для четырехвидовой поликультуры закономерность — увеличение относительного обилия вида по мере приближения соотношения начальных концентраций азота и фосфора к значениям, близким к соотношению минимальных квот данного вида, — была выявлена и в этом машинном эксперименте с трехвидовой поликультурой (рис. 11.12 для видов *S. quadricauda* и *A. variabilis*).

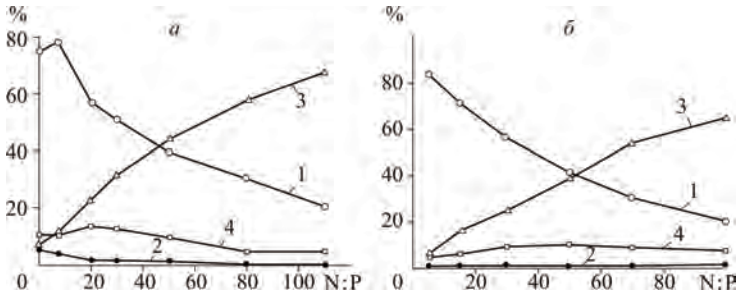


Рис. 11.11. Зависимость доли видов по биомассе (в %) в четырехвидовой поликультуре от соотношения начальных концентраций азота и фосфора в среде: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *S. obliquus*, 3 — *A. falcatus*, 4 — *Ch. vulgaris*; А — начальная концентрация фосфора 0,5 мг/л; Б — начальная концентрация азота 45 мг/л

Однако для вида *A. falcatus* при фиксированных концентрациях азота и при уменьшении концентрации фосфора эта зависимость не выражена: относительное обилие вида возрастает даже при удалении соотношения N:P от значений, близких к соотношению минимальных квот. Это, по-видимому, объясняется влиянием абсолютных значений минимальных квот. У указанного вида самая маленькая минимальная квота по фосфору, и в условиях возрастания степени фосфорного лимитирования способность данного вида лучше утилизировать этот ресурс позволяет ему наращивать биомассу, тогда как другие виды делать это не в состоянии.

Обнаружили также, что при одних и тех же отношениях азота к фосфору, близких к отношению минимальных квот видов, но при увеличении абсолютных количеств биогенных элементов, возрастает относительное обилие видов *S. quadricauda* и *A. variabilis*. Это происходит, по-видимому, в результате того, что при низких концентрациях фосфора вид *A. falcatus* имеет преимущество за счет самой маленькой минимальной квоты по фосфору, а при возрастании концентрации фосфора это преимущество оказывает меньшее влияние на исход конкуренции.

На основании полученных результатов можно подтвердить эмпирический вывод о том, что существует реальная возможность управления структурой альгоценозов с помощью варьирования соотношений концентраций биогенных элементов, в частности азота к фосфору. Однако обнаруженная зависимость не абсолютна (она может проявляться в виде более или менее отчетливых тенденций, а может нивелироваться влиянием других факторов). Поэтому, несомненно, при попытке управления структурой альгоценозов необходимо учитывать остальные характеристики видов (помимо соотношения минимальных квот), т. к. они могут существенно влиять на конечное распределение относительных обилий видов в сообществе. И здесь модельный анализ может способствовать повышению эффективности управления структурой альгоценозов.

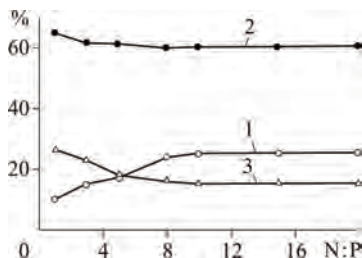


Рис. 11.12. Зависимость доли видов по биомассе (в %) в трехвидовой поликультуре от соотношения начальных концентраций азота и фосфора в среде: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *A. falcatus*, 3 — *A. variabilis*. Начальная концентрация фосфора в среде — 0,5 мг/л

Управление структурой альгоценоза понимается как изменение относительных обилий таксономических или размерных групп фитопланктона при целенаправленном воздействии на сообщество управляющими факторами среды. Управление может оказаться полезным при оптимизации размерных, биохимических, токсикологических, трофических, продукционных характеристик фитопланктона в задачах регулирования типов цветения водоемов, обеспечения кормовых потребностей растительноядных рыб и беспозвоночных, а также в задачах осуществления биоэнергетических технологий.

Конечные прикладные цели предусматривают обычно регулирование состава альгоценоза в направлении доминирования клеток протококковых, диатомовых, эвгленовых и уменьшения доли сине-зеленых, а также увеличения доли крупных видов водорослей в общей биомассе.

Наряду с физическими и химическими методами подавления роста определенных таксонов фитопланктона, возможен и чисто экологический подход, т. е. управление жизнедеятельностью различных групп микроводорослей при помощи создания соответствующих условий, основанных на потребностях этих групп в ресурсных факторах среды (см. раздел 11.4.5). Одним из важнейших факторов, регулирующих структуру фитопланктона, является отношение незаменимых химических элементов — азота и фосфора — в питательной среде [Левич, 1978а; 1980; Tilman, 1982; Абросов и соавт., 1982; Grover, 1997]. Характер перестройки альгоценоза при смене этого отношения исследован как для лабораторных опытов с чистыми культурами, так и для натуральных и лабораторных экспериментов с природным фитопланктоном. В частности, можно принципиально менять тип «цветения» путем внесения основных биогенных элементов в таких соотношениях, которые соответствовали бы клеточным квотам оптимизируемых групп фитопланктона по этим элементам [Левич, 1989; Левич и соавт., 1992; Levich, Bulgakov, 1992; Левич и соавт., 1996б; Bulgakov, Levich, 1999].

11.4.2. Лабораторные альгоценозы

В ряде работ приведены результаты экспериментов, использующих методику непрерывного культивирования. Данные опыты имели общую схему: путем различных добавок веществ в среду испытывали широкий набор отношений азота к фосфору, фосфора к кремнию и др., среди которых находились отношения, оптимальные для членов сообщества.

Поликультуру из двух видов водорослей — диатомовой *Asterionella formosa* и сине-зеленой *Microcystis aeruginosa* — выращивали в режиме непрерывного культивирования [Holm, Armstrong, 1981]. Диапазон атомных отношений кремния к фосфору, испытанных в опыте, варьировал от 2 до 200. Отношение биомасс видов с ростом отношения кремния к фосфору изменяли соответственно от 1:99 до 96:4. Оказалось, что *A. formosa* является видом, более требовательным к кремнию, но зато получающим преимущество перед конкурентом в условиях ограничений по фосфору. Примечательно, что сходные соотношения биомасс наблюдали при различных абсолютных концентрациях кремния и фосфора, но при близких отношениях этих элементов в среде. Например, водоросль *M. aeruginosa* могла преобладать при отношениях абсолютных концентраций кремния и фосфора 25:2 (98 % от общей биомассы) и 100:10 (97 %), а *A. formosa* — при отношениях 300:2 (93 %) и 100:0,5 (96 %).

При исследовании смешанной непрерывной культуры диатомей *A. formosa* и *Cyclotella meneghiniana* [Tilman, 1977] применяли широкий диапазон отношений кремния к фосфору. При молярном отношении биогенных элементов менее 6 преобладала *A. formosa*, а при отношении более 90 явно доминировала *C. meneghiniana*.

Рост цианобактерии *Synechococcus nageli* в поликультуре с зеленой *Scenedesmus quadricauda* изучали в условиях ограничения по фосфору, т. е. при высоких отношениях азота к фосфору [Suttle, Harrison, 1988]. В такой ситуации *S. nageli* подавляла своего конкурента.

В опытах с культивированием двух морских водорослей *Skeletonema costatum* и *Phaeodactylum tricornutum* изучали влияние температурных, световых и биогенных условий на исход конкуренции. *S. costatum* вытесняла *Ph. tricornutum* при низких отношениях N:Si и высоких отношениях N:P в среде [Pauw, 1991]. Оптимальное для *S. costatum* отношение N:Si:P оказалось равным 25:25:1.

Различие в поведении видов при варьировании добавок лимитирующих веществ показано и на уровне монокультур. При сравнении урожайности двух видов зеленых водорослей *Scenedesmus quadricauda* и *Stigeoclonium tenue* критическим для первого вида оказалось отношение азота к фосфору, равное 22, а для второго — 17 [Vries, Klarwijk, 1987]. Критическим авторы называют такое отношение, превышение которого ведет к лимитированию роста фосфором.

На основе опытов с монокультурами *Scenedesmus sp.* Г.-Ю. Ри [Rhee, 1978] пришел к выводу, что для этой водоросли стимулирующим рост является отношение, равное 30; ниже и выше этого значения замечено ограничение роста культуры соответственно азотом и фосфором. Оптимальное отношение N:P, найденное для цианобактерии *Anacystis nidulans*, равно 30 [Сиренко, 1972].

В серии экспериментов Г.-Ю. Ри и Дж. Готэм [Rhee, Gotham, 1980] обнаружили для монокультур водорослей видоспецифичность оптимального отношения азота к фосфору, содержащихся в питательной среде. Например, для диатомеи *Melosira binderana* оно равно 7, для зеленой водоросли *Scenedesmus obliquus* — 30.

К. Терри [Terri, 1985] измерил оптимальное отношение азота к фосфору для культуры водоросли *Pavlova lutheri*, оказавшееся равным 43.

На основе культивирования лабораторных штаммов микроводорослей в поликультурах в течение нескольких лет были изучены [Левич, Булгаков, 1993] оптимальные отношения азота к фосфору в питательной среде и предпринята попытка управления видовым составом простейшего искусственного альгоценоза путем варьирования отношений исходных концентраций азота и фосфора.

Опыты проводили с накопительными культурами микроводорослей. Заданные в начале опыта дозы минеральных веществ по мере убыли из среды не возобновляли. Численность клеток росла, пока не достигала стационарной фазы роста в результате субстратного лимитирования. О результатах конкуренции между видами судили по конечной (стационарной) численности каждого из них.

Поликультуры видов, участвующих в опыте, выращивались на среде А. Дота [Daut, 1982a], содержащей несколько вариантов сочетаний азота (в виде KNO_3) и фосфора (в виде K_2HPO_4).

В колбы с предварительно простерилизованной жидкой средой также стерильно инокулировали альгологически чистые музейные культуры водорослей. Полученные таким образом поликультуры выращивали в люминесцентном освещении при постоянном люминесцентном освещении интенсивностью $7,3 \text{ Вт/м}^2$, за исключением опытов, где оговорено иное. Продолжительность опытов определяли по моменту наступления стационарной фазы роста.

Опишем несколько экспериментов с лабораторными альгоценозами.

В одном из опытов (см. 11.3, опыт № 4) участвовали четыре вида протококковых водорослей *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Chlorella vulgaris* Beyer, *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs и *Ankistrodesmus sp.*, поликультура из которых росла на двух средах со следующими начальными концентрациями биогенных элементов:

среда 1 — 11 мг/л азота и 3 мг/л фосфора (N:P = 3,5);

среда 2 — 50 мг/л азота и 2,5 мг/л фосфора (N:P = 20).

Искусственное сообщество другого опыта (см. 11.3, опыт № 9) состояло только из двух видов протококковых *S. quadricauda* и *A. falcatus*, но при большем наборе соотношений азота и фосфора:

среда 1 — 4 мг/л азота и 3,1 мг/л фосфора (N:P = 1,3);

среда 2 — 14 мг/л азота и 3,1 мг/л фосфора (N:P = 4,5);

среда 3 — 34 мг/л азота и 0,6 мг/л фосфора (N:P = 57).

В состав поликультуры в третьем варианте (см. 11.3, опыт № 1) входили десять видов водорослей, из которых существенный вклад в биомассу поликультуры вносили восемь видов зеленых: порядок *Protococcales* — *Ch. vulgaris*, *Chromochloris cinnoborina* Chodat., *S. quadricauda*, *S. bijugatus* (Turp.) Kutz., *S. obliquus* (Turp.) Kutz., *Ankistrodesmus acicularis* Korschic., *A. braunii* Brunnth.; порядок *Ulothrichales* — *Stichococcus mirabilis* Lagerh. Сообщество выращивали в двух средах с одинаковым содержанием азота и фосфора — соответственно 195 и 5,2 мг/л, но при разных условиях освещенности — 0,15 и 4,4 Вт/м².

В течение каждого из опытов периодически под микроскопом определяли численность клеток. Параллельно проводили измерение содержания биогенных элементов в среде.

При обработке данных опытов рассчитывали начальные и конечные субстратные клеточные квоты для всех видов в соответствии с методикой определения потребностей клеток фитопланктона в азоте и фосфоре на разных стадиях роста (см. раздел 11.1). Вычисление световых потребностей и оценку потребляемой поликультурой световой энергии осуществляли на основе величин видоспецифических клеточных объемов (раздел 11.1). Итоги роста видов в условиях искусственного альгоценоза оценивали по их парциальному вкладу в общую численность после остановки роста всех видов, входящих в поликультуру.

Для того чтобы понять, какая доля конечной численности каждого вида вырастала за счет минеральных ресурсов среды, во всех опытах оценивали величину прироста численности за счет запасов азота и фосфора, депонированных в клетках к моменту начала опыта. Для этого предварительно вычисляли начальные клеточные квоты всех видов.

Продолжительность опыта № 4 составила 37 суток. Видимо, этого оказалось недостаточно для достижения стационарной фазы всеми видами. Впрочем, данное обстоятельство не заслонило тех эффектов, которые были обнаружены и которые в случае достижения остановки деления клеток были бы, по-видимому, более выражены.

На обеих средах с учетом роста на запасах и субстратах среды в сообществе доминировал вид *S. quadricauda*. Однако если при отношении азота к фосфору, равном 3,5, это доминирование было не столь безусловным (44 % от общей численности), то при увеличении отношения до 20 культура *S. quadricauda* практически вытеснила три других вида из сообщества (рис. 11.13, а). Относительная численность последних в сумме

составила 17 %. Абсолютная численность, например, *Ch. vulgaris* на среде с высоким отношением N:P в 6 раз меньше, чем на среде с низким отношением. При N:P = 3,5 стационарной фазы роста достигли только популяции *S. quadricauda* и *A. falcatus*. При отношении, равном 20, наоборот, вид *S. quadricauda* был единственным, продолжавшим расти в момент окончания эксперимента. Поэтому доведение поликультуры до полной остановки деления, скорее всего, привело бы к усилению обнаруженной тенденции.

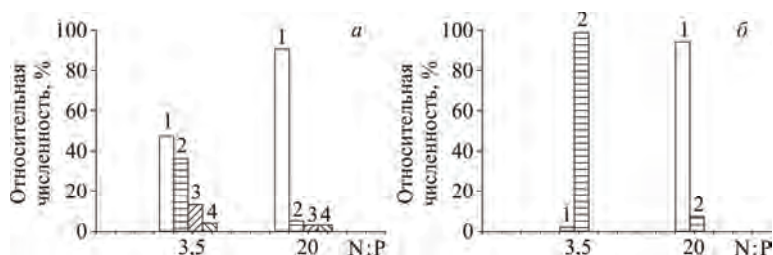


Рис. 11.13. Относительные численности видов в поликультуре при двух отношениях азота к фосфору. *a* — рост с учетом запасов; *б* — рост за счет среды. 1 — *Scenedesmus quadricauda*, 2 — *Chlorella vulgaris*, 3 — *Ankistrodesmus sp.*, 4 — *A. falcatus*

Сравнение отношений конечных численностей видов, выросших только на азоте и фосфоре среды, показало, что при переходе от низкого отношения N:P к высокому меняется доминирующий вид сообщества. Если в первой серии опытов при N:P = 3,5 абсолютно доминирует *Ch. vulgaris* (100 %), то при N:P = 20 около 93 % общей биомассы составляет биомасса *S. quadricauda* (рис. 11.13, б).

Результаты исследования роста двух видов в течение двух месяцев в опыте № 9 проиллюстрированы на рис. 11.14. При посеве инокулятов культур во всех средах поликультура состояла на 20 % из клеток *S. quadricauda* и на 80 % — из *A. falcatus*.

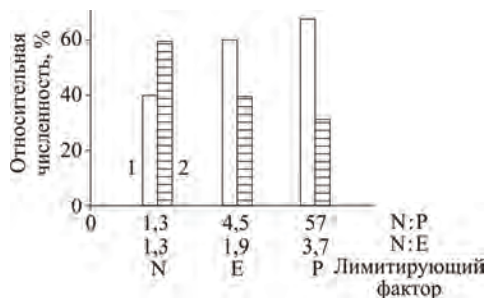


Рис. 11.14. Относительные численности видов в поликультуре при трех отношениях азота к фосфору. 1 — *Scenedesmus quadricauda*, 2 — *Ankistrodesmus falcatus*

По мере увеличения отношения азота к фосфору меняется и соотношение конечных обилий двух видов. *S. quadricauda* увеличивает свое видовое обилие и в лимитированных азотом средах (отношения 1,3 и 4,5), и в среде, ограниченной по фосфору (отношение 57). Изменение его относительной численности происходит при отношениях 1,3, 4,5 и 57 — соответственно от 40 до 60 и 68 %. В этой серии рост культур на запасах был невелик по сравнению с общим приростом, поэтому соответствующие поправки не внесли существенных изменений в распределение биомасс видов на всех трех средах.

В опыте № 1 рост видов продолжался 68 суток, хотя при освещенности $0,15 \text{ Вт/м}^2$ некоторые виды достигли стационарной фазы раньше. Высокая исходная концентрация азота в среде привела к тому, что к концу опыта он не был потреблен поликультурой полностью и, следовательно, не мог быть лимитирующим. Поэтому в данном опыте рассматривали влияние на видовую структуру альгоценоза отношения фосфора и световой энергии как внешних факторов роста. Это отношение в среде с высокой освещенностью составляло 0,35, в среде с недостатком света — 1.

Конечные видовые обилия всех популяций поликультуры, выросших без учета клеточных запасов, представлены в табл. 11.30. Видно, что при переходе освещенности от $4,4 \text{ Вт/м}^2$ к $0,15 \text{ Вт/м}^2$ изменяется видовая структура сообщества. Относительная численность одних видов (*A. acicularis*, *S. obliquus*, *S. bijugatus*, *S. quadricauda*) уменьшается, других (*Ch. vulgaris*, *Ch. cinnoborina*, *S. mirabilis*) — увеличивается. Вклад *A. braunii* в общую численность практически не претерпевает изменений.

Таблица 11.30. Соотношение конечных численностей видов в восьмивидовой поликультуре при двух уровнях освещенности (%)

Вид	Относительная численность, %		Отношение квоты по фосфору к квоте по свету
	при освещенности		
	$4,4 \text{ Вт/м}^2$	$0,15 \text{ Вт/м}^2$	
<i>Ankistrodesmus braunii</i>	22?	23	0,5
<i>A. acicularis</i>	21	16	0,4
<i>Scenedesmus obliquus</i>	19	14	0,3
<i>S. bijugatus</i>	5	0	0,5
<i>S. quadricauda</i>	33	14	0,2
<i>Chlorella vulgaris</i>	0?	16	0,4
<i>Chromochloris cinnoborina</i>	0	6	$\frac{2}{1}$
<i>Stichococcus mirabilis</i>	0	11	0,8
<i>P:E</i>	0,35	1	

Примечание. Подчеркнуты отношения квот, наиболее близкие к единице. Выделены относительные численности тех видов, исходя из отношения квот, должны иметь более высокую относительную численность в данной поликультуре. Около численностей видов, не отвечающих этому правилу, стоят знаки вопроса, соответствующее обсуждение приведено в тексте.

В табл. 11.30 также приведены отношения конечных клеточных квот по фосфору и по свету. Для обеих поликультур подчеркнуты относительные численности тех видов, которые должны были бы увеличивать свой вклад в суммарную численность на данной среде, исходя из гипотезы о близости отношения клеточных квот и отношения поглощенных сообществом ресурсов. Заметно, что виды с высоким отношением потребностей (0,8–2) *Ch. cinnoborina* и *S. mirabilis* имеют и более высокий вклад в общую численность в условиях дефицита световой энергии. Остальные виды обладают отношением квот, близким к 0,35, но не все из них имеют более высокую относительную численность на среде, лимитированной по фосфору: видовые обилия *A. braunii* практически одинаковы на обеих средах, а *Ch. vulgaris* при освещенности 4,4 Вт/м² вообще не росла.

Величина световой квоты чувствительна к изменению объема клетки. Поэтому ошибка в определении линейных размеров могла привести к искажению значений квоты и отношения квот. По-видимому, реально клетки *A. braunii* и *Ch. vulgaris* были мельче, и, соответственно, отношение фосфорных и световых потребностей для этих видов было выше.

S. quadricauda получает преимущество перед другими членами общества при высоких отношениях азота к фосфору (от 20 в одной серии до 57 в другой). Преимущество *S. quadricauda* перед *A. falcatus* в опыте № 9 связано с лимитированием по свету, и управление вызвано сменой отношения N:E.

По-видимому, оптимальным для данного таксона микроводорослей можно признать отношение биогенных веществ в среде, равное их отношению непосредственно в клетке. Только в этой ситуации возможно сбалансированное потребление всех субстратов. В противном случае какой-либо из пищевых ресурсов будет потреблен раньше других, что приведет к преждевременной остановке роста.

В основе конкуренции и сосуществования лежат отличия оптимальных клеточных отношений двух субстратных факторов. Этот факт можно проиллюстрировать [Rhee, Gotham, 1980] следующей схемой. Допустим, для двух видов, составляющих поликультуру, оптимальные отношения азота к фосфору различны: у вида *A* оно равно 10, у вида *B* — 20. При каком-либо N:P, находящемся в пределах от 10 до 20, система из двух видов находится в области сосуществования. Тогда добавление в среду фосфора будет менять отношение в сторону, благоприятную для вида *A*, снижая конкуренцию со стороны *B*, а азотная подкормка будет более благотворной для вида *B*, сопровождаясь постепенной элиминацией *A*. Одновременное добавление обоих ресурсов вызовет увеличение суммарной численности с неизменными видовыми обилиями.

Известно (см. раздел 11.1), что содержание биогенных веществ в клетках во время развития популяции непостоянно. Соотношение веществ, оптимальное для конечных численностей, очевидно, должно опре-

делиться конечными клеточными квотами или, в случае достижения культурой стационарной стадии роста, минимальными пороговыми потребностями клеток в компонентах минерального питания, достижение которых приводит к прекращению деления. При составлении поликультур, имеющих разные отношения минимальных квот по азоту и фосфору, преимущество в росте будут получать те из них, для которых отношение наиболее близко к отношению концентраций этих элементов в среде. Очевидно, что при ограничении роста альгоценоза недостатком освещенности преимущество в развитии должны получать виды, у которых отношение одной из субстратных квот к энергетической квоте близко к отношению соответствующих внешних факторов.

Описанное выше поведение фитопланктонных сообществ можно предсказать с помощью математических моделей. При анализе некоторых из них ([Левич, 1989; Левич, Личман, 1992; Левич и соавт., 1993], см. также разделы 9.4, 11.4.1) сделаны три основных вывода: в качестве управляющих воздействий, формирующих относительные численности видов в альгоценозе, могут фигурировать отношения концентраций биогенных элементов в среде, а не сами абсолютные концентрации; в качестве видоспецифических характеристик клеток, определяющих отличия в поведении видов, выступают потребности видов в ресурсах среды; оптимальные для вида отношения ресурсов в среде равны характерным для вида отношениям соответствующих потребностей клеток в этих ресурсах.

Данные рассмотренных выше экспериментов, по-видимому, не противоречат этим выводам. Действительно, в опыте № 4 на первой среде рост поликультуры был ограничен азотом, а на второй среде — фосфором, и ни на одной из сред, как показывают расчеты, не было недостатка света (методу выявления лимитирующих факторов для многовидовых сообществ см. в разделе 11.2). Для доминировавшего (по приросту за счет веществ среды, а не внутриклеточных запасов) на первой среде ($N:P = 3.5$) вида *Ch. vulgaris* отношение потребности в азоте к потребности в фосфоре, по нашим данным и данным других авторов [Dauta, 1982b; Tezuka, 1985] для видов рода *Chlorella*, может находиться в пределах 7–10. А для доминировавшего на второй среде ($N:P = 57$) вида *S. quadricauda* это отношение в среднем заключено в диапазоне 20–30 [Muller, 1972; Dauta, 1982b; Левич, Артюхова, 1991].

В опыте № 9 рост видов ограничен на первой среде азотом, на второй — светом и на третьей — фосфором. В этой серии виды достигли стационарной стадии роста как в моно-, так и в поликультурах, в силу чего их конечные квоты по лимитирующему веществу должны быть равны минимальным и могли быть и были экспериментально измерены. Для вида *A. falcatus* отношение потребностей в азоте и фосфоре, равное отношению соответствующих минимальных клеточных квот, оказалось равным 7, а для вида *S. quadricauda* — 25. Следовательно, при сравнении первой среды,

лимитированной по азоту ($N:P = 1,3$), с третьей, лимитированной по фосфору ($N:P = 57$), нужно заключить, что анкistroдесмус должен преобладать на первой среде, а сценедесмус — на третьей, что и наблюдалось в эксперименте (рис. 11.14) при сравнении первой лимитированной по азоту ($N:E = 1,25$) среды со второй, лимитированной по свету ($N:E = 1,9$). Сопоставим величину $N:E$ с отношением потребностей видов в азоте и свете. Это отношение для *A. falcatus* равно 1,25 и для *S. quadricauda* – 1,5, что соответствует доминированию анкistroдесмуса на первой среде, а сценедесмуса — на второй (рис. 11.14).

В опыте № 1 в условиях светового лимитирования лучше росли виды с высоким отношением потребностей в фосфоре и световой энергии. С ростом освещенности, наоборот, увеличивали свои парциальные численности виды с низким отношением $P:E$ для клеток.

11.4.3. Природный фитопланктон *in vitro*

Как показывают литературные данные, в природном фитопланктоне наиболее оптимальны для зеленых водорослей отношения азота к фосфору в среде, большие 20–25 [Smith, 1983]. Напротив, сине-зеленые, как правило, занимают доминирующее положение в сообществе при отношениях $N:P = 5–10$ [Schindler, 1977], а более высокие значения $N:P$ часто ингибируют их рост. Показано, что стимулирующее или ингибирующее влияние соотношений биогенных элементов может носить и более узкую, видоспецифическую направленность.

У. Соммер [Sommer, 1983], меняя в среде молярное отношение кремния к фосфору от 4 до 80, культивировал в хемостате природные многовидовые (более 30 видов) популяции фитопланктона из Боденского озера. При недостатке кремния доминировала водоросль *Mougeotia thylespora*. При примерно сбалансированных отношениях самыми массовыми были виды *Koliella spiculiformis*, *Synedra acus* и *Asterionella formosa*. При недостатке фосфора подавляюще преобладала только *Synedra acus*. Эти результаты наблюдали вне зависимости от состава природного инокулята. Сравнение с видовыми обилиями фитопланктона в озере показало, что при отношениях биогенных элементов, близких к экспериментальному, в естественном водоеме исход конкуренции был аналогичным. Дальнейшие исследования подтвердили и развили полученные результаты. В частности, было показано, что изменение относительных обилий видов в альгоценозе может запаздывать по отношению к моменту изменения отношения ресурсов в среде на несколько недель [Sommer, 1993].

С. Саттл и П. Харрисон [Suttle, Harrison, 1988] провели ряд экспериментов с природным пресноводным фитопланктоном в лабораторных условиях при отношениях азота к фосфору 5, 15 и 45. При отношении, равном 45, наблюдали абсолютное доминирование цианобактерий рода

Synechococcus. При более низких отношениях наиболее многочисленными оказались диатомеи *Nitzschia holsatica* и *Synedra radians* и зеленая водоросль *Scenedesmus* sp.

С. Килхэм [Kilham, 1986], анализируя рост фитопланктона из озера Мичиган в лаборатории при различных отношениях кремния к фосфору в среде, также заключает, что ответственным за видовую структуру альгоценоза оказывается не какой-то отдельный ресурс, а именно их парциальные отношения. Он показал, что при лимитировании фосфором диатомеи вытесняют из сообщества представителей всех прочих отделов, но после снижения также и концентрации кремния доминирование переходит к зеленым. В средах с высоким отношением Si:P (313 и 71) преобладали диатомовые водоросли, в то время как при низких отношениях (4,6 и 0,9) — зеленые. Поскольку испытывали очень высокие отношения азота к фосфору (100), цианобактерии в опыте были вытеснены.

К сходным выводам пришел Дж. Гровер [Grover, 1989] при полупрочном культивировании озерного сообщества водорослей. При отношении добавок кремния и фосфора в среду, равном 20, преобладали зеленые водоросли, а при Si:P = 80 — диатомеи. Кроме того, при увеличении отношения до 160 в ценозе преимущественно развивались кремнежгутиковые водоросли (см. также [Grover, 1997]).

При инокулировании в полиэтиленовых мешках сообщества водорослей из кислого озера Чит (доминирующий вид — цианобактерия *Anabaena variabilis*) увеличение рН и снижение отношения N:P в среде приводило к увеличению биомассы фитопланктона без смены доминирования [Wilcox, Costa, 1990]. Показано, что отношения N:P выше 25 неблагоприятны для роста цианобактерий.

В озеро Спрут вносили минеральные удобрения с атомным отношением N:P = 50, после чего отбирали пробы и в лаборатории изучали кинетику потребления N и P двумя размерными фракциями (меньше и больше 3 мкм). Потребляемое отношение N:P рассчитывали как отношение максимальных скоростей поглощения этих элементов. Оказалось, что мелкая фракция (преимущественно *Synechococcus* spp.) ограничена азотом, а крупная (преимущественно *Rhizosolenia* spp. и *Cyclotella* spp.) — фосфором. Следовательно, для мелких видов оптимальное отношение N:P выше 50, а для крупных — ниже 50 [Suttle et al., 1991].

Д. Эдж и Б. Хеймдал [Egge, Heimdal, 1994] добавляли азот и фосфор в молекулярном отношении 16:5, 16:1 и 16:0.2 в сосуды с естественным морским фитопланктоном. Обилие диатомовых уменьшалось с увеличением N:P. В сосудах с высоким отношением N:P (16:1 и 16:0.2) плотность доминирующих видов *Emiliania huxleyi* (Haplophyta) увеличилась от начальной величины $0,09 \times 10^9$ кл/м³ соответственно до 20×10^9 и 37×10^9 кл/м³. При отношении N:P = 16:5 плотность *E. huxleyi* достигла величины 5×10^9 кл/м³ и доминирующим стал вид *Phaeocosystis* sp.

Были проведены эксперименты с природным фитопланктоном, где оценивали влияние разных соотношений минеральных форм азота и фосфора на видовую и размерную структуру природного альгоценоза рыбоводного пруда [Левич и соавт., 1991; 1992; 1996б].

Опыты проводили в контролируемых условиях. Для этого воду из рыбоводного пруда помещали в шесть аквариумов объемом 20 л, в которые затем добавляли суперфосфат и аммиачную селитру в разных количественных сочетаниях. С учетом природного фона в двух аквариумах отношение N:P составило 5, в двух — 12, в двух — 16. Исходные биомассы каждого вида во всех аквариумах были одинаковы. Чтобы исключить эффект выедания зоопланктоном, опытную воду перед внесением добавок пропускали через ячеистую сеть с соответствующим размером ячеек и оставляли на двое суток в темноте. В одном из аквариумов исходная концентрация биогенных элементов была равна фоновой. В течение опыта все аквариумы содержали на открытом воздухе. В табл. 11.31 указаны начальные концентрации азота и фосфора и их соотношения в каждом аквариуме с учетом природного фона. Для некоторых абсолютных концентраций и соотношений существуют повторности, по которым для всех фитопланктонных показателей проводились усреднения.

Таблица 11.31. Действующие факторы роста водорослей в опыте № 1

№ аквариума	Концентрация, мг/л		Отношение азота к фосфору
	азот	фосфор	
1	3,3	0,3	12
2	3,3	0,3	12
3	3,3	0,7	5
4	5,8	0,3	16
5	5,8	0,3	16
6	5,8	1,2	5
7	0,8	0,3	5

С помощью микроскопирования определяли численность и одновременно массы клеток фитопланктона (путем измерения индивидуальных размеров). Полученная биомасса служила основным функциональным показателем различных систематических групп. Наблюдения за динамикой роста водорослей вели в течение 14 суток, однако уже в середине опыта в аквариумах сильно возросла численность зоопланктона. Это произошло за счет того, что сквозь ячеи сети все же прошли покоящиеся яйца и мелкие формы зоопланктона. Поэтому примерно после десятых суток опыта значения биомассы фитопланктона из-за интенсивного выедания нельзя признать функциями только питания и роста, так что в качестве конечных были использованы значения биомасс, усредненные по данным за шестые и десятые 10-е сутки. Следует отметить, что примерно к этому времени запасы фосфора и азота из среды были исчерпаны, и дальнейший рост был возможен только на внутриклеточных запасах и обороте органических форм этих элементов.

Первичные данные по динамике численности и биомассы фитопланктона, а также биогенных элементов в этом опыте приведены в приложении 5.1.

Анализ конечной биомассы вели как по крупным таксонам фитопланктона (порядки протококковых и вольвоксовых, отделы зеленых, диатомовых и сине-зеленых), так и на уровне родов и видов. Таксоны уровня рода и вида были поделены на доминирующие (их биомасса составляет не менее 20 % от суммарной на шестые сутки опыта хотя бы в одном из аквариумов), непредставительные (биомассой — менее 1 %) и субдоминирующие (все остальные).

Из рис. 11.15 видно, что стимулирующим воздействием на порядок протококковых обладает самое высокое отношение азота к фосфору, равное 16. Влияние этих условий заметно и на примере протококковых доминантов — *Scenedesmus acuminatus* и рода *Coelastrum* (рис. 11.16). У других порядков и отделов увеличение отношения N:P ведет к замедлению роста. Самое заметное снижение скорости роста у цианобактерий наблюдалось при отношении N:P = 16.

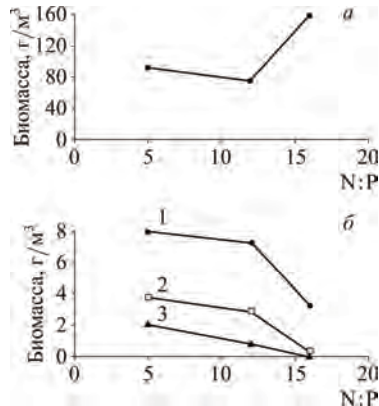


Рис. 11.15. Зависимость усредненных конечных абсолютных биомасс от начального отношения азота и фосфора. *a*) Protococcales; *б*) Bacillariophyta (1), Cyanophyta (2), Volvocales (3)

Следует подчеркнуть, что, хотя и можно выявить закономерности в изменении абсолютных биомасс крупных таксонов водорослей, действие отношения азота к фосфору является видоспецифичным. Так, доминирующие среди протококковых виды *Pediastrum duplex*, *S. quadricauda*, *S. acuminatus*, род *Coelastrum* увеличивают свою биомассу при повышении отношения азота к фосфору (рис. 11.16), что и определяет увеличение биомассы протококковых в целом. В то же время протококковые водоросли

родов *Actinastrum*, *Ankistrodesmus*, *Dictiosphaerium* существенно снижают биомассу при отношении, равном 16. Снижение биомассы сине-зеленых водорослей определяется представителями родов *Phormidium* и *Merismopedia*, а снижение биомассы диатомовых — представителями родов *Nitzschia* и *Fragilaria* (рис. 11.16). В то же время диатомовые рода *Navicula* наибольшей биомассы достигают именно при отношении N:P = 16, хотя и не могут компенсировать снижение биомасс доминирующих родов этого отдела.

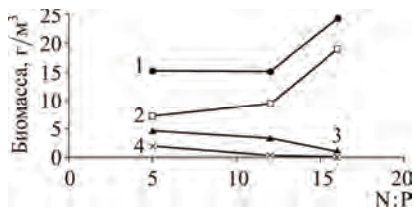


Рис. 11.16. Зависимость усредненных конечных абсолютных биомасс от начального соотношения азота и фосфора для некоторых видов и родов микроводорослей: *Coelastrum* (1), *Scenedesmus acuminatus* (2), *Nitzschia* (3), *Phormidium* (4)

Анализ данных размерной структуры включал в себя сравнение средних масс особи порядков и отделов (которую определяли путем деления суммарной биомассы таксона на суммарную его численность в одни и те же сутки опыта), а также сравнение относительных долей в биомассе определенных размерных классов водорослей. Для этого все найденные в пробах виды были разделены на 6 размерных групп исходя из их объемов. После перевода объемных единиц в единицы массы получены следующие группы клеток: 1) менее 0,1 нг; 2) от 0,1 до 0,3 нг; 3) от 0,4 до 1 нг; 4) от 1,1 до 3,2 нг; 5) от 3,3 до 10 нг; 6) более 10 нг. Данное разбиение на размерные классы соответствует разбиению на равномерные отрезки логарифмической шкалы масс.

Результаты, приведенные на рис. 11.17, показывают, что повышение отношения азота к фосфору в среде закономерно уменьшает средние объемы клеток вольвоксовых, сине-зеленых и несколько увеличивает (при величине отношения, равной 16) средний объем клеток протококковых.

Следует пояснить, что в данном случае речь идет не об изменении абсолютных индивидуальных размеров клеток, а о смене доминирования в сообществе видов с разными размерами особей. Например, при повышении отношения азота к фосфору среди протококковых начинают преобладать виды с более массивными клетками.

Влияние высоких отношений азота и фосфора на относительное обилие размерных классов проявляется только у видов с самыми крупными клетками (более 10 нг), которые повышают свою относительную биомассу (рис. 11.18).

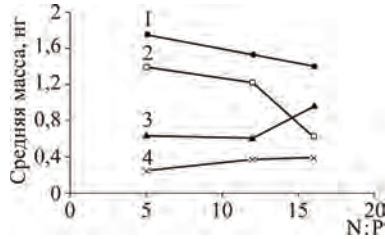


Рис. 11.17. Зависимость средней массы особи от отношения азота к фосфору у *Cyanophyta* (1), *Volvocales* (2), *Protococcales* (3), *Bacillariophyta* (4)

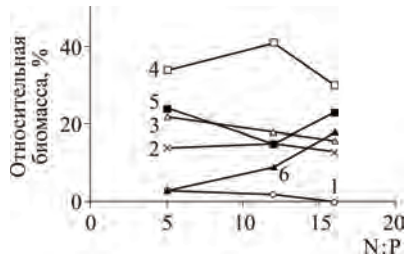


Рис. 11.18. Зависимость относительных биомасс размерных классов (до 0,1 нг (1); 0,1–0,3 нг (2); 0,4–1,0 нг (3); 1,1–3,2 нг (4); 3,3–10 нг (5); свыше 10 нг (6)) от отношения N:P

В другом эксперименте была предпринята попытка проследить за реакциями таксонов фитопланктона на более широкий (по размаху и количеству) набор отношений N:P.

Схема второго опыта с более широким набором исходных отношений биогенных элементов (отношение N:P составляло 2, 5, 20, 50 и 100, табл. 11.32) не имела принципиальных отличий за исключением того, что постановку опытов осуществляли в двухлитровых аквариумах. Меры по изъятию зоопланктона оказались более эффективными, и в течение всех восьми суток опыта водоросли не испытывали пресса выедания. Первичные данные этого опыта приведены в приложении 5.2.

Таблица 11.32. Действующие факторы роста водорослей в опыте № 2

№ колбы	Концентрация, мг/л		Отношение азота к фосфору
	азот	фосфор	
1	20	0,2	100
2	10	0,2	50
3	10	0,5	20
4	1	0,2	5
5	1	0,5	2

На рис. 11.19 приведены конечные биомассы трех основных отделов фитопланктона в зависимости от начальных отношений биогенных элементов. Отношения N:P, большие 5, как видно, заметно преобразуют структуру альгоценоза в направлении абсолютного доминирования зеленых. Биомасса зеленых водорослей имеет один пик, соответствующий самому интенсивному росту. Этот пик приходится на отношение азота к фосфору, равное 20. У диатомей и цианобактерий максимальной величины биомасса достигла при низких отношениях (2–5). Увеличение азотных добавок влечет за собой угнетение развития.

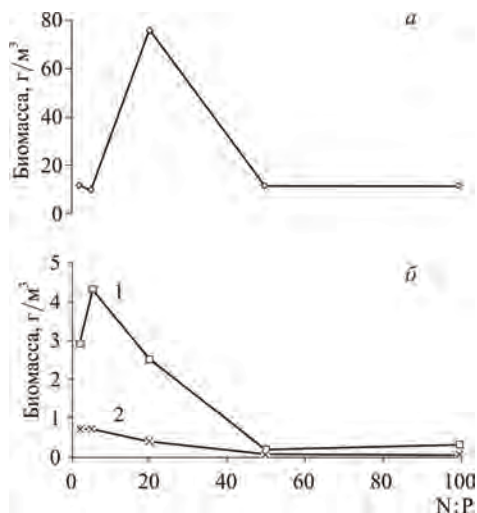


Рис. 11.19. Зависимость конечных абсолютных биомасс отделов фитопланктона от отношения азота к фосфору. а) Chlorophyta, б) Bacillariophyta (1), Cyanophyta (2)

Сравнение поведения доминирующих видов и родов из этих отделов показывает, что биомасса *S. quadricauda* практически полностью определяет поведение всего отдела зеленых (рис. 11.20). Другой представитель зеленых — род *Didymocystis* — имеет и второй пик биомассы при отношении 100. Таким образом, при более широких пределах варьирования отношения азота к фосфору заметна специфика и в откликах доминирующих видов зеленых. Для родов диатомей *Stephanodiscus* и *Nitzschia* оптимальными являются отношения в диапазоне от 5 до 20. Наконец, цианобактерия *Microcystis sp.* наилучшим образом развивается при отношениях 2–5. Более высокие отношения выступают для нее в качестве ингибирующего фактора. В то же время цианобактерия *Anabaena sp.* увеличивает биомассу при высоких отношениях.

На рис. 11.21 показано, как реагируют на разные отношения биогенных элементов средние размеры особей основных отделов на восьмые сутки опыта. Самые крупные клетки зеленых были обнаружены в колбе с отношением 20. При переходе к более высоким отношениям средние размеры снижаются, но все же остаются ббльшими, чем при отношениях 2 и 5. Отметим и повышение среднего объема клеток диатомей при N:P = 100. Цианобактерии имеют монотонную тенденцию к снижению среднего объема клеток по мере роста отношения азота к фосфору.

Относительные обилия размерных классов водорослей представлены на рис. 11.22. Поскольку клетки размером более 10 нг чрезвычайно редки в общей биомассе, к крупным клеткам в данном случае отнесены те, которые входили в диапазоны 1,1–3,2 и 3,3–10 нг. Так, особи из интервала 1,1–3,2 нг занимают доминирующее положение в сообществе при отношениях 20 и 50, при более низких и высоких отношениях их относительная биомасса понижается. Клетки массой 3,3–10 нг наиболее обильны при отношении, равном 5. Представительность трех самых мелких размерных классов падает при переходе от отношения 2 к отношению 50, однако при отношении, равном 100, они вновь занимают доминирующее положение.

Таким образом, отношение концентраций растворенных в воде азота и фосфора выступает в качестве одного из регулирующих факторов и для структуры прудового альгоценоза. Результаты первого из описанных опытов свидетельствуют о том, что абсолютная концентрация фосфатов в исследованном диапазоне и на фоне заданных азотных добавок не влияет на микросукцессию в аквариумах. Изменение же содержания азотных солей

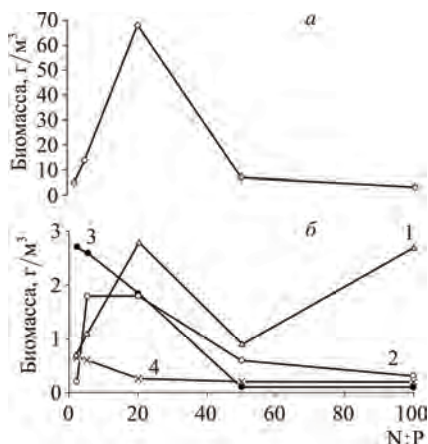


Рис. 11.20. Зависимость конечных абсолютных биомасс доминирующих видов и родов фитопланктона от отношения азота к фосфору. а) *Scenedesmus quadricauda*, б) *Didymocystis* (1), *Stephanodiscus* (2), *Microcystis* (3), *Nitzschia* (4)

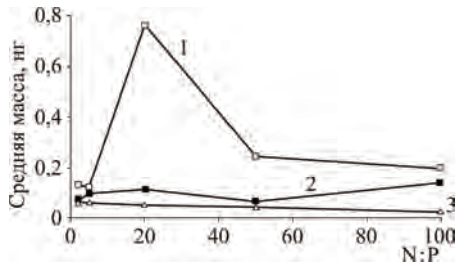


Рис. 11.21. Зависимость средней массы особи от отношения азота к фосфору у отделов фитопланктона: Chlorophyta (1), Bacillariophyta (2), Cyanophyta (3)

действует примерно в том же направлении, что и изменение отношения N:P. Однако увеличение исходной концентрации азота в воде не всегда ведет к очевидным эффектам. Скажем, доминирующие виды протококковых при высоких концентрациях понижают свою конечную биомассу, т. е. при не слишком больших перепадах исходных концентраций азота отсутствует монотонность отклика. Кроме того, не очевидно также влияние азота на размерную структуру сообщества. Поэтому, с нашей точки зрения, распределение групп водорослей определяет все же отношение основных биогенных элементов. Но варьировать это соотношение, имея перед собой цель управления сезонной сукцессией, следует при помощи увеличения или уменьшения азотных добавок.

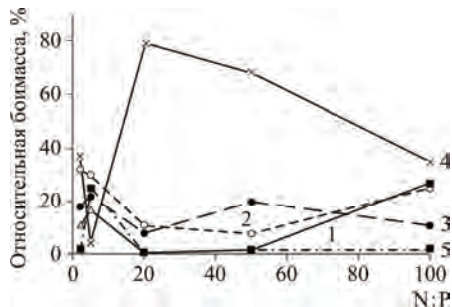


Рис. 11.22. Зависимость относительных биомасс размерных классов (до 0,1 нг (1); 0,1–0,3 нг (2); 0,4–1,0 нг (3); 1,1–3,2 нг (4), свыше 3,2 нг (5)) от отношения азота к фосфору

Что касается действия конкретных значений установленного фактора, то соотношения 15 и 20 наиболее благоприятно влияют на рост зеленых и, в частности, протококковых видов. Заметим, что и более высокие отношения (50 и 100) хотя и не приводят к абсолютным максимумам биомассы

зеленых, но и тем не менее никак не меняют их доминирующее положение в сообществе. Успешное развитие сине-зеленых определяется низкими отношениями азота к фосфору (2–5). Во всех остальных случаях рост отдела и составляющих доминантных видов заметно замедлен. Для диатомей, возможно, стимулирующими являются отношения, лежащие в пределах от 5 до 20.

Согласно исходной гипотезе оптимальным для данного вида или группы видов водорослей является соотношение лимитирующих субстратов в воде, равное соотношению минимальных квот по ним для этих видов. В разделе 11.1 содержится описание методов определения потребностей микроводорослей в азоте и фосфоре. Там же приведены конкретные значения клеточных потребностей для ряда видов зеленых водорослей и цианобактерий, выращиваемых в лаборатории в условиях накопительного культивирования. Сопоставляя эти данные с конечными биомассами видов в прудовой поликультуре, приходим к выводу, что в среднем для зеленых водорослей соотношение потребностей близко к их оптимальному отношению в исходной среде, т. е. к 20. По-видимому, для некоторых видов протококковых стимулирующими могут выступить и более высокие отношения — порядка 30–40.

Цианобактерии (*Anabaena*, *Anacystis*) также могут обладать высоким отношением минимальных квот (около 20), тогда как рост представителей данного отдела в прудовом сообществе сдерживался именно этим отношением. Однако среди сине-зеленых доминантов пруда, эффективно развивавшихся при отношениях, равных 2–5, не было представителей указанных родов. По-видимому, преобладавший среди сине-зеленых *Microcystis sp.* (во втором опыте) имеет иной оптимум отношения N:P, что подтверждено данными Г.-Ю. Ри и Дж. Готама [Rhee, Gotham, 1980]. Согласно этим данным, оптимальным для рода *Microcystis* является отношение азота к фосфору, равное 9.

Изложенные результаты показывают, что путем варьирования количества и отношения вносимых азотных и фосфорных компонентов минерального питания возможно регулировать таксономический и размерный состав природного фитопланктона *in vitro*.

11.4.4. Природный фитопланктон *in situ*

Еще в 30-е годы В.Пирсолл [Pearsall, 1930, 1932] одним из первых наблюдал, что различные отношения химических элементов, включая N:P, Ca+Mg:Na+K, способствуют образованию различных сообществ фитопланктона в природе.

В классической работе А. Редфилда показано [Redfield, 1958], что для фитопланктона отношение N:P в среде более 7 влечет лимитирование роста фосфором, а ниже 7 — азотом.

В. Смит [Smith, 1983], проанализировав ситуацию по 12 озерам мира, обнаружил преобладание цианобактерий в период, когда величина отношения азота к фосфору имеет значения менее 25 (рис. 11.23). При атомном отношении N:P больше 25 преобладают зеленые и диатомовые микроводоросли. В некоторых из исследованных озер увеличение данного отношения произошло из-за отвода фосфорсодержащих сточных вод, при этом также возросла доля нефиксирующих азот зеленых и диатомовых водорослей. Д. Тилман [Tilman, 1982] называет закономерность, обнаруженную В. Смитом, «драматическим воздействием показателя отношения азота к фосфору на таксономический состав альгоценозов озер».

Позднее В. Смит [Smith, 1986] обобщил материалы уже по 22 озерам, включив в анализ условия освещения и морфометрию водоемов. Учет, помимо отношения азота к фосфору, дополнительных факторов позволил оставить в силе вывод о существенном влиянии отношения биогенных элементов на видовую структуру планктона. Аналогичные исследования по озерам мира были проведены и другими авторами: по 38 озерам Т. Хеллстремом [Hellström, 1996], по 32 мелководным озерам Дании [Jensen et al., 1994], по 42 озерам Японии [Takomura et al., 1992], по малым озерам юга России [Сокольский, 1995].

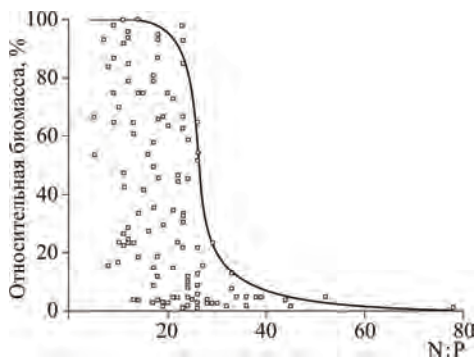


Рис. 11.23. Влияние отношения азота и фосфора на обилие сине-зеленых водорослей в озерах (по [Smith, 1983])

Ф. Пик и Д. Лин [Pick, Lean, 1987], проанализировав ряд исследований по влиянию различных соотношений питательных веществ на цианобактерии, пришли к выводу, что, помимо высокой температуры, относительной стабильности водной толщи, концентраций углерода и железа, для этой группы водорослей также важны определенные отношения азота к фосфору и определенные световые условия (см. также [Healey, 1982; Thomson, Rhee, 1994]).

Д. Шиндлер [Schindler, 1977] провел многолетнее экспериментальное изучение удобряемых малых озер. В одном из озер, куда в течение шести лет подряд добавляли удобрения с атомным отношением N:P, равным 30, на протяжении всего опыта в фитопланктоне доминировали водоросли рода *Scenedesmus*. После этого пропорция азота и фосфора в удобрении в этом озере была снижена до 11 и в нем стали преобладать сине-зеленые азотфиксаторы рода *Anabaena*. В дальнейшем, когда и в первом озере отношение понизили до 5, в нем сменился тип «цветения»: доминирующее положение также заняли синезеленые (*Aphanizomenon gracile*). Д. Шиндлер подчеркивает, что цианобактерии не только преобладают при низких отношениях азота к фосфору в удобряемой воде исследованных озер, но их доминирование также может быть спровоцировано путем экспериментального внесения подкормки в указанных отношениях. Так, при снижении в удобрениях отношения азота к фосфору до 5 оказалось, что прирост биомассы фитопланктона в экспериментальном озере (в 4–8 раз по сравнению с удобряемым) происходит почти полностью за счет сине-зеленых [Findley, Kasian, 1987].

Зависимость обилия цианобактерий от низких отношений азота к фосфору и от достаточного снабжения фосфором была получена также при изучении «цветения» фитопланктона в озере Кеннеди [Stockner, Shortreed, 1988].

Если до сих пор речь шла о влиянии на структуру фитопланктона отношения минеральных форм азота и фосфора, то, согласно Д. Маккуину и Д. Лину [McQueen, Lean, 1987], рост усредненной годовой доли для цианобактерий был стимулирован уменьшением отношения нитратного азота к общему фосфору. И наоборот, когда это отношение было больше 5, никогда не наблюдалось массового развития сине-зеленых.

К сходному выводу привели исследования в озере Соянг (Корея), где увеличение роли цианобактерий произошло после постепенного увеличения с 1984 по 1989 гг. концентрации фосфора (на фоне большого количества азота) и соответствующего уменьшения отношения N:P от 100 до 50 [Cho et al., 1990]. Обратный эффект наблюдался в южноафриканском водохранилище Хартбиспоорт [Haarhoff et al., 1992]. Меры по очистке воды от хозяйственных стоков привели здесь к тому, что значение отношения N:P в воде возросло от 4 до 25. Общая биомасса фитопланктона после этого снизилась, а ранее доминировавшие цианобактерии (*Microcystis aeruginosa*) сменились зелеными водорослями. Обратная зависимость между численностью цианобактерий и величиной N:P в озерных экосистемах доказана путем статистического корреляционного анализа [Varis, 1991].

Существуют данные [Blomqvist et al., 1989; Klarwijk, 1990], свидетельствующие о коренной перестройке структуры водорослевого ценоза при смене соотношения N:P в воде. Так, после внесения в шведское кислое озеро Ньюфатет (фоновое содержание общего азота 200 мкг/л, общего

фосфора — 4мкг/л; N:P = 50) 100 мкг азота и 10 мкг фосфора на 1 л (N:P = 10) значительно увеличилась биомасса *Merismopedia tenuissima*, *Peridinium inconspicuum*, *Dyctiosphaerium botritella*, хотя до внесения добавок доминировал только первый из этих видов [Blomqvist et al., 1989]. Отношение неорганических форм азота и фосфора в бассейне Рейна за последние 45 лет сильно уменьшилось [Klarwijk, 1990]. Это привело к тому, что за эти годы видовой состав фитопланктона стал беднее, т. к. несколько таксонов исчезли, а численность других многократно уменьшилась.

Совместное действие азота, фосфора и кремния также может влиять на состав природного альгоценоза. Долговременные изменения гидрохимии дельты Рейна, выразившиеся в снижении величин Si:N и Si:P, способствовали массовому развитию динофлагеллят и цианобактерий [Admiraal, Vlugt, 1990]. Избавиться от этого явления удалось за счет снижения азотной и фосфорной нагрузки.

Шеймесс с соавторами [Shames et al., 1990] пришли к выводу, что регуляторами цветения фитопланктона могут быть соотношения не только азота, фосфора и кремния, но и некоторых других веществ и даже микроэлементов. Так, в их опытах соотношение концентраций сульфатов и молибденового катиона определяло доминирующую роль в сообществе азотфиксирующих цианобактерий. Авторы подчеркивают, что отдельно концентрации этих ионов не влияли на процесс фиксации азота.

В течение 10 лет в Северной Адриатике, опресняемой рекой По, и в Северном Мексиканском заливе, опресняемом рекой Миссисипи, отношения Si:N, N:P и Si:P значительно изменялись [Justic et al., 1995]. В результате видовая структура фитопланктонного сообщества изменилась полностью.

М. Мичард и соавторы [Michard et al., 1996] изучали вариации отношения N:P как фактора, определяющего распространение *Microcystis aeruginosa* в гиперэвтрофном водоеме вблизи города Рон (Франция). В каждом из двух лет наблюдений летний пик биомассы этого вида начинался, как только молярное отношение N:P снижалось ниже 5. Быстрый рост микроцистиса, по-видимому, не регулировали биологические факторы. Любые манипуляции по снижению содержания азота, приводившие к снижению отношения N:P, приводили к доминированию микроцистиса.

Цветение цианобактерии *Aphanizomenon* в озере Киннерет [Gorphen, 1994; Gorphen et al., 1999] также согласуется с гипотезой о ведущей роли отношения ресурсов: ее внезапное появление в озере явно обязано уменьшению отношения N:P.

С гипотезой о роли отношения N:P согласуется смена доминирования с *Microcystis* на *Oscillatoria* в озере Касимигаура (Япония) при увеличении отношения N:P [Takamura et al., 1992; Fujimoto et al., 1997].

Удобрение рыбководных прудов солями азота и фосфора в отношении 4:1 приводило к доминированию сине-зеленых цианобактерий, попытка же

изменить отношение N:P до 10 повлекла доминирование эвгленовых водорослей [Сокольский, Тамразова, 1980; Новожилова, и соавт., 1987]. В тех же экспериментах осуществляли попытку использовать удобрения с отношением N:P около 6 для стимуляции роста клеток диатомовых [Сокольский, 1995; Сокольская, 1993].

Таким образом, отношение концентраций в воде незаменимых химических элементов признается многими исследователями фактором, прямо влияющим на соотношение биомасс различных водорослей в естественном сообществе.

Рассмотрим результаты опытов [Левич и соавт., 1988; Булгаков и соавт., 1992; Levich, Bulgakov, 1992; Левич и соавт., 1996а, б] по регуляции состава естественного фитопланктона, которые вели в течение нескольких лет на семи экспериментальных нагульных рыбоводных прудах Астраханской области (площадь прудов 0,25–3,5 га, глубина около 1,5 м). Управление структурой альгоценоза осуществляли при помощи потоков компонентов минерального питания автотрофов, что реализовывали посредством специальной системы удобрения прудов [Левич и соавт., 1996б], которую испытывали на фоне контроля.

В опытные пруды с начала апреля по начало сентября вносили два раза в неделю азотные и фосфорные удобрения в виде соответственно аммиачной селитры и простого суперфосфата. В апреле-мае отношение количеств азота и фосфора в удобрениях в расчете на элемент равнялось 4, а на протяжении остальной части сезона его меняли от 25 до 50. В первые два внесения удобрений, непосредственно перед зарыблением, в пруды добавляли повышенные дозы биогенных элементов для обеспечения возрастающих потребностей микроводорослей в период лаг-фазы (так называемая «разгонка»). В первом экспериментальном сезоне это мероприятие в опытном пруду не было проведено, однако в течение десяти дней после зарыбления отношение азота к фосфору в удобрениях равнялось 6–8, а затем было повышено до 30–50. Кроме того, в этом же сезоне частота внесения удобрений практически не отличалась от таковой в контроле, т. е. удобрения вносили раз в 10–15 дней. В третьем сезоне в период весенней «разгонки», а также в дальнейшем отношение вносимых в опытный пруд азота и фосфора было заключено в диапазоне от 25 до 50. Высокое отношение азота к фосфору в удобрениях в течение большей части всех трех сезонов достигали за счет увеличенных в 2–3 раза по сравнению с контролем сезонных доз азотных удобрений и уменьшенных примерно в 3 раза доз фосфорных удобрений. Обязательным элементом удобрения экспериментальных прудов была также неравномерная по сезону динамика внесения минеральных веществ в соответствии с меняющимися в течение года пищевыми потребностями фитопланктона, зоопланктона и растительноядных рыб. В контрольные пруды те же минеральные удобрения вносили раз

в 10–15 дней с отношением азота к фосфору, равным 4, причем абсолютные дозы вносимых веществ в течение сезона были постоянными.

Основные отличия опытной и контрольной систем удобрения состояли в разном отношении количества азота к количеству фосфора во вносимых веществах, начиная с середины вегетационного сезона, и разной частоте внесения питательных веществ в течение всего сезона.

Заметим, что высокое отношение азота к фосфору во вносимых с повышенной частотой веществах вместе с некоторыми другими мероприятиями составили рациональную экологизированную систему удобрения рыбоводных прудов, основная цель которой — достижение запланированных повышенных урожаев рыб в условиях прудовой поликультуры. Потоки компонентов минерального питания влияют на различные части прудового биоценоза. Остановимся более подробно на эффектах регулирования состава фитопланктона.

С апреля по сентябрь во всех прудах раз в 10 дней отбирали пробы фитопланктона и проводили гидрохимические измерения, в частности, устанавливали концентрации в воде минеральных форм азота и фосфора. Путем микроскопирования определяли численность отдельных видов фитопланктона. Параллельно измеряли индивидуальные размеры клеток, затем с помощью размеров вычисляли биомассы популяций (данные о размерах и биомассах клеток фитопланктона, полученные в этих экспериментах, помещены в приложении 5.1.1). Анализ таксономической структуры фитопланктонного сообщества вели на уровне видов, родов, порядков и отделов микроводорослей.

Для исследования влияния экспериментального удобрения на размерную структуру сообщества все фитопланктонные организмы классифицировали по размерам особей в единицах массы (см. раздел 11.4.3).

Кроме того, анализировали биомассы доминирующих видов и родов фитопланктона, в данном случае тех, биомасса которых составляла не менее 20 % от суммарной биомассы фитопланктона минимум в пяти датах отбора проб (из 15–20 проб в сезоне).

Анализ эффектов рациональной системы удобрения производили путем сравнения усредненных значений гидрохимических параметров, биомасс таксонов и размерных классов фитопланктона в опытных и контрольных прудах. Усреднения проводили как в целом по сезону, так и отдельно по двухмесячным интервалам (апрель-май, июнь-июль и август-сентябрь). Анализ усредненных данных дополняли анализом сезонных динамик ряда характеристик.

Средние значения некоторых гидрохимических и фитопланктонных параметров представлены в табл. 11.33. Для некоторых переменных усреднения приведены не за все периоды сезона. Это связано с отсутствием различий между опытом и контролем в указанные промежутки времени.

Таблица 11.33. Усредненные гидрохимические и гидробиологические параметры опытных и контрольных прудов

Параметр	Первый год		Второй год		Третий год	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Концентрация суммарного минерального азота в воде, мг/л						
средняя за апрель-май	1,27	0,48	1,61	0,61	1,01	1,20
средняя за июнь-июль	2,17	0,52	1,23	0,84	1,35	0,75
средняя за август-сентябрь	2,74	0,89	1,30	1,18	3,50	1,73
среднесезонная	1,94	0,57	1,40	0,86	1,81	1,16
Концентрация минерального фосфора в воде, мг/л						
средняя за апрель-май	0,18	0,09	0,13	0,11	0,05	0,08
средняя за июнь-июль	0,11	0,07	0,43	0,29	0,21	0,14
средняя за август-сентябрь	0,10	0,10	0,37	0,24	0,09	0,08
среднесезонная	0,13	0,08	0,30	0,21	0,13	0,10
Отношение концентраций азота и фосфора в воде						
средняя за апрель-май	7	5	12	6	20	15
средняя за июнь-июль	20	7	3	3	6	5
средняя за август-сентябрь	27	9	4	5	39	22
среднесезонная	15	7	5	4	14	12
Биомасса протококковых водорослей, мг/л						
средняя за апрель-май	3,47	3,87	0,58	4,09	0,90	1,17
средняя за июнь-июль	3,08	2,47	2,71	3,92	4,26	2,26
средняя за август-сентябрь	5,13	5,01	11,18	9,39	4,92	3,13
среднесезонная	3,65	3,32	3,83	5,60	3,32	2,13
Биомасса зеленых водорослей, мг/л						
средняя за апрель-май	3,69	4,39	47,49	4,98	1,74	3,25
средняя за июнь-июль	3,95	3,03	3,40	4,26	5,77	3,85
средняя за август-сентябрь	8,24	8,02	14,53	9,66	6,34	4,09
среднесезонная	4,98	4,48	24,15	6,14	4,58	3,71
Биомасса цианобактерий, мг/л						
средняя за апрель-май	0,83	6,41	0	0	3,73	3,61
средняя за июнь-июль	1,28	3,64	1,98	2,08	11,37	18,60
средняя за август-сентябрь	5,64	4,08	2,43	3,35	22,15	17,34
среднесезонная	2,30	4,16	1,27	1,60	11,70	13,27
Биомасса диатомовых водорослей, мг/л						
средняя за апрель-май	4,48	10,00	0,91	11,68	3,38	1,22
средняя за июнь-июль	2,36	3,86	0,76	1,34	1,79	1,30
средняя за август-сентябрь	2,89	8,25	8,16	2,10	4,37	2,71
среднесезонная	2,81	5,88	2,56	5,82	3,01	1,65
Биомасса эвгленовых водорослей, мг/л						
средняя за апрель-май	6,71	8,78	5,61	3,32	0,12	0,14
средняя за июнь-июль	4,25	7,22	1,07	0,83	1,46	0,51
средняя за август-сентябрь	8,12	2,84	4,27	3,64	4,93	1,55
среднесезонная	5,59	6,36	3,69	2,68	1,94	0,66

Таблица 11.33. Продолжение

Параметр	Первый год		Второй год		Третий год	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Доля биомассы протококковых водорослей от общей биомассы, %						
средняя за апрель-май	19	16	11	16	18	20
средняя за июнь-июль	24	11	30	41	33	11
средняя за август-сентябрь	26	11	29	44	15	12
среднесезонная	24	12	22	31	23	14
Доля биомассы зеленых водорослей от общей биомассы, %						
средняя за апрель-май	20	24	78	23	24	42
средняя за июнь-июль	30	24	44	47	29	20
средняя за август-сентябрь	38	72	43	47	19	16
среднесезонная	30	41	58	37	29	26
Доля биомассы цианобактерий от общей биомассы, %						
средняя за апрель-май	4	3	0	0	24	28
средняя за июнь-июль	10	36	17	19	44	55
средняя за август-сентябрь	20	17	14	18	54	67
среднесезонная	11	21	9	11	40	49
Биомасса размерного класса 0,3–1 нг, мг/л						
средняя за апрель-май	2,96	5,32	6,16	11,31	1,64	1,48
средняя за июнь-июль	4,10	3,52	1,39	1,54	3,44	1,26
средняя за август-сентябрь	9,17	7,36	10,00	9,88	7,97	4,13
среднесезонная	5,20	4,75	5,38	8,02	4,05	2,10
Биомасса размерного класса 1–3,2 нг, мг/л						
средняя за апрель-май	5,51	2,13	41,62	3,47	3,80	3,23
средняя за июнь-июль	1,53	0,67	3,04	2,49	5,16	4,66
средняя за август-сентябрь	0	1,97	12,05	0,98	9,87	8,46
среднесезонная	1,74	1,22	21,05	2,45	5,96	5,20
Биомасса <i>Scenedesmus quadricauda</i> , мг/л						
средняя за апрель-май	0,32	0,74	0,01	0,53	0,36	0,12
средняя за июнь-июль	0,93	0,65	0,20	0,27	1,28	1,02
средняя за август-сентябрь	2,66	1,61	0,54	0,42	1,25	0,36
среднесезонная	1,27	0,90	0,20	0,42	0,97	0,55
Биомасса <i>Melosira sp.</i> , мг/л						
средняя за июнь-июль	-	-	0,28	0,20	0,70	0,42
средняя за август-сентябрь	-	-	5,39	0,19	1,79	1,20
среднесезонная	-	-	1,37	0,12	0,76	0,49
Биомасса <i>Merismopedia sp.</i> , мг/л						
средняя за июнь-июль	-	-	0,01	0,09	-	-
средняя за август-сентябрь	-	-	0,04	0,21	-	-
среднесезонная	-	-	0,01	0,09	-	-
Биомасса рода <i>Phormidium</i> , мг/л						
средняя за июнь-июль	-	-	-	-	0,39	15,16
средняя за август-сентябрь	-	-	-	-	6,94	10,67
среднесезонная	-	-	-	-	2,01	8,91

Концентрация азотсодержащих солей в воде опытных прудов была постоянно выше, что соответствовало повышенным дозам вносимого с удобрениями азота. Более высокое содержание минерального фосфора в опыте связано, видимо, с учащением внесения суперфосфата [Журавлев, 1994]. Отношение азота к фосфору в воде чаще всего выше в прудах, удобряемых по экспериментальной методике.

Следует учитывать, что измеряемые концентрации биогенных элементов показывают те уровни азота и фосфора в воде, которые стали результатом многочисленных процессов в пруду, включающих питание автотрофов, метаболизм гидробионтов, окислительно-восстановительные реакции в толще воды и в грунтах. Тем не менее и в результате этих процессов отношение растворенных азота и фосфора оставалось в опыте повышенным.

Из табл. 11.33 следует, что в опытных прудах начиная с июня были созданы более благоприятные условия для развития представителей порядка протококковых водорослей. Во втором сезоне испытаний эффект стимулирования протококковых опытным удобрением проявился позднее — в августе и сентябре; из-за этого и среднесезонная биомасса протококковых оказалась в опыте ниже. В целом увеличение абсолютной биомассы протококковых в опытных прудах по сравнению с контрольными во второй половине сезона не вызывает сомнений, что иллюстрирует рис. 11.24, *а*. Главным действующим элементом системы удобрения в данном случае, видимо, становится отношение азота к фосфору во вносимых селитре и суперфосфате, которое как раз в середине сезона достигает максимальных значений (25–50), что и приводит к наиболее значительным откликам. К осени биомасса несколько снижается, но остается все же выше, чем в контроле. Одновременно, как правило, возрастает и относительное обилие протококковых в общей фитомассе. Доля клеток этого порядка достигает в отдельные моменты 60 % (рис. 11.24, *б*).

Среди доминирующих видов протококковых наиболее чувствителен к экспериментальному удобрению прудов *S. quadricauda*, который практически регулярно во второй половине сезона имеет повышенную биомассу в прудах с увеличенным отношением азота к фосфору.

Протококковые вместе с вольвоксовыми составляют основную биомассу отдела зеленых водорослей. Несмотря на то, что на уровне вольвоксовых не обнаружено эффектов экспериментальной системы удобрения, стимулирование протококковых видов приводит и к росту биомассы зеленых в целом, наблюдаемому во второй половине сезона (табл. 11.33).

Увеличение отношения азота к фосфору не приводит к улучшению роста диатомовых и эвгленовых водорослей (по крайней мере если говорить о суммарной биомассе отделов). Отдельные превышения соответствующей опытной биомассы над контрольной носят случайный характер и не позволяют говорить об эффекте как о закономерности. Однако, если рас-

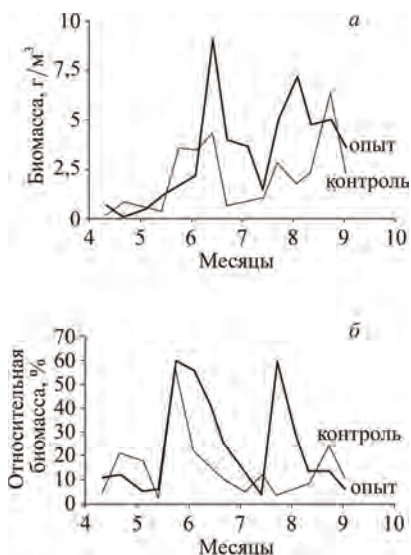


Рис. 11.24. Динамика биомассы (а) и относительной доли (б) протококковых

смагивать усредненные биомассы и динамику развития, например, массового рода диатомей *Melosira* (табл. 11.33), легко обнаружить повышение его биомассы в опытном пруду на протяжении большей части сезона.

Внесение удобрений в опытные пруды стало причиной подавления абсолютной и относительной биомассы цианобактерий с середины сезона (рис. 11.25 и табл. 11.33). Это произошло за счет высокого отношения биогенных элементов в удобрениях. Как видно из табл. 11.33, подавление связано со снижением в опыте биомассы «ведущих» родов сине-зеленых *Merismopedia* и *Phormidium*, которое приходилось на период с июня по сентябрь.

Свидетельством сдвига в размерной структуре альгоценоза следует считать увеличение биомассы клеток средних размерных классов 0,4–1 и 1,1–3,2 нг в прудах, удобряемых по экспериментальной методике (табл. 11.33).

Приведенные результаты убедительно показывают, что управление структурой альгоценоза путем варьирования отношения основных биогенных элементов можно осуществлять не только в лабораторных условиях на искусственных питательных средах, но и в таких достаточно сложных природных системах, как рыбоводный пруд. Отношения азота к фосфору порядка 25–50 приводят к увеличению биомассы протококковых и зеленых водорослей в целом. Одновременно снижается биомасса цианобактерий.

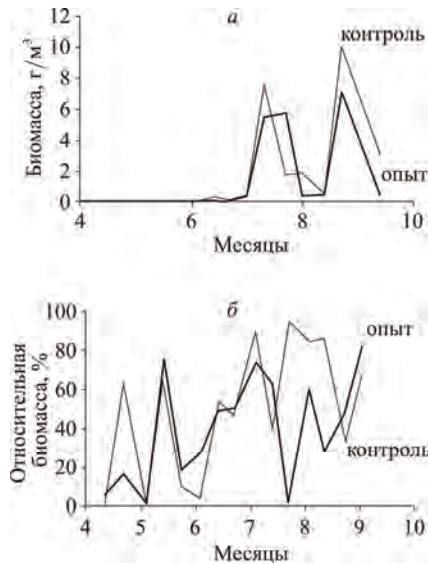


Рис. 11.25. Динамика биомассы (а) и относительной доли (б) сине-зеленых

Дополнительной иллюстрацией влияния химического состава среды, например, на биомассу зеленых водорослей служат данные статистического исследования многолетних среднесезонных и средnedвухмесячных гидрхимических и фитопланктонных характеристик нагульных прудов методом детерминационного анализа [Левич и соавт., 1996б].

Исследовали объясняемую переменную — «абсолютная биомасса зеленых водорослей» — и объясняющие переменные — «количество внесенных с удобрениями азота и фосфора», «отношение азота к фосфору в удобрениях», «концентрация общего минерального азота и фосфора в воде», «отношение этих концентраций». Для каждой из этих переменных рассматривали усреднения по сезону, за апрель–май, июнь–июль, август–сентябрь. Каждая переменная включала в себя 20 значений, соответствующих разным прудам в разные годы наблюдения, независимо от способа удобрения. Весь ряд из 20 значений для каждой переменной был разделен на три условных класса — «мало», «средне» и «много». Детерминационный анализ позволил установить детерминации (сопряженности) между различными переменными, находящимися в том или ином качественном классе. При этом учитывали только существенные детерминации, т. е. те, которые удовлетворяли определенным порогам «точности» и «полноты». За «точность» принимали процент случаев, когда нужные значения объяс-

няемой переменной (например, низкая среднесезонная биомасса зеленых водорослей) совпали с выделенными значениями объясняющей переменной (например, малое отношение азота к фосфору в удобрениях в августе–сентябре) от общего числа случаев нужных значений объясняющей переменной. Процент этих случаев от общего числа случаев выделенных значений объясняемой переменной принимали за «полноту» детерминации. Существенные детерминации для абсолютной биомассы зеленых водорослей в среднем за сезон, за август–сентябрь и июнь–июль в классе «мало» представлены в табл. 11.34. Характер найденных соответствий показывает, что снижение биомассы видов зеленых обусловлено низким отношением азота к фосфору в удобрениях, а не отношением этих элементов в воде прудов, т. к. последнее является уже результатом жизнедеятельности гидробионтов. Снижение биомассы зеленых связано с уменьшением количества минерального азота как в удобрениях, так и в среде. Фактором подавления биомассы зеленых является повышенное количество фосфора, внесенного с удобрениями. С другой стороны, к тому же эффекту приводит пониженная концентрация этого элемента в воде.

В системе экспериментального удобрения прудов был заложен целый ряд мероприятий, направленных на интенсификацию процессов продуцирования биомассы микроводорослей. Однако главным элементом системы, ответственным за перестройку структуры альгоценоза в прудах, стало отношение субстратных факторов роста в виде азота и фосфора, поступающих в водоемы с минеральными удобрениями. Это можно проиллюстрировать следующими наблюдениями. В течение всех трех сезонов испытания модифицированной системы удобрения на прудах наблюдали повышение биомассы зеленых и снижение биомассы сине-зеленых водорослей. Как уже отмечали выше, в первом сезоне испытаний отсутствовала весенняя «разгонка» роста водорослей и частота внесения удобрений не увеличивалась, а в третьем сезоне в весенних дозах удобрений отношения азота к фосфору были выше 4. Тем не менее указанные эффекты управления структурой фитопланктона были достигнуты и в эти два сезона.

Рассмотрим возможное влияние на структуру водорослевого сообщества абсолютных количеств азота и фосфора в удобрениях и в среде. Различия в дозах селитры и суперфосфата между опытными и контрольными прудами характерны для всех периодов сезона, в т. ч. и для апреля–мая. Однако изменение состава фитопланктона в направлении вытеснения цианобактерий видами протококковых происходили только с середины сезона, после того как начинали оказывать влияние высокие отношения азота к фосфору. Еще одним доказательством преимущественного влияния на структуру фитопланктона отношения азота к фосфору по сравнению с другими компонентами системы удобрения стали результаты второго сезона испытаний, когда это отношение в удобрениях и в воде с июня по сентябрь было ниже, чем в другие годы. Оказалось, что увеличение биомассы про-

Таблица 11.34. Существенные детерминации для низкой биомассы зеленых водорослей

Объясняемая переменная		Объясняющая переменная		Характеристики детерминации	
название	значение	название	значение	точность	полнота
биомасса зеленых водорослей среднесезонная	мало	количество азотных удобрений, внесенных в апреле-мае	средне	78	70
		количество азотных удобрений, внесенных в августе-сентябре	мало	56	90
		количество фосфорных удобрений, внесенных в июне-июле и за год	много	78	70
		отношение азота к фосфору в удобрениях в августе-сентябре	мало	50	70
		концентрация минерального азота в июне-июле	мало	75	60
		концентрация минерального азота среднесезонная	мало	71	50
		концентрация минерального фосфора в апреле-мае	мало	78	70
		концентрация минерального фосфора в августе-сентябре	мало	69	90
		концентрация минерального фосфора среднесезонная	мало	86	60
биомасса зеленых водорослей в среднем за август-сентябрь	мало	количество азотных удобрений, внесенных в апреле-мае	средне	56	62
		количество фосфорных удобрений, внесенных в июне-июле	много	67	75
		концентрация минерального азота в апреле-мае	мало	64	88
		концентрация минерального азота в июне-июле	мало	62	62
		концентрация минерального азота в августе-сентябре	мало	67	50
		концентрация минерального фосфора в апреле-мае	мало	56	62
		концентрация минерального фосфора в августе-сентябре	мало	54	88
биомасса зеленых водорослей в среднем за июнь-июль	мало	количество фосфорных удобрений, внесенных в июне-июле	много	75	54
		отношение азота к фосфору в удобрениях в апреле-мае	мало	75	69
		концентрация минерального фосфора в апреле-мае	мало	78	54
		концентрация минерального фосфора в июне-июле	средне	75	69

тококковых и подавление биомассы сине-зеленых были не столь выраженными (табл. 11.33).

В основе механизмов избирательного влияния отношения N:P на разные таксоны лежит способность клеток водорослей к сбалансированному росту при оптимальном отношении концентраций ресурсов в среде (оптимальность отношения ресурсов понимаем как его близость к отношению потребностей в данных ресурсах для данного таксона, см. раздел 9.4).

В ряде работ приведены значения оптимальных отношений концентраций биогенных элементов, найденные экспериментальным путем, а также на основе непосредственного расчета потребностей клеток (см. раздел 11.1). Для отдела зеленых водорослей соотношение оптимальных потребностей в среднем близко к 20–30. По-видимому, отдел зеленых водорослей обладает определенной физиологической однородностью в отношении потребностей разных видов в компонентах минерального питания. Именно поэтому в экспериментальных прудах растет абсолютная и относительная биомасса представителей всего отдела. Тем не менее среди зеленых есть виды с отношением потребностей, отличным от 20–50. Дело в том, что отношение элементов питания управляет развитием не всего отдела зеленых, а только некоторых, «ведущих», видов с таким сочетанием минимальных количеств веществ в клетке, которое равно или близко к их отношению в питательной среде. Среди зеленых таким видом был *S. quadricauda*, для которого отношение потребности в азоте к потребности в фосфоре варьирует в среднем в пределах от 20 до 30 [Muller, 1972; Dauta, 1982b; Левич, Артюхова, 1991].

Представители родов *Merismopedia* и *Phormidium*, занимая доминирующее положение в биомассе цианобактерий, хуже растут при высоких отношениях азота к фосфору, снижая тем самым биомассу всего отдела. Нам не известны азотные и фосфорные потребности этих родов. Однако для рода *Microcystis*, от которого существенно зависит биомасса отдела сине-зеленых, оптимально низкое отношение N:P — около 4 [Rhee, Gotham, 1980]. По другим данным, для цианобактерий, обитающих в малых озерах, отношение потребностей в азоте и в фосфоре в среднем равно 10 [Баранов, 1968]. Объяснение стимулирования роста сине-зеленых низким отношением концентраций азота и фосфора может быть двояким. Помимо соответствия потребностей в биогенных элементах и их количества во внешней среде, на рост цианобактерий может положительно влиять их способность к азотфиксации.

При низком отношении азота к фосфору в воде прудов и возникающей вследствие этого ситуации лимитирования по азоту сине-зеленые водоросли, благодаря способности усваивать атмосферный азот, имеют преимущество перед представителями других таксонов. Так, в гипертрофных озерах минимальное отношение концентраций N:P предшествовало вспышкам цветения азотфиксаторов [Barica, 1990]. И наоборот, эффект

обогащения водохранилища азотом проявлялся в снижении скорости роста фитопланктона, если в нем доминировала азотфиксирующая цианобактерия *Aphanizomenon flos-aquae* [Елизарова, Королева, 1990]. Считается, что не все цианобактерии обладают этим свойством, а только те из них, которые состоят из крупных, слабо окрашенных толстостенных клеток, называемые гетероцистами [Bothe, 1982]. Это, в первую очередь, представители родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*. Однако к азотфиксации способны также водоросли, не имеющие гетероцист, например, относящиеся к роду *Oscillatoria* [Carpenter, Price, 1976; Bryceson, Fay, 1981]. В исследованных нами прудах роды, обладающие гетероцистами, никогда не доминировали по биомассе, а, как уже отмечали, разницу между контролем и опытом в развитии сине-зеленых определяло повышение биомассы родов *Merismopedia*, *Phormidium* или (в некоторые сезоны испытаний) родов *Aphanothece* и *Microcystis*, не способных к азотфиксации [Bothe, 1982]. По другим данным [Varis, 1992] ограничение поступления азота в озера благоприятствовало не только азотфиксирующим цианобактериям, но и роду *Microcystis*. Следовательно, у цианобактерий, как и у прочих водорослей, существует отклик не столько на абсолютные, сколько на относительные количества биогенных элементов. Это замечание позволяет склониться к мысли, что в основе улучшения или ухудшения жизнедеятельности сине-зеленых в процессах управления структурой альгоценоза прудов лежит соответствие между соотношением потребностей в азоте и фосфоре и соотношением этих элементов во вносимых в воду веществах (см. также [Holm, Armstrong, 1981; Shames et al., 1990]).

Диатомея *Melosira sp.* увеличивает свою биомассу в опытных прудах в те периоды сезона, когда максимально отношение биогенных элементов в удобрениях, что также, вероятнее всего, говорит о совпадении отношений концентраций и минеральных квот вида.

Отсутствие воспроизводимого эффекта зависимости биомассы вольвоксовых, диатомовых в целом и эвгленовых от увеличения отношения азота к фосфору в пруду может свидетельствовать либо о том, что оптимальное значение соотношения для них лежит где-то в промежутке между 5 и 20, либо о большом разбросе видоспецифических отношений потребностей. Отсюда вытекает невозможность создания условий для доминирования отделов в целом. Возможно лишь стимулирование отдельных видов или родов, что подтверждает пример с *Melosira sp.*

Изменение размерной структуры альгоценоза, возможно, свидетельствует о зависимости потребности организмов в биогенных элементах от величины клеток. Так, стимулируемые виды *S. quadricauda* и *Melosira sp.* как раз входят в классы 0,4–1 и 1,1–3,2 нг, тогда как роды *Merismopedia* и *Phormidium*, биомасса которых увеличивалась в опытных прудах, относятся соответственно к классам менее 0,1 нг и 3,3–10 нг.

Кроме влияния на фитопланктонное сообщество, при экспериментальном удобрении прудов были достигнуты и рыбоводные эффекты. В среднем общая рыбопродуктивность в опытных прудах оказалась выше на 16 %, а продуктивность по растительноядным рыбам — выше на 19 % по сравнению с контрольными прудами. Таким образом, стимулирующее воздействие на фитопланктон системы удобрения с высоким отношением азота к фосфору сказалось в конечном итоге и на повышенной биомассе его потребителей — фитопланктоядных рыб [Levich, Bulgakov, 1992; Левич и соавт., 1996а, б]. Высокой рыбопродуктивности мог содействовать улучшенный кислородный режим экспериментально удобрявшихся прудов. В среднем за три сезона содержание растворенного в воде кислорода в опыте было выше на 11 %.

Таким образом, главным фактором, управляющим структурой альгофлоры в пруду, стало внесение минерального питания в виде азота и фосфора в определенном соотношении, соответствующем соотношению потребностей клеток, в данном случае — клеток, относящихся к «ведущим» видам отделов зеленых и диатомовых и, возможно, к размерным классам 0,4–1 и 1,1–3,2 нг. Опыт показал, что с помощью правильного подбора отношений азота и фосфора во вносимых удобрениях можно управлять развитием не только видов и родов, но и (в некотором приближении) отделов и порядков фитопланктона, а также размерных групп.

11.4.5. Концепция направленного регулирования типов «цветения» водоемов

Управление структурой фитопланктонного сообщества водоема может иметь существенно прикладное значение. Учитывая, что непосредственные потребители микроводорослей — зоопланктеры и растительноядные рыбы — обладают определенной избирательностью в питании; трофическая цепь может функционировать с разной степенью эффективности в зависимости от типа цветения фитопланктона. Кроме того, отдельные систематические группы водорослей содержат токсины или, наоборот, способны к обеззараживанию загрязненных сточных вод.

Антропогенное обогащение природных вод компонентами минерального питания водорослей приводит к изменению качества вод, нежелательному по отношению ко многим целям водопользования: бытовой, рекреационной, рыбохозяйственной, энергетической и т. д. Типичная причина эвтрофирования водоемов — увеличение нагрузки по соединениям фосфора [Vollenweider, 1971; Сиренко, Гавриленко, 1978].

Типичное последствие эвтрофирования водоемов — бурное «цветение» сине-зеленых водорослей с последующим отмиранием их избыточной биомассы, выделением токсинов, нарушением кислородного режима, органолептическими проявлениями гниения и т. д.

С эколого-трофологической точки зрения накопление в водоемах при эвтрофировании избыточной биомассы сине-зеленых есть следствие того, что большинство таксонов цианобактерий являются трофическим тупиком в пищевых цепях гидробионтов.

Типичный путь преодоления эвтрофирования — снижение фосфорной нагрузки на водоемы. Однако этот путь, как правило, трудноосуществим: источники фосфорных соединений не локализованы, многочисленны, разнородны и сопряжены с такими сторонами человеческой деятельности, ограничение которых требует изменения образа жизни миллионов людей. Типичные способы преодоления последствий эвтрофирования — это химические методы осаждения соединений фосфора [Safferman, Morris, 1963] и физико-химические методы «борьбы» с сине-зелеными: механическое удаление биомассы, аэрирование огромных территорий, применение альгицидных препаратов и веществ-коагулянтов, использование ультразвука [Комаренко, Васильева, 1972; Schmidt, 1973; Бумбу и соавт., 1974, 1976]. Все эти методы недешевы и малоэффективны, а внесение альгицидных соединений неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности других гидробионтов.

Для преодоления нежелательных последствий обогащения водоемов соединениями фосфора предложен комплекс экологических методов управления экосистемами [Левич, 1995; Levich, 1996]. Напомню два возможных механизма возникновения «гиперцветения» сине-зеленых в результате обогащения вод фосфором.

Первый из них связан со способностью некоторых таксонов цианобактерий (и только цианобактерий) к фиксации растворенного в воде азота [Carpenter, Price, 1976; Bryceson, Fay, 1981; Bothe, 1982]. При избытке солей фосфора развитие водорослей ограничено соединениями азота, и безусловное преимущество в росте получают таксоны сине-зеленых, способные к азотфиксации. Другими словами, неазотфиксирующие организмы (зеленые, диатомовые, эвгленовые, некоторые виды сине-зеленых и др.) растут пропорционально имеющимся (невысоким) ресурсам азота, а азотфиксирующие цианобактерии — пропорционально высоким поступлениям фосфора.

Второй механизм доминирования сине-зеленых, точнее, их неазотфиксирующих таксонов, может быть связан с низким оптимальным для их роста отношением азота к фосфору в поступающих ресурсах. Отношение азота к фосфору в компонентах минерального питания является фактором, управляющим доминированием видов в альгоценозах.

Об этом, в частности, свидетельствует анализ математико-экологических моделей (см. раздел 9.4). Из этого анализа вытекает утверждение о том, что оптимальные для различных групп микроводорослей отношения веществ близки к отношениям клеточных потребностей в этих веществах каждой из рассматриваемых групп.

Доказательства направленного влияния отношения азота к фосфору на различные таксоны микроводорослей содержит ряд эмпирических исследований природного и лабораторного фитопланктона (см. разделы 11.4.3 и 11.4.4).

Результаты собственных экспериментов по накопительному культивированию прудового фитопланктона *in vitro* (см. раздел 11.4.3) показали, что при смене отношения начальных концентраций азота и фосфора в культуральной среде изменяется состав альгоценоза. У сине-зеленых водорослей максимальная биомасса достигается при низких отношениях (2–5). При этом среди цианобактерий преобладают неазотфиксирующие виды, из чего можно сделать вывод о том, что на улучшение или ухудшение условий их роста влияло не абсолютное количество азота, а отношение азота к фосфору в среде. И по данным других авторов, что отмечалось выше, управление цветением сине-зеленых, как и других отделов фитопланктона из природных водоемов, с успехом можно осуществлять при варьировании отношения компонентов минерального питания в искусственной среде.

Опыты по внесению в пруды минеральных форм азота и фосфора в различных количественных сочетаниях позволяют говорить о возможности достижения эффекта направленного регулирования типа «цветения» в природных условиях (см. раздел 11.4.4). При повышении величины отношения азота к фосфору биомасса протококковых возрастает, а биомасса цианобактерий, наоборот, снижается. Здесь, так же как и в опытах *in vitro*, стимулирование сине-зеленых при низком отношении осуществляется за счет доминирующих видов, не способных к азотфиксации.

Сопоставление многочисленных данных по озерам мира [Schindler, 1977; Smith, 1986] подтверждает вывод о том, что сине-зеленые более жизнеспособны при более низких значениях отношения азота к фосфору, чем, например, зеленые водоросли (см. рис. 11.23).

Предлагаемый экологический путь избавления от избыточной (вследствие фосфорного обогащения) продукции трофически неиспользуемых цианобактерий включает два шага экосистемного управления.

Первый шаг — биогенное манипулирование — состоит в увеличении в воде эвтрофированного водоема отношения азота к фосфору. Нетрадиционность (и даже парадоксальность) метода заключается в том, что необходимое увеличение достигается не за счет снижения количества фосфора, а за счет добавления в эвтрофированный водоем соединений азота. Как показывают названные выше модельные и экспериментальные исследования, при определенных отношениях в среде азота к фосфору биогенная манипуляция приводит к подавлению цветения цианобактерий и доминированию протококковых микроводорослей.

Второй шаг управления — биоманипулирование — заключается в интродукции в водоем фитопланктоядных рыб, переводящих избыточную первичную продукцию активно потребляемых ими протококковых во вто-

ричную продукцию рыб. Для этой цели оправдано введение в действие рациональной системы удобрения рыбоводных водоемов, в которые интродуцированы белые и пестрые толстолобики [Levich, Vulgakov, 1992; Левич и соавт., 1996а, б]. Апробация такой системы в прудах для выращивания молоди и товарной рыбы показала высокую эффективность проводимых мероприятий (см. раздел 11.4.4). Избыток вносимого в воду азота не переходит в избыток азотсодержащих соединений (нитраты, нитриты и т. д.) в тканях рыб. Содержание солей одинаково в рыбах из опытных и контрольных прудов и не выходит за верхнюю границу, предписанную санитарным ГОСТом.

Интродукция растительных водорослей — не единственный путь утилизации избыточной (за счет эвтрофирования) биомассы зеленых микроводорослей. Клетки зеленых активно потребляются мирным зоопланктоном, который, в свою очередь, служит пищей плотоядным гидробионтам, в силу чего первичная продукция в обычных для трофических пирамид пропорциях трансформируется в конечные звенья пастбищных и детритных пищевых цепей водоема. Именно поэтому не наблюдают катастрофических последствий бурного «цветения» зеленых, диатомовых и других активно потребляемых таксонов водорослей: вслед за пиком цветения водорослей следуют пики численности зоопланктона и т. д. Таким образом, в отличие от цианобактерий, биомасса потребляемых водорослей не накапливается и не разлагается. Именно поэтому парадоксальное добавление азотных форм питательных веществ в обогащенный фосфором водоем не приводит к усугублению нежелательных последствий эвтрофирования (отравлению водоема, недостатку кислорода).

Предложенные методы регуляции типа цветения (смена доминирования сине-зеленых на преобладание зеленых водорослей) применимы для рекреационных водоемов, для водоемов-охладителей, для водоемов питьевого и комплексного назначения. Особую роль биогенные манипуляции могут играть как элементы рациональной экологизированной системы удобрения рыбоводных водоемов, особенно с поликультурой рыб, включающей растительных водорослей.

Существуют ситуации, в которых желательно и противоположное направление регулирования цветения. Речь идет о водоемах-накопителях неочищенных бытовых и зоологических стоков, воду из которых после биологической доочистки предлагается использовать для полива сельскохозяйственных культур. Низкие значения отношения азота к фосфору (за счет добавок фосфорных соединений) в таких водоемах приведут к цветению воды цианобактериями. Цианобактерии за счет биоцидных (бактерицидных, фунгицидных и т. п.) свойств [Сиренко, Козицкая, 1988] в достаточной степени способны к обеззараживанию сточных вод птицефабрик, звероферм, некоторых животноводческих комплексов и предприятий коммунально-бытового хозяйства. Токсины большинства сине-зеленых водо-

рослей обладают широким спектром антимикробного действия по отношению к представителям сапрофитных и патогенных микроорганизмов. При больших концентрациях токсинов происходит подавление бактерий-сапрофитов, болезнетворных микробов (эшерихий, сальмонелл, шигелл, стафилококков), яиц гельминтов [Кирпенко и соавт., 1977].

Избыточное содержание цианобактерий вместе с другими водорослями в воде для полива может положительно сказываться на развитии сельскохозяйственных культур, в частности хлопчатника. При орошении земель водой с высокой биомассой фитопланктона улучшается их биологическое состояние (обеспечение кислородом, закрепление в почве азотистых и гумусовых веществ, обогащение ее белками, витаминами, ауксинами, микроэлементами, незаменимыми аминокислотами, минеральными солями), успешно протекает борьба с корневой гнилью, снижается заболеваемость хлопчатника [Музафаров и соавт., 1984]. Некоторые виды цианобактерий способны продуцировать метаболиты, стимулирующие всхожесть семян и рост взрослых особей хлопчатника, пшеницы, риса [Касимова и соавт., 1984; Краснянская и соавт., 1984].

11.4.6. Обсуждение

После публикации материалов многолетних исследований по экспериментальной и теоретической экологии фитопланктона в двух монографиях на русском языке [Левич и соавт., 1996б; 1997] мы с коллегами представили обзор наших результатов по регуляции состава альгоценозов с помощью изменений отношения ресурсов в среде для публикации в широко цитируемый журнал *Archiv für Hydrobiologie*. После получения положительных рецензий главный редактор журнала В. Ламперт предложил устроить на его страницах форум для предъявления различных точек зрения на наш основной тезис: отношение лимитирующих рост ресурсов в среде является фактором, определяющим относительные обилия видов в сообществе фитопланктона. В августовском номере 1999 года вслед за нашей с Н. Г. Булгаковым статьей [Bulgakov, Levich, 1999] появились статьи известных гидробиологов С. Рейнольдса (Великобритания), В. Смита и С. Беннет (США) и У. Зоммера (Германия).

Участники дискуссии обратили внимание на специфику наших исследований в сравнении с другими работами по изучению конкуренции фитопланктона за ресурсы. Экспериментальный контекст и формальное моделирование в наших исследованиях относятся к накопительному культивированию. Тем самым акцент переносится с процесса конкуренции на ее результат и не рассмотрены кинетические характеристики роста и потребления (например, соответствующие скорости), а только лишь конечное стационарное состояние [Reynolds, 1999].

У. Зоммер [Sommer, 1999] подчеркивает, что механизмы, порождающие исходы конкуренции в лабораторных культурах и опытах *in situ*, не обязательно должны быть идентичны. Также возможен эффект влияния быстро растущих видов на питательную среду для медленно растущих видов, и первые не испытывают непосредственного влияния со стороны последних. Из-за отсутствия характерного для проточного культивирования вымывания медленно растущих видов на конечном состоянии сказываются начальные и промежуточные стадии роста, не имеющие, по мнению У. Зоммера, отношения к конкуренции видов.

Действительно, используемые нами для предсказания итогов совместного культивирования видов модели не вскрывают физиологические механизмы влияния начальных концентраций ресурсов (точнее, их отношений) на конечные относительные обилия видов. Вариационная модель основана на телеологическом экстремальном принципе — постулате о стремлении структуры сообщества к максимальному и допустимому запасом ресурсов видовому разнообразию. Связь между отношением исходных концентраций ресурсов и конечными относительными обилиями видов — формальный результат применения исходного постулата. В объяснении результатов конечными целями (телеологии) — и сила и слабость вариационных моделей. Слабость очевидна — отсутствие механизмов, объясняющих результаты. Сила — в возможности предсказаний даже в тех случаях, когда имеющийся уровень развития знаний не позволяет заложить в модель конкретные механизмы, ведущие от причин к следствиям.

В имитационную модель (см. раздел 11.4.1) изначально также не закладывали зависимость обилий на стационарной фазе роста от начальных отношений количеств ресурсов в среде. В модель закладывали хорошо известные эмпирические зависимости скоростей роста и потребления от внешних (закон Моно) и внутриклеточных (закон Друпа) концентраций ресурсов. По существу, имитационная модель представляет собой большую аппроксимирующую «формулу», связывающую рост и потребление для фитопланктона. Однако машинные эксперименты с моделью показали, что заложенные в нее эмпирические закономерности влекут зависимость конечных относительных численностей видов от отношений начальных концентраций биогенных веществ, лимитирующих рост. Другими словами, зависимость относительных обилий видов на стационарной стадии развития сообщества от отношений лимитирующих ресурсов в начале опыта следует из заложенных в имитационную модель законов Моно, Друпа и сохранения вещества. Замечу, что по отношению к имитационной модели эти законы являются такими же постулатами, как экстремальный принцип для вариационной модели. Физиологические механизмы, порождающие для фитопланктона законы типа Моно или Друпа, обсуждаются, но твердо не установлены.

И вариационную, и имитационную модели отличает еще и то обстоятельство, что они не только адекватно предсказывают исход конкуренции, но и указывают физиологические параметры видов — их потребности в лимитирующих ресурсах, — которые определяют предсказанный исход.

В комментариях С. Рейнольдса постоянно сквозит сомнение в том, что результаты конкуренции за ресурсы действительно определяются отношением содержаний ресурсов в среде, а не их абсолютными концентрациями. Этот вопрос чаще других возникает и в дискуссиях с коллегами. Поэтому сформулирую еще раз свой ответ на него: *абсолютные дозы ресурсов безусловно определяют суммарную биомассу сообщества; отношения же количеств ресурсов определяют долю в общей биомассе, которая приходится на ту или другую (таксономическую, размерную) группу организмов, т. е. отношения ресурсов влияют на относительные биомассы.* Этот ответ продиктован анализом многих литературных данных, материалами собственных опытов, теоремами вариационного моделирования и машинными экспериментами с имитационной моделью (повторю, что в модели не закладывали зависимость относительных обилий от отношений ресурсов).

Еще один повод для уточнения дает возможное толкование представлений об оптимальных для видов отношениях ресурсов. Один из критериев оптимальности — наибольшая скорость роста вида при оптимальном отношении ресурсов [Reynolds, 1999]. Другой возможный критерий — сбалансированное потребление сообществом всех ресурсов [Rhee, Gotham, 1980; Tilman, 1981; Terry, 1985]. Большинство же авторов не уточняют свой критерий оптимальности, подразумевая, что отношение оптимально, если «дает преимущества в конкуренции». Акцентирую представление об оптимальности, принятое в наших с соавторами работах: *отношение ресурсов оптимально для данного вида, если оно близко к отношению потребностей этого вида в рассматриваемых ресурсах (см. раздел 9.5). Оптимальные отношения ресурсов обеспечивают оптимальную численность вида в сообществе, более высокую, чем другие отношения.*

В. Смит и С. Беннет [Smith, Bennett, 1999] поддерживают доказательства, предложенные нами в пользу гипотезы о роли отношений ресурсов в определении структуры фитопланктонных сообществ. В свою очередь, они приводят расширенный обзор дополнительных эмпирических доказательств этой гипотезы. В. Смит и С. Беннет пишут, что не все лимнологи согласны с этими аргументами, но, несмотря на это, сами авторы «безусловно согласны с Булгаковым и Левичем в том, что теория отношения ресурсов дает правдоподобное объяснение продолжительных изменений в видовом составе фитопланктона».

11.4.7. О возможности регулирования состава сообщества диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa*

В биологических процессах с участием микроорганизмов, в том числе и представителей рода *Pseudomonas* (см. раздел 11.1.6), важная роль принадлежит сообществам бактерий. Параметры процессов и урожай продуцируемых веществ в большой степени зависят от доли, которая в биомассе сообщества приходится на те или иные группы клеток. По этой причине большое значение приобретает возможность управлять структурой сообщества или, другими словами, поддерживать сообщество необходимого состава, представленного группами микроорганизмов в необходимых пропорциях. Один из путей для формирования структуры сообществ состоит в регулировании их состава с помощью отношения компонентов минерального питания в среде [Левич, 1980].

Особая ситуация в микробиологических биотехнологиях возникает из-за явления диссоциации микроорганизмов [Милько, Егоров, 1991]. При этом активность диссоциантов, их физиологические особенности, влияющие на продуцирование биологически активных веществ, различны, что приводит к необходимости контролировать состав возникающей поликультуры.

Возможности регулирования состава микробиологических сообществ были исследованы в рамках приложения вариационной модели к описанию развития сообщества *R*-, *S*-, и *M*-диссоциантов штамма *Pseudomonas aeruginosa* К-2.

По данным опытов с монокультурами рассчитали потребности диссоциантов в питательных веществах (табл. 11.7; см. раздел 11.1.6, [Фурсова и соавт., 2004б]). Затем, используя полученные значения, по разработанным алгоритмам построили области лимитирования. Сопоставление теоретических и экспериментальных данных показало, что вариационная модель адекватно предсказывает лимитирующие ресурсы (см. раздел 11.2, [Фурсова и соавт., 2004а]).

Стратификация пространства ресурсов при фиксированном уровне фосфора в начальной среде для смешанной культуры трех и двух (*RS*) диссоциантов представлена на рис.11.26 (для культуры из двух диссоциантов область лимитирования трех ресурсов является отрезок на границе IV, V и VI областей — см. рис.11.26, б). Вид областей лимитирования в координатах $\left(\frac{C}{N}; \frac{C}{P}\right)$ для смеси двух диссоциантов изображен на рис.11.27.

В каждом из стратов, используя формулу структуры сообщества, рассчитали относительные численности групп организмов, образующих сообщество. Далее полностью представлен случай *R*- и *S*-диссоциантов в смеси. Зависимость относительных численностей видов в сообществе от отношения ресурсов в среде можно проследить по рис.11.28. Каждый из

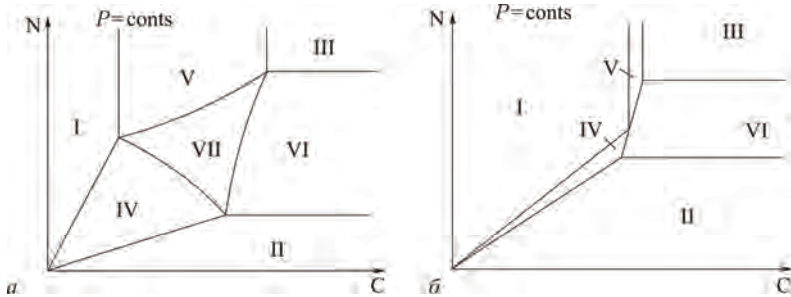


Рис. 11.26. Стратификация пространства ресурсных факторов для смешанной культуры трех (а) и двух (б) диссоциантов. В области I лимитирует углерод (С), в II — азот (N), в III — фосфор (P), в IV — углерод и азот, в V — углерод и фосфор, в VI — азот и фосфор, в VII — все три ресурса

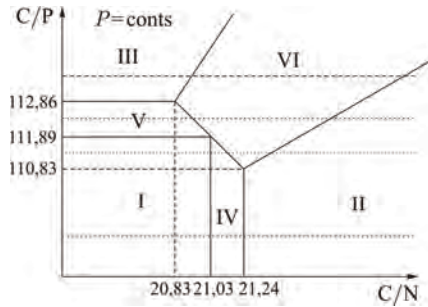


Рис.11.27. Стратификация пространства ресурсов в координатах $\left(\frac{C}{N}; \frac{C}{P}\right)$ для смеси двух диссоциантов (RS). Тонкие горизонтальные пунктирные линии соответствуют значениям отношения C/P, для которых проведены расчеты зависимости относительных обилий диссоциантов как функций отношения C/N (см. рис. 11.28)

рис. 11.28, а, 11.28, б, 11.28, в, 11.28, г (все возможные конфигурации состава культуры в зависимости от соотношений питательных веществ в начале культивирования) соответствует фиксированному отношению C:P. В областях I, II, III относительные численности постоянны. Численные значения задаются выражениями $r = x_0^{q_R^k}$, $s = x_0^{q_S^k}$, где x_0 — корень уравнения $x^{q_R^k} + x^{q_S^k} = 1$, r и s — относительные численности R- и S-диссоциантов, индекс k обозначает ресурс, а параметры q_R^k , q_S^k — соответствующие потребности (значения из табл. 11.7). В области IV графиками зависимостей относительных численностей от отношения C:N являются участки гипербол,

задаваемых уравнениями $r = \frac{-17,5\xi + 409}{-10,5\xi + 280}$, $s = \frac{7\xi - 129}{-10,5\xi + 280}$, где $\xi = \frac{C}{N}$.

В области ограничения роста азотом и фосфором (область VI) обилия задаются формулами $r = \frac{4\zeta - 17,5}{3\zeta - 10,5}$, $s = \frac{-\zeta + 7}{3\zeta - 10,5}$, где $\zeta = \frac{N}{P}$. Для построения

графиков этих зависимостей на плоскости (C/N; отн. числ.) (рис.11.28) значения ζ , соответствующее области VI, рассчитывается исходя из заданного уровня отношения C:P и интервала значений, принимаемых отношением $\frac{C}{N}$, а именно как частное $\frac{C}{P} : \frac{C}{N}$.

В области V постоянные относительные численности при фиксированном отношении $\frac{C}{P}$ определяются по формулам $r = \frac{4\eta - 409}{3\eta - 280}$, $s = \frac{-\eta + 129}{3\eta - 280}$ подстановкой в них конкретного значения $\eta = \frac{C}{P}$.

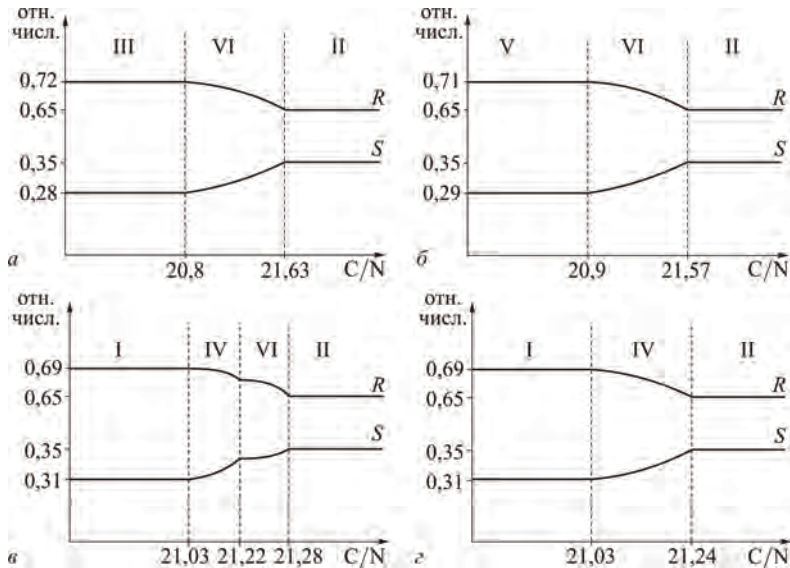


Рис.11.28. Зависимость относительных численностей (отн. числ.) R- и S-диссоциантов (r, s) от отношения углерода к азоту (C/N) в исходной среде. а) C/P ∈ (110,83]; б) C/P = 111; в) C/P = 112,5; г) C/P = 112,9

В серии экспериментов, проведенных со смешанными культурами бактерий *P. aeruginosa* среды были ограничены по одному из питательных веществ (см. серию опытов, описанных в разделе 11.3.2). В соответствующих областях однофакторного лимитирования предсказываемый моделью состав культуры сравнивали с данными эксперимента ([Фурсова и соавт., 2005]; раздел 11.3.2). Анализ результатов показал, что из 36 наборов данных в 29 расчетный состав поликультур отличается от экспериментального не более чем на 12 % (табл. 11.23). Провести опытную проверку предсказываемых моделью значений во всем диапазоне изменений отношений ресурсов не представляется возможным. Это связано, во-первых, с узостью интервалов L^k / L^s ($k, s = 1, 2, 3$), задающих области многофакторного лимитирования (см. рис.11.27 и рис.11.28), и с точностью, с которой могут быть составлены исходные среды, а во-вторых, с незначительными различиями состава сообщества в стратах в сравнении с погрешностью определения долей диссоциантов.

Регулирование состава возможно лишь в задаваемых моделью пределах. Как видно из рис.11.28, для видов, обладающих полученными значениями потребностей, нельзя изменить доминирующую группу организмов. Однако при «подходящих» значениях потребностей, варьируя соотношение питательных веществ в среде, можно получать на стационарной стадии роста различные распределения видов по рангам (от наименее до наиболее многочисленного). Подробно об этом было рассказано в предыдущих разделах (см., например, раздел 10.2, рис. 10.4 и раздел 11.4.2, рис. 11.14).

Глава 12

ЗАДАЧИ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ

В главе 12 приведены различной степени общности примеры приложения теорем (см. главу 9) и алгоритмов (см. главу 10) вариационного моделирования к решению конкретных задач количественной экологии сообществ.

12.1. Расчеты областей лимитирования

12.1.1. Сообщество из одного вида

Пусть известны начальные концентрации ресурсов в среде L_0^k ($k=1,2$ или $1,2,3$) и потребности организмов сообщества в этих ресурсах.

Необходимо найти лимитирующий компонент питания.

Решение.

1) Пусть сообщество потребляет два питательных вещества. Вектор потребностей $\vec{q} = (q^1, q^2)$ задает на плоскости (L^1, L^2) луч, определяющий границу областей лимитирования. В каждой области лимитирующим является тот ресурс, координатная ось которого не принадлежит этой области. Граница между ними является областью лимитирования двух ресурсов. Для определения лимитирующей компоненты питания данной среды необходимо определить, в какую область попадает точка (L_0^1, L_0^2) (рис. 12.1).

Для расчета лимитирующего ресурса необходимо найти минимальное из отношений начального содержания потребляемых веществ и соответствующих потребностей: $\min\left(\frac{L^1}{q^1}, \frac{L^2}{q^2}\right)$.

2) Пусть сообщество потребляет три питательных вещества. Вектор потребностей $\vec{q} = (q^1, q^2, q^3)$ задает в пространстве (L^1, L^2, L^3) луч, который вместе с координатными осями определяет границы семи областей лимитирования: сам луч является областью лимитирования трех факторов; плоскости, проходящие через оси координат и луч, — области лимитирования роста двумя факторами; вне этих границ — области лимитирования одним фактором. В каждой области лимитирующим является тот ресурс, координатная ось которого не принадлежит этой области. Аналогично случаю двух веществ для определения лимитирующей компоненты пита-

ния данной среды необходимо определить, в какую область попадает точка (L_0^1, L_0^2, L_0^3) (рис. 12.2).

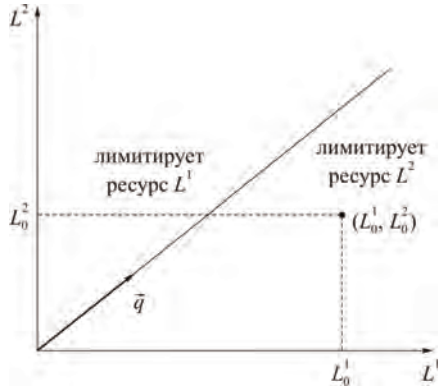


Рис. 12.1. Области лимитирования сообщества из одного вида, потребляющего два ресурса

Для расчета лимитирующего ресурса необходимо найти минимальное из отношений начального содержания потребляемых веществ и соответствующих потребностей: $\min\left(\frac{L^1}{q^1}, \frac{L^2}{q^2}, \frac{L^3}{q^3}\right)$.

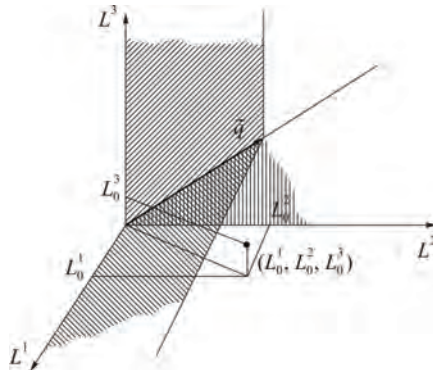


Рис. 12.2. Области лимитирования сообщества из одного вида, потребляющего три ресурса

Примеры.

1) Рассмотрим культуру *R*-диссоцианта бактерий *Pseudomonas aeruginosa*. Будем считать, что рост клеток может ограничивать углерод или

азот. Потребности клеток в этих веществах составляют 129 и 7×10^{-12} мг/кл) соответственно. Начальный уровень рассматриваемых веществ равен 7,98

и 1,81 мг/мл соответственно. Сравнение частных $\frac{L^k}{q^k}$, $k=1,2$, дает следующий результат: $\frac{7,98}{129} < \frac{1,81}{7}$. Таким образом, при культивировании кле-

ток на среде с указанным начальным содержанием углерода и азота остановка роста культуры будет вызвана исчерпанием углерода.

2) Рассмотрим культуру *S*-диссоцианта бактерий *Pseudomonas aeruginosa*. Будем считать, что рост клеток может ограничивать углерод, азот или фосфор. Потребности клеток в этих веществах составляют 409, 17,5 и 4 ($\times 10^{-12}$ мг/кл) соответственно. Начальный уровень рассматриваемых веществ равен 0,4, 0,015 и 0,01 мг/мл соответственно. Сравнение частных

$\frac{L^k}{q^k}$, $k=1,2,3$, дает следующий результат: $\frac{0,01}{4} > \frac{0,4}{409} > \frac{0,015}{17,5}$. Таким образом, при культивировании клеток на среде с указанным начальным содержанием основных питательных веществ остановка роста культуры будет вызвана исчерпанием азота.

12.1.2. Сообщество из нескольких видов

1) Пусть известны начальные запасы основных питательных веществ, которые могут ограничивать рост сообщества, и потребности организмов каждой группы в этих ресурсах.

Необходимо найти лимитирующий компонент питания.

Решение. Сначала необходимо найти границы областей лимитирования, на которые разбито пространство потребляемых ресурсов. Для этого нужно воспользоваться соответствующими формулами, выведенными в главе 10, подставляя в них числовые значения потребностей. Затем, основываясь на построенных границах, определить, в какую из областей пространства ресурсов попадает точка, задающая начальный состав среды.

Пример.

Рассмотрим поликультуру трех диссоциантов бактерий *P. aeruginosa*, потребляющих углерод, азот и фосфор. Необходимо определить, какой ресурс будет исчерпан при выращивании сообщества микроорганизмов на среде, содержащей 0,12 мг/мл углерода, 0,015 мг/мл азота и 0,01 мг/мл фосфора. Подстановка в формулы пункта 10.3.3 значений потребностей (таблица потребностей приведена в пункте 11.1.6, таблица 11.6) дает границы областей лимитирования (рис.12.3). Точка с координатами, соответствующими начальным запасам веществ в среде, принадлежит области лимитирования углеродом. Таким образом, именно это вещество и ограничивает рост поликультуры трех диссоциантов при заданном составе среды.

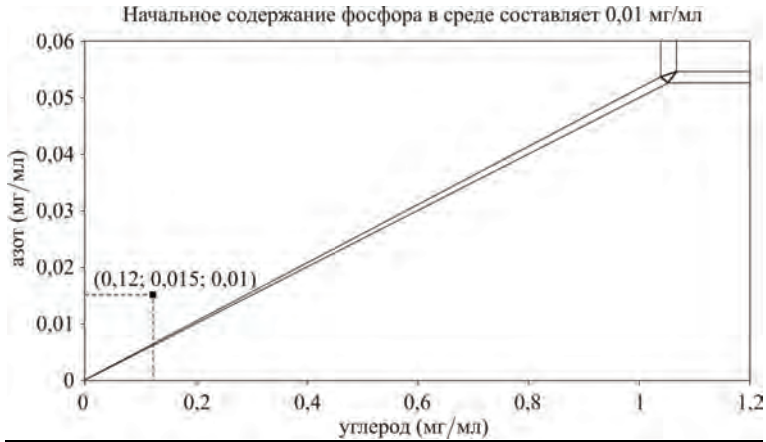


Рис. 12.3. Области лимитирования для смешанной культуры трех диссоциантов *P. aeruginosa*

2) Пусть известны потребности вида в трех основных питательных веществах и неизменные начальные уровни содержания двух ресурсов в среде. Начальное содержание третьего вещества изменяется от опыта к опыту.

Необходимо найти концентрацию третьего вещества, при которой происходит переключение лимитирования при постоянных концентрациях двух других ресурсов.

Решение. Луч, порожденный вектором потребностей, и три координатные оси образуют три полуплоскости, являющиеся одновременно границами между областями однофакторного лимитирования и областью лимитирования двумя факторами. Для определения искомой концентрации необходимо найти координату точки пересечения прямой, параллельной оси изменяющегося ресурса и одной из трех полуплоскостей-границ (рис. 12.4).

Пусть изменяется ресурс L^3 . Сравниваем отношение потребностей вида в двух других ресурсах и отношение начальных концентраций этих веществ: $\frac{q^2}{q^1} \sqrt{\frac{L_0^2}{L_0^1}}$. Если отношение $\frac{q^2}{q^1}$ больше, то искомое значение кон-

центрации $L_{иск}^3$ ищут из равенства $\frac{q^2}{q^1} = \frac{L_0^2}{L_{иск}^3}$. В противоположном слу-

чае — из равенства $\frac{q^1}{q^3} = \frac{L_0^1}{L_{иск}^3}$. Если отношение постоянных начальных концентрации двух ресурсов равны отношению потребностей в них, то ис-

комое значение концентрации третьего ресурса определяется любым из равенств: $\frac{L_0^1}{q^1} = \frac{L_0^2}{q^2} = \frac{L_{иск}^3}{q^3}$.

Пример. Рассмотрим культуру *M*-диссоцианта, которую выращивают на средах, с неизменным начальным содержанием углерода и азота (0,78 и 0,1 мг/мл соответственно), варьируя от опыта к опыту начальный уровень фосфора. Потребности *M*-диссоцианта в этих веществах составляют 525, 31 и 6 ($\times 10^{-12}$ мг/кл). Сравним частные $\frac{31}{525}$ и $\frac{0,1}{0,78}$: $\frac{31}{525} < \frac{0,1}{0,78}$, следовательно, начальная концентрация фосфора, определяется равенством $\frac{L_0^1}{6} = \frac{0,78}{L_{иск}^3}$. Итак, $L_{иск}^3 = 0,009$ мг/мл.

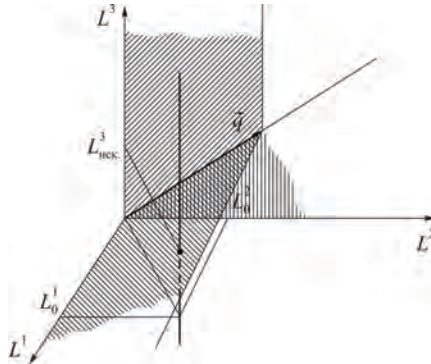


Рис. 12.4. Значение концентрации $L_{иск}^3$ определяет переключение лимитирования при постоянных начальных концентрациях двух других ресурсов

12.2. Расчеты численностей организмов

12.2.1. Культура из одного вида

Пусть известны потребности вида в ресурсах и начальное содержание питательных веществ в среде. Необходимо найти количество организмов к моменту остановки роста, вызванной исчерпанием некоторого ресурса из среды

Решение. Количество вновь образовавшихся клеток прямо пропорционально потребляемому из среды ресурсу: $n = aL$, где n — количество клеток, a — коэффициент пропорциональности, равный $1/q^L$ (q^L — по-

требность вида в рассматриваемом питательном веществе), L — количество потребленного вещества. Поскольку необходимо найти численность вида на стационарной стадии, то для расчета необходимо сначала определить, какие вещества будут полностью исчерпаны (см. раздел 12.1). Количество потребленного к моменту остановки роста лимитирующего (т. е. полностью исчерпанного) вещества в точности равно его первоначальному содержанию в среде. Таким образом, количество организмов в сообществе на стационарной стадии роста рассчитывается как $n = L_0^k / q^k$, где L_0^k — содержание лимитирующего ресурса в начале культивирования, q^k — потребность организмов сообщества в этом веществе.

Пример. Рассчитаем количество клеток R -диссоцианта на стационарной стадии роста при культивировании бактерий на среде, содержащей 7,98 мг/мл углерода и 1,81 мг/мл азота. Согласно результатам определения лимитирующего вещества (см. пример из п.12.1), в рассматриваемых условиях рост культуры будет ограничивать углерод. Или, другими словами, наступление стационарной стадии роста будет вызвано полным потреблением этого вещества из среды. Таким образом, количество образовавшихся клеток R -диссоцианта следует рассчитывать как отношение начального запаса углерода в среде к соответствующей потребности диссоцианта:

$$\frac{7,98 \text{ [мг/мл]}}{129 \cdot 10^{-12} \text{ [мг/ккл]}} \approx 62 \cdot 10^9 \text{ [ккл/мл]}.$$

12.2.2. В сообществе более одного вида

Пусть известны потребности видов в ресурсах и начальное содержание питательных веществ в среде. Необходимо найти количество организмов в сообществе к моменту остановки роста, вызванной исчерпанием некоторого ресурса из среды.

Решение. Первым шагом решения является определение того или тех ресурсов, исчерпание которых приведет к остановке роста сообщества (см. раздел 12.1). Затем необходимо воспользоваться формулой структуры сообщества (выражения для частных случаев представлены в главе 10) для расчета относительных численностей $\frac{n_i}{n}$ каждой популяции сообщества.

Общая численность находится по формуле $n = \frac{L^r}{\sum_{i=1}^w q_i^r \frac{n_i}{n}}$, где индекс r обо-

значает лимитирующий ресурс.

Пример. Рассмотрим смешанную культуру трех диссоциантов *P. aeruginosa*, выращиваемую на среде с содержанием в среде углерода, азота и фосфора на уровне 0,4, 0,015 и 0,01 мг/мл соответственно. В таких условиях лимитирующим ресурсом является углерод (см. пример из раздела 12.1). Согласно формуле структуры сообщества в области лимитирования роста сообщества одним фактором, относительные численности диссоциантов рассчитываем как $\frac{n_R}{n} = x_0^{q_R^C}$, $\frac{n_S}{n} = x_0^{q_S^C}$, $\frac{n_M}{n} = x_0^{q_M^C}$, причем $x_0^{q_R^C} + x_0^{q_S^C} + x_0^{q_M^C} = 1$. Подставляя значения потребностей, получаем $x_0^{129} + x_0^{409} + x_0^{525} = 1$; $x_0 \approx 0,9964$; $\frac{n_R}{n} = x_0^{129} \approx 0,62$; $\frac{n_S}{n} = x_0^{409} \approx 0,23$; $\frac{n_M}{n} = x_0^{525} \approx 0,15$. Далее, общая численность сообщества равна:

$$\frac{0,4 \text{ [мг/мл]}}{(129 \cdot 10^{-12} \cdot 0,62 + 409 \cdot 10^{-12} \cdot 0,23 + 525 \cdot 10^{-12} \cdot 0,15) \text{ [мг/кл]}} \approx 1,6 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]}.$$

12.3. Расчеты потреблений нелимитирующих ресурсов

Пусть известны потребности вида в ресурсах и начальное содержание питательных веществ в среде. Необходимо найти, в каком количестве будут потреблены нелимитирующие вещества к моменту остановки роста сообщества.

Решение. В качестве первого шага выясним, какие из изучаемых ресурсов будут полностью поглощены сообществом в процессе роста. Зная начальные запасы в среде основных питательных веществ, а также потребности организмов в этих ресурсах, рассчитываем границы областей лимитирования и определяем, какому из стратов принадлежит вектор ресурсов, задающий начальный состав среды (см. раздел 12.1). Следующий этап составляет расчет численностей каждой популяции сообщества n_i на стационарной стадии развития в зависимости от того, какие ресурсы ограничивают рост в данных условиях (см. раздел 12.2). Количество потребленного нелимитирующего вещества $L^{\text{нелим.}}$ определяется формулой $\sum_{i=1}^w q_i^{L^{\text{нелим.}}} \cdot n_i = L^{\text{нелим.}}$,

где $q_i^{L^{\text{нелим.}}}$, $i = \overline{1, w}$ есть набор потребностей организмов всех популяций сообщества в рассматриваемом нелимитирующем ресурсе.

Пример. Рассмотрим поликультуру трех диссоциантов бактерий *P. aeruginosa*, потребляющих углерод, азот и фосфор. Пусть начальные условия культивирования составляют 0,12 мг/мл углерода, 0,015 мг/мл азота и 0,01 мг/мл фосфора. Необходимо определить потребление нелимитирующих ресурсов. На первом шаге выявим те вещества, которые будут ис-

пользованы культурой полностью. Согласно примеру раздела 12.1, соответствующему случаю сообщества трех диссоциантов, выращиваемых на рассматриваемой среде, полностью исчерпанным будет углерод (см. рис.12.3). В этих условиях относительные численности диссоциантов на стационарной стадии роста составляют $\frac{n_R}{n} \approx 0,62$; $\frac{n_S}{n} \approx 0,23$; $\frac{n_M}{n} \approx 0,15$ (см. пример из раздела 12.3). Далее, может быть рассчитана общая численность сообщества:

$$\frac{0,12 \text{ [мг/мл]}}{(129 \cdot 10^{-12} \cdot 0,62 + 409 \cdot 10^{-12} \cdot 0,23 + 525 \cdot 10^{-12} \cdot 0,15) \text{ [мг/кл]}} \approx 0,48 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]}.$$

Численности каждого диссоцианта равны:

$$n_R = 0,62 \cdot 0,48 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]} \approx 0,3 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]},$$

$$n_S = 0,23 \cdot 0,48 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]} \approx 0,11 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]},$$

$$n_M = 0,15 \cdot 0,48 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]} \approx 0,07 \cdot 10^9 \text{ [кл/мл]}.$$

Количество потребленного азота N и фосфора P определяют из следующих расчетов:

$$\begin{aligned} N &= q_R^N n_R + q_S^N n_S + q_M^N n_M = \\ &= (7 \cdot 0,3 + 17,5 \cdot 0,11 + 31 \cdot 0,07) \cdot 10^{-12} \cdot 10^9 \text{ [мг/кл]}[\text{кл/мл}] = 6,195 \cdot 10^{-3} \text{ [мг/мл]}; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} P &= q_R^P n_R + q_S^P n_S + q_M^P n_M = \\ &= (1 \cdot 0,3 + 4 \cdot 0,11 + 6 \cdot 0,07) \cdot 10^{-12} \cdot 10^9 \text{ [мг/кл]}[\text{кл/мл}] = 1,16 \cdot 10^{-3} \text{ [мг/мл]}. \end{aligned}$$

12.4. Расчеты парциальных потребностей

Напомним еще раз, что под потребностью клетки в некотором ресурсе мы понимаем такое количество вещества, которое клетка потребляет на разных стадиях процесса потребления и роста. Рассчитать величины потребностей на стадиях роста можно по формуле $q_i^L = \frac{\Delta L}{\Delta n_i}$, где ΔL — количество потребленного из среды вещества, L — обозначение компонента питания, Δn_i — количество вновь образовавшихся за тот же период времени клеток некоторой выделенной из сообщества группы, обозначенной индексом i (см. раздел 11.1). Заметим, что непосредственные экспериментальные данные для расчетов по указанному определению можно получить лишь из опытов с монокультурами. Однако в большинстве случаев исследователи имеют дело с многовидовыми сообществами, и не всегда существует возможность провести необходимые опыты с монокультурами каждо-

го из входящих в сообщество видов. В подобной ситуации для расчетов парциальных потребностей можно воспользоваться следующим методом.

Пусть известен набор данных об изменении содержания некоторого вещества в среде и об изменении численности каждой популяции сообщества за тот же промежуток времени. Необходимо найти потребности организмов в этом ресурсе.

Решение основано на выполнении следующего балансового равенства: $q_1^L \Delta n_1 + q_2^L \Delta n_2 + \dots + q_w^L \Delta n_w = \Delta L$. Для расчета значений потребностей надо выбрать из набора экспериментальных данных необходимое количество «строчек» вида $\Delta_j n_1; \Delta_j n_2; \dots; \Delta_j n_w; \Delta_j L$ (индекс j нумерует опыты) для решения системы уравнений:

$$\begin{cases} q_1^L \Delta_1 n_1 + q_2^L \Delta_1 n_2 + \dots + q_w^L \Delta_1 n_w = \Delta_1 L, \\ q_1^L \Delta_2 n_1 + q_2^L \Delta_2 n_2 + \dots + q_w^L \Delta_2 n_w = \Delta_2 L, \\ \dots \\ q_1^L \Delta_w n_1 + q_2^L \Delta_w n_2 + \dots + q_w^L \Delta_w n_w = \Delta_w L, \\ q_i^L > 0, i = \overline{1, w}. \end{cases}$$

Пример. Пусть известны данные об изменении в среде запаса азота при культивировании смешанной культуры R - и S -диссоциантов, а также об изменении численностей клеток каждой группы клеток:

$$\begin{aligned} \Delta_1 n_R &= 100 \cdot 10^7 \text{ кл/мл}; \Delta_1 n_S = 58 \cdot 10^7 \text{ кл/мл}; \Delta_1 N = 16 \cdot 10^{-3} \text{ мг/мл}; \\ \Delta_2 n_R &= 100 \cdot 10^7 \text{ кл/мл}; \Delta_2 n_S = 150 \cdot 10^7 \text{ кл/мл}; \Delta_2 N = 32 \cdot 10^{-3} \text{ мг/мл}. \end{aligned}$$

Решение системы уравнений относительно переменных q_R^N, q_S^N :

$$\begin{cases} q_R^N \Delta_1 n_R + q_S^N \Delta_1 n_S = \Delta_1 N, \\ q_R^N \Delta_2 n_R + q_S^N \Delta_2 n_S = \Delta_2 N, \\ q_R^N > 0, q_S^N > 0, \end{cases}$$

дает следующий результат: $q_R^N = 5,9 \cdot 10^{-12} \text{ мг/кл}; q_S^N = 17,4 \cdot 10^{-12} \text{ мг/кл}$.

12.5. Подбор видов для полной утилизации многокомпонентной нагрузки

Совокупность потребностей некоторого вида в субстратно-энергетических факторах среды можно назвать ресурсной структурой популяции [Левич, 1980; Левич, Лебедь, 1987]. Рассмотрим сообщество, состоящее из w видов, которые потребляют из среды t общих субстратов. Возникает вопрос, в какой мере ресурсная структура сообщества определяет его видовую структуру — численности входящих в сообщество видов, а также

количества потребляемых сообществом веществ. Соотношение между ресурсной и видовой структурой сообщества, с одной стороны, и факторами среды — с другой, заданы балансовыми равенствами законов сохранения веществ и энергии:

$$\sum_{i=1}^w q_i^k n_i = L^k + \sum_{i=1}^w q_{0i}^k n_{0i} = D^k, \quad k = \overline{1, m}. \quad (12.1)$$

Здесь n_i — численность вида i к моменту потребления всем сообществом факторов $\overline{1, m}$ в количествах L^k . Элемент q_i^k матрицы ресурсной структуры интерпретируем как содержание k -того фактора в одной особи вида i (например, клеточная квота для одноклеточных организмов) или как потребность особи вида i в факторе k , обеспечивающая нормальное функционирование вида (для одноклеточных организмов это квота, достаточная для деления клеток). Величины q_{0i}^k — квоты особей в начале процесса потребления и n_{0i} — соответствующие начальные численности видов. Обозначение D^k введено для сокращенной записи правой части системы (12.1).

Количество популяций w в сообществах видов, существующих на общих субстратах, как правило, превышает количество существенных факторов среды m . Реальность такой ситуации вступает в противоречие [Левич, 1983] с принципом конкурентного исключения, согласно которому на m субстратах может существовать не более чем m различных видов.

Указанное противоречие привело, например, в гидробиологии к констатированию парадокса одновременного существования десятков симпатрических видов [Hutchinson, 1959] и позднее — к формулировке принципов сосуществования [Ghilarov, 1984] или конгруэнтного перекрывания [Mikhailovsky, 1986] как альтернативы конкурентному исключению. Подробное обсуждение формальных аспектов «парадокса фитопланктона», принципа конкурентного исключения и их аналогов проведено в приложении П.3.4.

Система (12.1) из m равенств для w неизвестных величин n_i не может дать ответ на основной вопрос экологии сообществ: какова численность каждого из видов сообщества при заданных количествах потребленных из среды факторов. Тем не менее, анализ системы (12.1) помогает дать ответы на целый ряд других вопросов. Один из них может быть сформулирован как задача подбора видов для утилизации многобиогенной нагрузки на водоем [Замолодчиков, Левич, 1992; Болсуновский, 1999]. Иными словами, каков должен быть видовой состав сообщества для полной утилизации данного количества субстратных факторов. Решение проблем такого рода может иметь важное практическое значение, например, при биологической очистке воды, в биотехнологических системах, основанных на микроорганизмах, и т. д.

Проведем анализ системы (12.1) [Левич, Лебедь, 1987]. На математическом языке речь идет о линейном отображении $q: R^w \rightarrow R^m$ из неотрицательного квадранта w -мерного пространства численностей видов в положительный квадрант m -мерного пространства факторов среды. Отображение q задано матрицей потребностей q_i^k . Система (12.1) в легко интерпретируемых векторных обозначениях принимает удобный и лаконичный вид: $\vec{q}(\vec{n}) = \vec{D}$, где $q_i^k > 0$, $D^k > 0$, $n_i > 0$ для всех k и i . Неотрицательность коэффициентов матрицы q_i^k и значений факторов D^k означает, что рассматривается лишь поглощение особями факторов из среды, но не их выделение. Нулевые значения факторов D^k не рассмотрены, т. к. соответствуют сообществу n с нулевыми численностями всех видов, которые их потребляют. Отрицательные значения численностей n_i можно было бы интерпретировать как интродукцию особей вида i в сообщество (появление в правых частях системы (12.1) членов, пропорциональных численностям n_i), поэтому условия $n_i > 0$ могут означать замкнутость изучаемого сообщества.

Область существования решения системы (12.1) в пространстве R^m факторов среды есть выпуклый конус $\vec{K}(\vec{q})$, являющийся неотрицательной линейной оболочкой совокупности w векторов потребностей q_i ($i = \overline{1, w}$) с компонентами $(q_i^1, q_i^2, \dots, q_i^m)$, составленными из элементов матрицы q_i^k . Другими словами, система (12.1) может быть представлена как суперпозиция всех векторов потребностей $\sum_i n_i \vec{q}_i = \vec{D}$. Рис. 12.5 иллюстрирует вид области K для $m = 2$ и $w = 5$ (заштрихованный сектор).

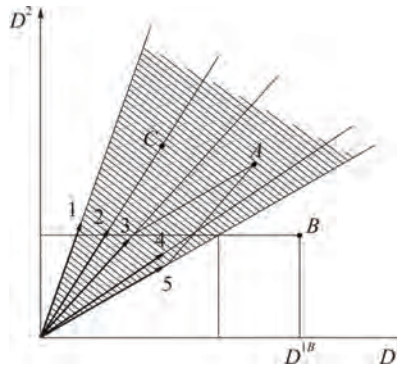


Рис. 12.5. Область существования сообщества в пространстве факторов среды (обозначения в тексте)

Положение вектора \vec{D} внутри области K означает, что соответствующие этому вектору соотношения компонентов среды являются сбалансированными: существуют сообщества, потребляющие эти компоненты полностью. На рис. 12.5 точка A лежит внутри конуса K , и потому соответствующие ей содержания факторов D^1 и D^2 могут быть полностью потреблены имеющимся сообществом. Если же вектор \vec{D} лежит вне области существования сообщества, то имеющиеся количества факторов не могут быть потреблены сообществом полностью, причем анализ системы (12.1) позволяет для любых размерностей пространства факторов m и пространства видов w указать границы потребления каждого из факторов. Например, на рис. 12.5 точка B лежит вне конуса K , при этом фактор D^2 может быть потреблен сообществом полностью, а фактор D^1 — только до пределов значения D^{1B} . После потребления имеющихся количеств фактора D^2 развитие сообщества останавливается за его отсутствием, и поэтому данный фактор назван лимитирующим.

Роль различных видов сообщества неодинакова по отношению к области его существования. Векторы потребностей одних видов — назовем их определяющими — порождают ребра конуса K , для других видов эти векторы лежат внутри конуса или на его гранях. Элиминация из сообщества определяющих видов приводит к сужению области K , а отсутствие остальных видов не меняет K . На рис. 12.5 определяющими будут виды 1 и 5. Если рассматривать конкретное значение вектора \vec{D} (например, в точке A), то окажется, что достаточно иметь в качестве определяющих виды 3 и 4, чтобы количества факторов D^1 и D^2 были потреблены полностью. Можно обобщить — исходные количества факторов будут полностью потреблены в том случае, когда в сообществе среди определяющих есть виды, лимитированные по каждому из имеющихся факторов. Например, для точки A на рис. 12.5 фактором D^1 лимитированы виды 4 и 5, а фактором D^2 — виды 1, 2 и 3. Тогда количества факторов, соответствующие точке A , будут потреблены сообществом, в котором одновременно присутствует хотя бы по одному виду из группы видов 3, 4 и группы 1, 2, 3.

Таким образом, если известны клеточные квоты для каких-либо видов клеток, то можно произвести подбор видов для сред с конкретными значениями факторов. Для примера были использованы значения клеточных квот по азоту и фосфору для семи видов планктонных водорослей (табл. 11.1). Предположим, следует определить, каким сообществом могут быть полностью потреблены вещества из среды с 25 мг/л азота и 1 мг/л фосфора. Следует отметить, что здесь и далее мы будем использовать в рассуждениях значения факторов в среде, которые отличаются от значений вектора \vec{D} на начальные содержания факторов в видах. Однако в практических задачах (например, при альголизации сточных вод) содержа-

ние факторов в среде существенно превосходит содержание их во вносимых водорослях, и поэтому можно считать, что вектор \vec{D} близок к вектору содержания факторов в среде \vec{L} .

Для начала определим, какие из видов табл. 11.1 лимитированы азотом, а какие — фосфором. Если отношение N:P в клеточных квотах превосходит отношение N:P в среде, то лимитирующим фактором для данного вида будет азот, и, соответственно, если меньше — то фосфор. Т. к. соотношение N:P в среде составляет 25, то по фосфору будут лимитированы *Scenedesmus obliquus*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Anacystis nidulans*, *Anabaena variabilis*, а по азоту — *Chlorella ellipsoidea*, *Chlorella sp.*, *Scenedesmus quadricauda* (табл. 11.1). Тогда полностью количества азота и фосфора в среде будут потреблены сообществом, в составе которого есть хотя бы по одному виду из группы P-лимитированных и N-лимитированных. Например, такое сообщество может состоять из *Chlorella sp.* и *Anacystis nidulans* или из *Scenedesmus quadricauda* и *Scenedesmus obliquus*. В сообществе может быть и более одного вида из каждой группы, но присутствие хотя бы одного из разных групп необходимо. Векторы потребностей указанных 7 видов и положение вектора значения факторов в среде (точка А) показаны на рис. 12.6. На нем отмечен также способ достижения полной утилизации факторов в точке А с помощью сообщества из двух видов: *Chlorella ellipsoidea* и *Scenedesmus obliquus*.

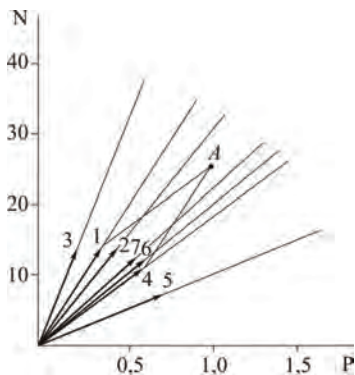


Рис. 12.6. Векторы потребностей некоторых видов планктонных водорослей в пространстве факторов среды: 1 — *Chlorella ellipsoidea*, 2 — *Chlorella sp.*, 3 — *Scenedesmus quadricauda*, 4 — *S. obliquus*, 5 — *Ankistrodesmus falcatus*, 6 — *Anacystis nidulans*, 7 — *Anabaena variabilis*. Остальные обозначения — в тексте

Рассмотрим более сложный случай, когда размерность пространства факторов равна трем. В нашем распоряжении отсутствовали экспериментальные значения клеточных квот одновременно для трех веществ, поэто-

му в примере мы использовали гипотетические значения клеточных квот по трем факторам — кремнию, азоту, фосфору для 7 условных видов водорослей (табл. 12.1). Предположим, что следует составить сообщество, полностью потребляющее среду с соотношением Si:N:P, равным 25:12:1. Определим, каким из факторов в этом случае будут лимитироваться виды из табл. 12.1. Найдем парные отношения клеточных квот (Si:N, Si:P, N:P) и сравним их с парными отношениями содержания факторов в среде. Если отношение клеточных квот превышает отношение факторов в среде, то лимитирующим в данной паре будет фактор из числителя дроби, а если не превышает — из знаменателя. Фактор, лимитирующий по отношению к двум другим факторам, можно назвать общим лимитирующим фактором вида для данной среды. В нашем примере (табл. 12.1) у видов 1, 4, 7 общим лимитирующим фактором будет азот, видов 2 и 5 — фосфор, видов 3 и 6 — кремний. Факторы в среде будут полностью потреблены сообществом, в котором есть хотя бы по одному виду из каждой группы, например 4, 5, 6.

Аналогичным будет и процесс выбора видов для четырех факторов. Рассматривать в этом случае следует шесть парных соотношений клеточных квот и содержания факторов в среде; общим лимитирующим фактором будет фактор, лимитирующий по отношению к трем другим, вещества будут полностью потреблены сообществом, в котором есть хотя бы по одному виду из каждой группы, выделенных по четырем общим лимитирующим факторам. В принципе, данный алгоритм применим к любой размерности пространства факторов, хотя объем вычислительной работы существенно увеличивается при возрастании числа факторов.

Таблица 12.1. Соотношения клеточных квот и характер лимитирования для гипотетических видов планктонных водорослей. (Для парных отношений квот в скобках указан фактор, лимитирующий в данной паре. Фактор, лимитирующий в двух парах, будет общим лимитирующим фактором)

Вид	Отношения клеточных квот и содержаний ресурсов в среде				Общий лимитирующий фактор
	Si:N:P	Si:N	Si:P	N:P	
1	20:15:1	1,3(N)	20(P)	15(N)	N
2	20:10:1	2,0(N)	10(P)	10(P)	P
3	30:10:1	3,0(Si)	30(Si)	10(P)	Si
4	15:15:1	1,0(N)	15(P)	15(N)	N
5	10:5:1	2,0(N)	10(P)	5(P)	P
6	30:5:1	6,0(Si)	30(Si)	5(P)	Si
7	40:20:1	2,0(N)	40(Si)	20(N)	N
Среда	25:12:1	2,1	25	12	

Следует отметить, что задачу подбора видов можно поставить несколько по-иному. В наших примерах мы выбирали виды по имеющемуся

списку. Однако вопрос можно поставить так: каким соотношением квот должны обладать виды сообщества, чтобы потребить данную среду? Возвратимся к примеру для двух факторов — азота и фосфора. Для потребления среды с соотношением N:P, равным 25, необходимо иметь два вида, у одного из которых соотношение N:P клеточных квот меньше 25, а у другого — больше. Для трех факторов следует сформулировать требования к трем группам видов по парным соотношениям клеточных квот. Для среды с соотношением Si:N:P, равным 25:12:1, у Si-лимитированной группы видов отношение Si:N должно быть больше 2,1, а Si:P — больше 25. У N-лимитированной группы Si:N должно быть меньше 2,1, а N:P — больше 12. У P-лимитированной группы Si:P меньше 25, а N:P — меньше 12. Разбив виды на группы согласно данным условиям, можно составить сообщество, включающее хотя бы по одному виду из каждой группы, которое полностью потребит имеющиеся количества факторов.

В заключение следует отметить, что в некоторых случаях количество видов, необходимых для потребления m факторов, может быть и меньше m . Такое явление имеет место, когда соотношение клеточных квот равно соотношению содержаний факторов в среде. Например, вид с соотношением N:P клеточных квот 25 полностью потребит среду с 25 мг/л азота и 1 мг/л фосфора. Этот случай иллюстрирует точка С на рис. 12.5. В общем случае совпадение по одной паре отношений квот и содержания факторов уменьшает на единицу количество видов, необходимых для полного потребления ресурсов.

12.6. Задача о «близких» видах

Пусть сообщество состоит из двух групп клеток, потребляющих два ресурса — L^1 и L^2 . Кроме этого, пусть потребности организмов разных групп близки к пропорциональным, т. е. $q_1^1/q_2^1 = d$, $q_1^2/q_2^2 = d + \varepsilon$, где $\varepsilon \ll d$. Согласно полученным алгоритмам нахождения областей лимитирования и относительных численностей групп на стационарной стадии роста (см. раздел 10.3), коэффициенты угла наклона прямых, ограничивающих страты, вычисляются по формулам

$$\nu = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^2} + q_2^2 x_0^{q_2^2}}, \quad \eta = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^1} + q_2^1 y_0^{q_2^1}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}},$$

где x_0 — корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} = 1$, а y_0 — корень уравнения $y^{q_1^1} + y^{q_2^1} = 1$.

Относительные численности каждой из групп клеток на стационарной стадии роста заданы выражениями

$$\begin{cases} \frac{n_1}{n} = x_0^{q_1^1}, \frac{n_2}{n} = x_0^{q_2^1} & \text{при } \frac{L^1}{L^2} < v, \\ \frac{n_1}{n} = y_0^{q_1^2}, \frac{n_2}{n} = y_0^{q_2^2} & \text{при } \frac{L^1}{L^2} > \eta, \\ \frac{n_1}{n} = \frac{q_2^2 \chi - q_2^1}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_2^1 \chi}, \frac{n_2}{n} = \frac{q_1^1 - q_2^1 \chi}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_2^1 \chi} & \text{при } v \leq \frac{L^1}{L^2} \leq \eta. \end{cases}$$

Здесь $\chi = L^1/L^2$. (Подробный вывод формул содержится в разделе 10.3.1.)

С учетом указанных особенностей потребностей микроорганизмов соответствующие формулы для расчета границ стратов и относительных численностей групп примут вид [Левич, Фурсова, 2002]

$$v = v(q_i^k, \varepsilon) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^2} + q_2^2 x_0^{q_2^2}} = \frac{q_2^1}{q_2^2} - \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^2 (c x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} + \varepsilon x_0^{q_1^1})},$$

$$\eta = \eta(q_i^k, \varepsilon) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}} = \frac{q_2^1}{q_2^2} - \frac{q_2^1 \varepsilon y_0^{q_1^2}}{q_2^2 (c y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} + \varepsilon y_0^{q_1^2})}, \quad i, k = 1, 2;$$

$$\frac{n_1}{n} = \frac{q_2^2 \chi - q_2^1}{(1-d)(q_2^2 \chi - q_2^1) - q_2^2 \chi \varepsilon},$$

$$\frac{n_2}{n} = \frac{d q_2^1 - d q_2^2 \chi - q_2^2 \chi \varepsilon}{(1-d)(q_2^2 \chi - q_2^1) - q_2^2 \chi \varepsilon},$$

при $v(q_i^k, \varepsilon) \leq \chi \leq \eta(q_i^k, \varepsilon)$, $i, k = 1, 2$.

На границе стратов относительные численности заданы выражениями

$$\frac{n_1}{n} \Big|_{\chi=v} = \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^2 \varepsilon x_0^{q_1^1} + \varepsilon q_2^1 x_0^{q_2^1}} = \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^1 \varepsilon (x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1})} = x_0^{q_1^1}, \quad \frac{n_1}{n} \Big|_{\chi=\eta} = y_0^{q_1^2},$$

$$\frac{n_2}{n} \Big|_{\chi=v} = x_0^{q_2^2}, \quad \frac{n_2}{n} \Big|_{\chi=\eta} = y_0^{q_2^2}.$$

Рассмотрим предел при $\varepsilon \rightarrow 0$: $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} v = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \eta = \frac{q_2^1}{q_2^2}$, кроме того, при $\varepsilon \rightarrow 0$ $y_0^{q_1^2} = x_0^{q_1^1}$, $y_0^{q_2^2} = x_0^{q_2^1}$, поскольку x_0 и y_0 ищутся из уравнений $x^{dq_2^1} + x^{q_2^1} = 1$ и $y^{dq_2^2} + y^{q_2^2} = 1$.

Таким образом, в случае, когда потребности в ресурсах микроорганизмов из разных групп «близки» к пропорциональным, область лимитирования двух факторов сливается в луч, а относительные численности групп, составляющих сообщество, близки к постоянным:

$$\frac{N_1}{n} = x_0^{q_1}, \quad \frac{N_2}{n} = x_0^{q_2}.$$

12.7. Происхождение ранговых распределений

Ранговые распределения численностей или биомасс групп живых организмов представляют собой действенный инструмент количественного исследования структуры экологических сообществ. В качестве групп могут выступать биологические таксоны, размерные классы, совокупности особей, объединенные по каким-либо физиологическим или иным признакам. В обзорах по применению ранговых распределений в экологии [Левич, 1980; Frontier, 1985; Мэггаран, 1992; Пузаченко, Пузаченко, 1996] можно найти немало ссылок на исследования сообществ планктона, бентоса, перифитона, птиц, млекопитающих, насекомых, высших растений и т. д.

Проблемы, связанные с методом, можно объединить в три большие группы: феноменология, применение и происхождение ранговых распределений.

12.7.1. Описание распределений

Для феноменологического описания ранговых распределений [Левич, 1980] в экологии применяют различные аппроксимации: экспоненциальная модель $n(i) \sim z^i$, гиперболическая модель $n(i) \sim 1/(i+B)^\beta$, объединяющее их дзета-распределение $n(i) \sim z^i/(i+B)^\beta$, модель «разломанного стержня» $n(i) \sim -\ln i + 1/i$ (в формулах $n(i)$ обозначает численность особей ранга i , z , β и B — параметры моделей).

Вместо функций $n(i)$ иногда анализируют их математические эквиваленты: распределения накопленных численностей (суммарную численность групп всех рангов от 1 до i), частотные распределения (число групп с численностями от n до $n + \Delta n$) или частотные распределения логарифмов численностей, функции экологической неаддитивности (зависимость числа групп в выборке от объема выборки).

Общий вывод об адекватности различных моделей распределений таков [Левич, 1980]: при существующей точности экспериментальных экологических данных для их описания, как правило, достаточна любая однопараметрическая модель, невысокая точность данных, как правило, не позволяет отдать предпочтение одной из моделей, применение многопараметрических моделей для таких данных нецелесообразно.

12.7.2. Применение распределений

Более интересен, чем подбор аппроксимирующих моделей, другой аспект исследования — применение ранговых распределений для индикации экологического состояния сообществ на шкале «благополучие — неблагополучие».

Обнаружено [Левич, 1980], что в нормальном (ненарушенном, фоновом и т. п.) состоянии сообщества параметр рангового распределения заключен во вполне определенном диапазоне значений. Например, для численностей планктонных организмов в случае экспоненциальной модели $z \approx 0,7 - 0,9$ или в случае гиперболической модели $\beta \approx 1,5 - 2,5$. (Напомню, что в лингвистике для «целостных» текстов выполняется $\beta = 1$ [Zipf, 1949].) Параметр рангового распределения специфичен для типа сообщества (например, для сообществ фитопланктона, зоопланктона или перифитона), для конкретной экосистемы, для сложившегося комплекса условий среды, к которым адаптировано сообщество. В той степени, в какой справедлив указанный закон, отклонения от него могут служить мерой неблагополучия состояний сообщества. Другими словами, предлагается «градусник» для экосистем, где роль температуры играет параметр рангового распределения (замечу, что приведенная аналогия не является поверхностной метафорой, о чем пойдет речь в разделе о происхождении ранговых распределений).

Укоренившаяся в экологии практика индикации состояния экосистем по индексам их разнообразия имеет свое оправдание в том, что все индексы разнообразия однозначно связаны с параметрами ранговых распределений [Левич, 1980] и сами параметры чаще всего интерпретируют как индексы экологического разнообразия.

Следует уточнить, что отклонения ранговых распределений от нормы регистрируют стрессовые воздействия на сообщества. При длительном сохранении нарушающего воздействия может произойти существенная перестройка структуры сообщества, замена входящих в него видов, но в результате адаптации параметры рангового распределения новых численностей новых групп организмов окажутся в пределах нормы.

Ранговые распределения применяли для анализа процессов эвтрофирования вод, для оценки влияния на биоту загрязняющих веществ и теплового загрязнения, для изучения сукцессий, сезонных изменений и многого другого [Inagaki, Lenoir, 1974; Bazzaz, 1975; Левич, 1980; Сироткина, Левич, 1981; Lecordier, Lavielle, 1982; Сахаров, Ильяш, 1982; Мэргаран, 1992; Максимов и соавт., 1997; Булгаков и соавт., 2003; 2009; 2010; Левич и соавт., 2004; 2009; 2010а, б].

Распространен метод индикации, основанный на сравнении ранговых распределений численностей и биомасс одних и тех же групп организмов [Warwick, 1987]. Этот ABC-метод (abundance biomass comparison)

основан на предположении о том, что в стабильных сообществах преобладают крупные виды с медленной динамикой, а в нарушенных — мелкие и более динамичные. Пользователи метода, как правило, предлагают свои способы расчета индексов отличия указанных распределений [Beukema, 1988; McManus, Paulv, 1990; Meire, Deren, 1990; Аверинцев, 1991].

Метод оценки экологического состояния природных объектов с помощью параметров ранговых распределений открывает подход к региональному нормированию нарушающих экологическое благополучие воздействий. Суть подхода состоит в различении уровней воздействий по отношению к границе области нормального функционирования экосистем [Левич, 1994; Максимов и соавт., 1997; Булгаков и соавт., 2003; 2009; 2010; Левич и соавт., 2004; 2009; 2010а, б]

12.7.3. Происхождение распределений

Существующие подходы. Известно несколько подходов к обоснованию формы ранговых распределений. Например, объяснение экспоненциального закона Мотомуры [Motomura, 1932] с помощью априорных представлений о различном «могуществе» видов при взаимодействии в сообществе. Беспараметрическая модель «разломанного стержня» Р. МакАртура [McArthur, 1960] рассчитывает результат случайного бросания точек на отрезок («стержень»), олицетворяющий доступный сообществу запас единственного и равномерно распределенного ресурса. В. Д. Федоров (1978) в модели «экспоненциально разломанного стержня» делает то же на отрезке с экспоненциально распределенным ресурсом. Р. Кернер [Песенко, 1978] показал, что логнормальный закон следует из статистической механики системы «хищник – жертва», описываемой уравнениями Вольтерра. Гиперболическую зависимость числа видов с данным значением существенного параметра от величины этого параметра выводят А. П. Левич (1978) и Б. Я. Рябко с соавторами (1978). Адекватную форму ранговых распределений для численностей биологических таксонов на основе модели самоподобных множеств выводят Ю. Г. Пузаченко и А. Ю. Пузаченко (1996). Схему испытаний для верификации и фальсификации теорий биоразнообразия на основе распределения видовых обилий предлагает Б. Макгилл (McGill, 2003). А. Мэггаран и Р. Хендерсон (Magurran, Henderson, 2003) объясняют избыток редких видов в распределениях по рангам численностей в природных сообществах.

Особое место в обосновании ранговых распределений занимают подходы, основанные на экстремальных принципах. Как правило, это вариации принципа максимума энтропии [Шрейдер, 1967; Мандельброт, 1973; Арапов, Шрейдер, 1977; Яблонский, 1986]. Разработана модель [Левич, 1978; 1982; Левич и соавт., 1993; 1994; Levich, 2000], развивающая идеи экстремального подхода для обоснования распределений численно-

сти классов сложных открытых систем в условиях конкуренции за ресурсы. От существующих моделей ее отличают в первую очередь два обстоятельства. Первое из них — вывод, а не постулирование экстремизируемого функционала, и второе — учет ресурсных ограничений при условной оптимизации в виде неравенств, а не равенств, что в силу большей реалистичности и общности позволяет решать ряд задач, не доступных традиционному подходу.

Формула структуры сообщества и ранговые распределения. В формуле видовой структуры (9.3.1) номер i маркирует классы сообщества и не обязательно соответствует рангу класса по численности. Предположим, что маркировка выбрана в соответствии с рангами численностей, тогда формула видовой структуры превращается в ранговое распределение численностей.

Пусть $m = 1$, т. е. потребляется единственный ресурс. Пусть потребности видов в этом ресурсе распределены линейно: $q_i \equiv q_i$. Тогда формула видовой структуры задает экспоненциальное ранговое распределение $n_i/n = z^i$, где $z = e^{-\lambda q_i}$. Пусть потребности видов распределены по закону $q_i = q_0 \ln(B + i)$, тогда $n_i/n \sim 1/(B + i)^\beta$, где $\beta = \lambda q_0$. Для такого медленно меняющегося распределения потребностей, как $q_i \sim \ln \ln i$, получаем распределение численностей, близкое к распределению $n_i \sim -\ln i$, задаваемому моделью «разломанного стержня». В случае двух ресурсов и распределений потребностей $q_i^1 \sim i$ и $q_i^2 \sim \ln i$ получаем двухпараметрическое дзета-распределение численностей $n_i \sim \frac{x^i}{i^\gamma}$. Становится понятной резко убываю-

щая форма ранговых распределений: согласно формуле видовой структуры, численности экспоненциально зависят от монотонных распределений потребностей. Таким образом, распределение численностей видов полностью порождено распределением их потребностей. Параметры ранговых распределений однозначно связаны с множителями Лагранжа соответствующей вариационной задачи. Замечу, что в задачах статистической физики принцип максимума энтропии использовали неоднократно [Больцман, 1953; Gibbs, 1902, Jaynes, 1957; Фейнман, 1975; Naken, 1988]. При рассмотрении газа и ограничений по энергии величина $1/\lambda$ интерпретирована в этих случаях как температура газа T .

В качестве спекулятивной иллюстрации приведу доводы в пользу цифровой модели рангового распределения встречаемости слов в текстах. Пусть i обозначает ранг встречаемости некоторого слова в текстах, по которым происходит обучение индивидуума языку. Введем понятие «усилия по воспроизведению слова i » при создании текстов. Согласно физиологическому закону Фехнера величины стимула и реакции связаны ло-

гарифмической зависимостью. Поэтому «потребность» q_i слова i в усилении по его воспроизведению при создании текста можно считать пропорциональной $\log i$, и, следовательно, встречаемость этого слова в тексте и его ранг окажутся связанными гиперболической зависимостью.

12.8. Происхождение индексов разнообразия

Параметры ранговых распределений (множители Лагранжа модели) отражают скорость (резкость, выравненность, равномерность, однородность и т. п.) убывания численностей от группы к группе или, что то же, степень доминирования групп с высокой численностью. Эти параметры называют индексами видового (в случае распределения видов) разнообразия и обычно вычисляют по приближенным формулам: для экспоненциальных ранговых распределений — $\frac{w-1}{\log n}$ [Margalef, 1951], для гиперболических распределений — $\frac{w}{\sqrt{n}}$ при $\beta=2$ [Menhinick, 1964] или $\frac{w-1}{n}$ при $\beta=1$ (Odum et al., 1960). Эти индексы выделяют в класс параметрических [Левич, 1980].

Другой класс образуют императивные индексы разнообразия типа энтропийного индекса $-\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$ [McArthur, 1955], индекса Е. Симпсона $1 - \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^2$ [Simpson, 1949] или индекса Е. Пилоу $\frac{1}{n} \ln \frac{n!}{\prod_{i=1}^w n_i!}$ [Pielou, 1975].

Эти индексы однозначно связаны с инвариантами математических структур, порождающими функционалы вариационной модели. Энтропийный функционал возник (см. раздел 8.3) при моделировании сообщества структурной множеств с разбиениями, а также со смертностью и делением клеток в качестве допустимых преобразований (инъективные и сюръективные, но не функциональные и не всюду определенные соответствия в табл. 6.8 раздела 6.4). Если допустить, кроме названных преобразований, поглощение одних организмов другими и интродукцию особей извне (произвольные соответствия в табл. 6.8), то удельный инвариант приобретает вид $2^{n^2} / \prod_{i=1}^w 2^{n_i^2}$, а экстремизируемый функционал — логарифм инварианта вид $n^2 \left(1 - \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^2\right)$, т. е. оказывается пропорциональным индексу разнообразия Симпсона. Если допустимо только неизменное существование

особей (инъективные, функциональные, всюду определенные и сюръективные соответствия), то удельный инвариант структуры множеств с разбиениями есть $n! / \prod_{i=1}^w n_i!$, а экстремизируемый функционал оказывается пропорциональным индексу разнообразия Пилоу.

Таким образом, вариационная модель позволяет сознательно выбирать индекс разнообразия, адекватный структуре и состоянию сообщества. А именно: императивные индексы разнообразия определяются математической структурой, принятой для описания сообщества, и допустимыми его функционированием преобразованиями. Параметрические же индексы порождаются экстремизацией некоторого императивного индекса и, кроме того, зависят от матрицы потребностей (квот) видов и запаса ресурсов в среде.

12.9. Экологический смысл множителей Лагранжа

Интерпретация множителей Лагранжа (во всяком случае при $m=1$) как параметрических индексов разнообразия уже была продемонстрирована в одном из предыдущих разделов.

Другая интерпретация связана с анализом размерности множителей Лагранжа. Ввиду безразмерности показателя экспоненты в формуле структуры сообщества (см раздел 9.4), размерность множителя λ^k обратна размерности потребностей q_i^k . Т. е. величина $1/\lambda^k$ может быть пропорциональна имеющей ту же размерность средней по сообществу потребности в ресурсе k .

Еще одна интерпретация связана с теоремой вариационного моделирования, утверждающей, что

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} = \lambda^k$$

[Lancaster, 1968; см. также раздел 9.5.1], т. е. множитель Лагранжа λ^k является скоростью изменения разнообразия H при изменениях ресурса k , поэтому его можно интерпретировать [Интрилигатор, 1975] как «силу влияния» фактора k на «целевую функцию» H .

12.10. Задача о доминировании вида

Формула структуры сообщества, в принципе, позволяет решать вопрос, при каких $\vec{L} \in R_+^m$ выполнено неравенство $p_i(\vec{L}) \geq p_j(\vec{L})$, i — фиксировано, $j = \overline{1, w}$, $j \neq i$, где $p_i = \frac{n_i}{n} = \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$, $i = \overline{1, w}$ — относитель-

ная численность i -того вида. Другими словами, ответить на вопрос, при каких \vec{L} в сообществе доминирует вид i .

Для этого необходимо исследовать следующую систему уравнений и неравенств:

$$\begin{cases} \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) \geq \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_j), i - \text{фиксировано}, j = \overline{1, w}, \\ \lambda^1 \geq 0, \dots, \lambda^m \geq 0, \\ \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \end{cases}$$

или эквивалентную систему:

$$\begin{cases} (\vec{\lambda}, \vec{q}_i - \vec{q}_j) \leq 0, i - \text{фиксировано}, j = \overline{1, w}, \\ \lambda^1 \geq 0, \dots, \lambda^m \geq 0, \\ \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1. \end{cases}$$

Подробный ход решения задачи приведен в приложении 3.3. Здесь лишь отметим, что задача о максимуме видовой обилия i -того вида требует, с одной стороны знания потребностей только этого вида (теорема о максимуме видовых обилий), а с другой стороны, задача о доминировании i -того вида требует, как видно из приведенных систем уравнений и неравенств, знания потребностей всех видов, входящих в поликультуру. Но, как было сказано ранее, значения потребностей определяют лишь косвенным методом и со значительной ошибкой. Поэтому решение задачи о доминировании какого-либо вида представляет собой скорее теоретический интерес, в то время как теорема о максимуме видовых обилий указывает реальный инструмент регулирования видовой структуры сообщества микроорганизмов.

12.11. Анализ чувствительности модели к изменению параметров

Проведен анализ чувствительности вариационной модели сообщества, состоящего из трех групп организмов, потребляющих три ресурса [Фурсова и соавт., 2008в].

Каждое значение потребности изменяли в отдельности на 10, 25, 50 и 100 % при неизменных остальных величинах. В качестве показателя для оценки чувствительности модели к изменению параметров использовали относительные численности каждой группы на стационарной стадии роста, общую численность сообщества, а также величины, характеризующие гра-

ницы областей лимитирования: координаты вершин криволинейного треугольника в сечении $L^3 = \text{const}$ (см. рис.12.7).

Анализ полученных результатов позволяет сделать следующие выводы. Наименьшие изменения показателей оценки чувствительности происходят в областях однофакторного лимитирования. Относительная величина отклонения значений обилий групп не превышает относительной величины изменения параметра. Исключения составляют случаи, когда колебание значения потребности вызывает изменение ранга требовательности организма некоторой группы к ресурсу (т. е. изменяется порядок групп, ранжированных от самой большой потребности в данном ресурсе к самой маленькой). На общую численность изменение потребностей оказывает меньшее влияние. Так, варьирование параметров на 10 % приводит к изменению общей численности сообщества максимум на 5 %, варьирование в пределах 25 % — на 16 %, в пределах 50 % — на 44 %. Увеличение потребности в два раза вызывает уменьшение численности не более чем на 24 %. Чем выше потребность клеток группы в данном ресурсе, тем большее изменение происходит с относительной численностью этой группы при варьировании соответствующей потребности. На общую численность наибольшее влияние оказывает изменение самого низкого значения потребности в данном ресурсе.

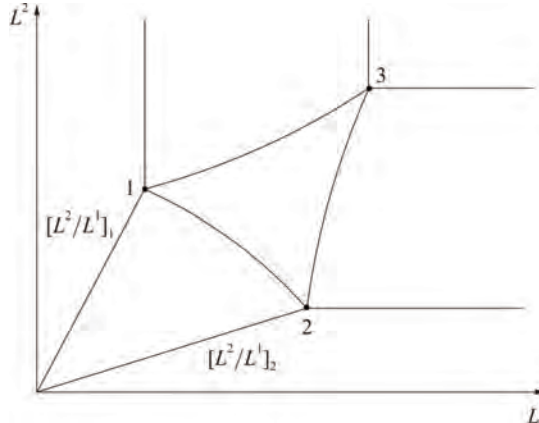


Рис. 12.7. Границы областей лимитирования в сечении $L^3 = \text{const}$. По изменению координат L^1 и L^2 вершин криволинейного треугольника и изменению угла наклона лучей, ограничивающих область лимитирования факторами L^1 и L^2 , судили о влиянии изменения параметров модели на границы областей лимитирования

В области двухфакторного лимитирования влияние изменений параметров более значительно. Варьирование потребностей приводит к изме-

нениям относительных численностей групп организмов в три, а в некоторых случаях и в пять раз превышающих относительную величину изменения параметра. Однако можно выявить следующую закономерность: самой чувствительной является группа клеток с наибольшими потребностями, наименьшие изменения происходят с относительной численностью группы с самыми маленькими потребностями. Как и в области однофакторного лимитирования, общая численность сообщества в меньшей степени откликается на изменения параметров. При этом варьирование потребностей организмов в том ресурсе, который потребляется ими в самых больших количествах, вызывает наибольшее колебание общей численности. Самое большое изменение последней составляет примерно два раза, что соответствует уменьшению одной из потребностей на 50 %.

В области трехфакторного лимитирования сохраняется свойство меньшей чувствительности общей численности сообщества по сравнению относительными обилиями групп. Причем здесь относительные величины изменения численности не превышают относительных величин изменения параметров; наименьшее влияние оказывает варьирование потребностей в ресурсе, который организмы потребляют в самых больших количествах, наибольшее — потребностей в ресурсе, потребляемом в самых маленьких количествах по сравнению с другими биогенными элементами. Как и в области двухфакторного лимитирования, изменения параметров приводят к довольно значительным отклонениям относительных численностей групп организмов. Границы этих отклонений находятся в пределах пятикратного изменения относительной величины варьирования потребностей.

Кроме того, в областях двух- и трехфакторного лимитирования изучали чувствительность указанных показателей к одновременному изменению потребностей во всех ресурсах клеток каждой из групп и изменению потребностей в каждом из ресурсов у всех организмов. Как и в описанных выше ситуациях, общая численность сообщества в меньшей степени откликается на изменения параметров, хотя ее колебания оказываются более существенными, чем при варьировании одной из потребностей. Изменение потребностей организмов одной группы приводит к меньшим отклонениям значений общей численности и долей каждой из групп организмов, чем изменение потребности в одном питательном веществе у всех клеток. Наиболее чувствительной в указанных случаях является группа с наибольшими значениями потребностей, наименее чувствительной — группа самых нетребовательных клеток. Что касается относительных величин отклонений, то они довольно значительны и в некоторых случаях более чем десятикратно превышают относительные величины варьирования параметров.

В областях ограничения роста одним фактором варьирование потребности в лимитирующем ресурсе одновременно у клеток всех сортов не изменяет относительных численностей групп ввиду инвариантности относительных обилий составных частей сообщества по отношению к таким

преобразованиям (см. раздел 9.4). В то же время общая численность сообщества в этой ситуации изменяется следующим образом: увеличение потребностей приводит к уменьшению общего числа клеток в культуре, и наоборот. При этом относительные величины этих изменений одинаковы. Такая же связь между изменениями потребностей и численностей (неизменность относительных обилий и пропорциональное увеличение или уменьшение общей численности) имеет место при преобразованиях вида $q_i^k \rightarrow \alpha q_i^k$, $\alpha > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$ (см. раздел 9.4) независимо от количества лимитирующих факторов.

Координаты вершин криволинейного треугольника (рис. 12.7) при варьировании параметров модели изменяются незначительно. Так, изменение потребностей на 25 % приводит к сдвигу вершин вдоль координатных осей не более чем на 15 %, а увеличение параметра в 2 раза вызывает изменение координат в пределах 40 %.

Глава 13

ВАРИАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ПРИНЦИПЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

13.1. Принцип лимитирующего звена

Сведения о потребностях в потребляемых организмами сообщества ресурсов среды позволяют однозначно выделить из полной совокупности те ресурсы, от которых в действительности зависят численности слагающих сообщество популяций. Такие ресурсы называются лимитирующими. При накопительном культивировании запасы лимитирующих ресурсов и только этих ресурсов потребляются из среды полностью (см. раздел 11.2). Для произвольного подмножества всех потребляемых сообществом ресурсов можно указать в пространстве ресурсов область, в которой лимитирующими оказываются все ресурсы из этого подмножества и только они. В любой области пространства потребляемых ресурсов лимитирующим оказывается хотя бы один ресурс. Правило лимитирующего звена, объединяющее указанные выше положения, обобщает на многовидовые сообщества правило минимума Либиха и закон совокупного действия факторов Митчерлиха.

Истоки концепции лимитирующих факторов восходят к немецкому агрохимику Юстусу Либиху, сформулировавшему в 1840 году знаменитый закон минимума ([Leibig, 1840]; имеется перевод: [Либих, 1936]): «Каждое поле содержит одно или несколько питательных веществ в минимуме и одно или несколько других в максимуме. Урожай находится в соответствии с этим минимумом питательных веществ...» [Либих, 1936, с. 345]. Следует особо отметить, что Ю. Либих понимал под минимумом относительный минимум питательного вещества по сравнению с содержанием остальных веществ: «... Закон минимума имеет силу не для одного только питательного вещества, но для всех. Если в данном случае урожаи какой-либо культуры ограничены вследствие минимума фосфорной кислоты в почве, то при увеличении количества фосфорной кислоты урожаи повысятся до такой величины, при которой прибавленная фосфорная кислота будет находиться в правильном соотношении с количеством другого питательного вещества, находящегося в минимуме» (Либих, 1936, с. 377). За фактором, который, по Либиху, находится в минимуме, позже в экологической литературе установилось название лимитирующего. Закон, аналогичный либиховскому, для процессов фотосинтеза в 1905 г. предложил Ф. Блэкман

[Blackman, 1905], а в 1965 г. для скоростей ферментативных реакций — Н. Д. Иерусалимский (1965).

В 1909 году немецкий агрохимик Э. А. Митчерлих [Mitscherlich, 1909, 1925] сформулировал «закон физиологических взаимосвязей», позднее переименованный в «закон совокупного действия факторов». Митчерлих утверждал, что величина урожая зависит от уровней всех «факторов роста» и тем самым прямо противопоставил свой закон принципу минимума Либиха. Последователь Митчерлиха Б. Бауле предложил эмпирическую формулу, выражающую величину урожая через уровни факторов роста при известной величине максимального урожая. Следует отметить, что подавляющее большинство экспериментов, проведенных Митчерлихом и его последователями [Митчерлих, 1931; Кирсанов, 1931], относились к проверке предложенной формулы для одного фактора, однако в этом случае формула Митчерлиха – Бауле фактически представляет собой количественную интерпретацию принципа минимума.

В 1913 году американский эколог В. Шелфорд [Shelford, 1913] выдвинул концепцию, известную в настоящее время как «закон толерантности». Основой для концепции послужили зависимости количественных оценок тех или иных свойств популяций от важнейших факторов внешней среды (названные позже функциями отклика), имеющие колоколообразную форму. Сущность закона толерантности состоит в том, что как недостаток, так и избыток любого фактора может оказаться вредным для биологического объекта (организма, популяции). Пределы, в которых возможно существование организма, получили название диапазона толерантности. Под лимитирующим фактором в таком случае понимается тот, значение которого приближено или выходит за пределы толерантности.

В экологической литературе [Одум, 1975, 1986; Федоров, Гильманов, 1980; Пианка, 1981] закон толерантности рассматривают как прямое продолжение и расширение принципа минимума Либиха. Выше мы уже отмечали, что, по Либиху, лимитирующим является фактор, который содержится в относительном минимуме по сравнению с уровнями других факторов. При этом его уровень может быть в любой точке диапазона толерантности по данному фактору. Таким образом, принцип Либиха относится к выбору лимитирующего (т. е. определяющего продуктивность, обилие или другие экологические характеристики популяции) фактора из всей совокупности факторов при условии, что уровни их находятся в пределах толерантности.

Исходя из концепции Шелфорда, В. Д. Федоров и Т. Г. Гильманов (1980) определяют лимитирующий фактор как тот, по которому для достижения заданного относительного изменения функции отклика необходимо минимальное относительное изменение значения фактора. Под функцией отклика в данном случае понимается частная функция отклика, складывающаяся при данных значениях экологических факторов. Подоб-

ный подход требует подробного изучения зависимости функции отклика от всей совокупности экологических факторов в каждом конкретном случае, что связано с использованием приемов многофакторного эксперимента и аппарата многомерной математической статистики.

Современные практические подходы к выделению лимитирующих факторов фактически сводятся к двум классическим концепциям — принципу минимума Либиха и закону совокупного действия факторов Митчерлиха. Принцип минимума Либиха трансформировался на практике в концепцию сбалансированных соотношений питательных элементов в среде, активно применяемую в областях, связанных с культивированием растительных организмов — агрохимии и альгологии ([Ahlgren, 1980; Ринькис, Ноллендорф, 1982; Groot, 1983; Церлинг, 1990]; заметим, что применение принципов лимитирования в гидробиологии обособовал С. А. Зернов, 1934).

Другой областью экологии, где часто возникает проблема лимитирующих факторов, является математическое моделирование экосистем (см. приложение 1.2). Фактически все модели, использующие описание скоростей роста популяций или сообществ растительных организмов, основываются либо на принципе Либиха, либо на законе Митчерлиха [Абросов и соавт., 1982; Абросов, 1999; Страшкраба, Гнау, 1989; Домбровский и соавт., 1990]. В первом случае общая скорость моделируемого процесса определяется минимальной из скоростей потребления биогенных элементов [Полетаев, 1973; Умнов, 1973; Larsen et al., 1974; Bierman, 1976; Алексеев, Сазыкина, 1981], во втором — функциональной комбинацией скоростей потребления всех питательных элементов [Patten et al., 1975; Семеновский, Семенов, 1982; Rascko, Semenov, 1989]. Для систем первого типа И. А. Полетаев (1973) предложил название «системы Либиха», второй путь фактически является какой-либо математической экспликацией закона Митчерлиха. Проиллюстрируем простейшие (и наиболее употребимые) из способов использования закона Либиха в системах дифференциальных уравнений для относительной скорости роста μ :

$$\mu = \mu_{\max} \min \left\{ \frac{I}{K_I + I}; \frac{P}{K_P + P}; \frac{N}{K_N + N} \right\},$$

и закона Митчерлиха:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{I}{K_I + I} \cdot \frac{P}{K_P + P} \cdot \frac{N}{K_N + N},$$

в случае потенциального ограничения роста тремя факторами — интенсивностью света (I), содержанием фосфора (P) и азота (N); здесь K с соответствующими индексами — константы полунасыщения.

Следует отметить, что исходные формулировки принципов лимитирования как Либиха, так и Митчерлиха относят к популяциям одного вида.

В то же время на практике эти принципы часто используют в применении к многовидовым сообществам. Например, в моделях водных экосистем, упомянутых выше, описаны скорости роста агрегированного фитопланктонного сообщества, в действительности состоящего из значительного количества видов. Таким образом, концепция лимитирующих факторов в применении к сообществам организмов требует определенной теоретической проработки. В первую очередь необходимо получить ответы на следующие вопросы.

Каково строгое определение лимитирующих факторов?

Какой смысл вкладывается в утверждение, что данный фактор имеет минимальное значение?

Происходит ли ограничение роста всегда только одним фактором, всегда многими факторами или в различных обстоятельствах может осуществиться каждый из вариантов лимитирования?

Как следует сформулировать правила лимитирования для многовидовых сообществ?

Как из всей совокупности потребляемых сообществом факторов выделить факторы, ограничивающие рост?

Необходимое исследование проведено в различных разделах настоящей книги (9.2, 10, 11.2, 12.1). Отдельные аспекты концепции лимитирующих факторов обсуждены в последующем разделе.

13.2. Отказ от принципа полного потребления

13.2.1. Предлимитирующие факторы

Факториальная экология выделяет факторы среды, которые можно было бы назвать физиологическими (например, температуру, водородный показатель) и ресурсными (энергетические и субстратные компоненты питания). Законы толерантности относятся в первую очередь к физиологическим факторам, а законы лимитирования — исключительно к ресурсным. Контекст настоящего исследования относится к анализу условий роста многовидовых сообществ при потреблении нескольких взаимозаменяемых ресурсных факторов и при благоприятных (толерантных) значениях физиологических факторов. Ресурсные факторы названы лимитирующими, если при остановке роста биосистемы (например, популяции, сообщества) добавление этих факторов в среду (например, в почву, воду) приводит к возобновлению роста.

Задачу о поиске лимитирующих факторов будем решать на основании законов сохранения потребляемых сообществом ресурсов:

$$\sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L_0^k + \sum_{i=1}^w q_{i0}^k n_{i0} \equiv L^k, \quad k = \overline{1, m}. \quad (13.1)$$

Здесь n_i — численность вида i в момент остановки роста полной численности сообщества. Потребности q_i^k интерпретированы как содержание k -того вещества в особи вида i в тот же момент остановки роста (например, так называемые клеточные квоты для одноклеточных организмов; см. раздел 11.1). L_0^k — содержание в среде k -того ресурса в какой-то начальный момент времени; n_{i0} и q_{i0}^k — соответственно начальные численности и начальные квоты видов; а m — число потребляемых сообществом ресурсов; L^k — обозначение, введенное для сокращенной записи правой части неравенства (13.1).

Если выполнены два условия — во-первых, толерантны все физиологические факторы и, во-вторых, учтены все ресурсные факторы в системе (13.1), — то можно быть уверенными в том, что остановка роста сообщества вызвана исчерпанием в среде какой-либо части (хотя бы одного) потребляемых сообществом ресурсов (если пренебречь остающимися в среде пороговыми концентрациями ресурсных факторов). Другими словами, некоторые из нестрогих неравенств системы (13.1) в момент остановки роста обязательно становятся равенствами. Предположим, что в момент остановки роста мы добавим для потребления в среду дополнительные количества ресурсов. Очевидно, что добавление тех веществ, которые не были потреблены полностью (в системе (13.1) для них выполняются строгие неравенства), не вызовет возобновление роста, т. е. они не могут быть лимитирующими. Добавление тех же веществ, что уже были полностью использованы, ликвидирует причину остановки роста. Напомним, что в рассматриваемом контексте нас интересуют только те причины остановки, что связаны с ресурсными факторами. В приведенном рассуждении неявно подразумевается, что в живой природе действует принцип расширенного самовоспроизводства организмов при отсутствии ограничивающих рост факторов. Этот принцип не позволяет надорганизменным системам останавливать рост популяций при наличии неисчерпанных ресурсов. Для лимитирующих факторов возникает эквивалентное приведенному выше определение: это ресурсы, которые сообщество потребляет из среды полностью (с точностью до пороговых концентраций), или, на формальном языке — ресурсы, для которых в системе (13.1) выполнено строгое равенство. Первый этап задачи поиска лимитирующих факторов приобретает формальную постановку: при заданных потребностях видов сообщества q_i^k указать ресурсы, для которых в системе (13.1) могут выполняться строгие равенства. Эта задача решена в работе А. П. Левича и А. Б. Лебеда (1987).

Вместо использованных в системе (13.1), введем более лаконичные обозначения:

$$\vec{n} \equiv \{n_1, n_2, \dots, n_w\}, \quad \vec{L} \equiv \{L^1, L^2, \dots, L^m\} \quad \text{и} \quad \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \equiv q^k(\vec{n}).$$

Определим в m -мерном пространстве факторов $L^1 \times L^2 \times \dots \times L^m$ два многомерных тела: конус $K(q)$ и параллелепипед $P(\vec{L})$. Выпуклый конус $K(q)$ есть неотрицательная линейная оболочка совокупности w векторов \vec{q}_i ($i = \overline{1, w}$), с компонентами $\{q_i^1, q_i^2, \dots, q_i^m\}$, т. е. конус, для которого векторы \vec{q}_i являются ребрами. Рис. 13.1 иллюстрирует вид конуса K для случая $m=3$, $w=5$. Параллелепипед $P(\vec{L})$ образован плоскостями, параллельными координатным плоскостям и проходящими через конец вектора \vec{L} . Область в пространстве факторов, где могут лежать значения векторов \vec{L} , для которых выполнены неравенства $q^k(\vec{n}) \leq L^k$, $k = \overline{1, m}$, есть пересечение тел конуса $K(q)$ и параллелепипеда $P(\vec{L})$ (заштрихованная область на рис. 13.2). Таким образом, если вектор \vec{L} лежит внутри конуса $K(q)$, определяемого матрицей потребностей сообщества q_i^k , то все ресурсы L^k ($k = \overline{1, w}$) могут быть потреблены полностью, т. е. могут быть лимитирующими.

Если вектор \vec{L} расположен вне конуса $K(q)$, то лимитирующими (полностью потребляемыми) могут быть только те факторы k , для которых конус $K(q)$ пересекает грань параллелепипеда $P(L)$, параллельную оси L^k (на рис. 13.2 фактор 1 может быть лимитирующим, а фактор 2 не может быть лимитирующим). Расчеты, связанные с выяснением наличия точек пересечения ребер q_i конуса $K(q)$ с гранями $L^k = \text{const}$ параллеле-

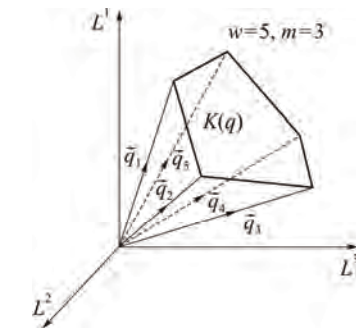


Рис. 13.1. Конус потребления $K(q)$ сообщества из $w=5$ видов в пространстве $m=3$ экологических факторов. L^1, L^2, L^3 — количества ресурсных факторов в среде; $\vec{q}_i = (q_i^1, q_i^2, q_i^3)$ — вектор потребностей i -того вида; q_i^k — потребность вида i в k -том ресурсном факторе при $i = \overline{1, 5}, k = \overline{1, 3}$

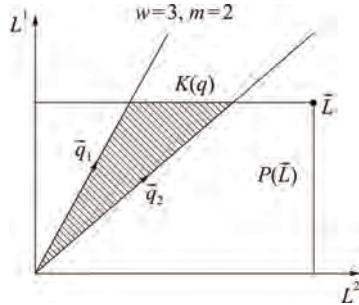


Рис. 13.2. Пересечение (заштрихованная часть) конуса потребления $K(q)$ и параллелепипеда $P(\vec{L})$, образованного прямыми, параллельными координатным осям и проходящими через конец вектора \vec{L} . Обозначения см. на рис. 13.1

пипеда $P(\vec{L})$, легко алгоритмируются для произвольной размерности m пространства факторов.

Приведенные рассуждения (вместе с доказательствами из цитируемой работы) позволяют сформулировать теорему предлимитирующего звена: система (13.1) $q^k(n) \leq L^k$, $k = \overline{1, m}$ равносильна системе

$$\tilde{q}^k(n) \leq \tilde{L}^k, \quad k \in M \subset \overline{[1, m]}, \quad (13.2)$$

которая получается из (13.1) вычеркиванием строк с теми компонентами L^k , что не могут быть потреблены полностью. При этом для системы (13.1) существует хотя бы один фактор, который может быть потреблен полностью (поскольку неограниченный конус обязан пересекаться с ограниченным параллелепипедом хотя бы по одной грани).

Удобно назвать факторы из вектора \vec{L} предлимитирующими для общества с заданной ресурсной структурой q_i^k , поскольку, согласно законам сохранения, все они могут быть потреблены полностью. Численности видов сообщества определены только предлимитирующими факторами, т. е. появляется возможность снизить размерность пространства факторов. Так, для точки L на рис. 13.2 система

$$\begin{cases} \sum_i q_i^1 n_i \leq L^1 \\ \sum_i q_i^2 n_i \leq L^2 \end{cases}$$

равносильна системе $\sum_i q_i^1 n_i \leq L^1$. Окажутся ли предлимитирующие факторы лимитирующими, т. е. действительно потребленными полностью, исхо-

для лишь из законов сохранения, предсказать невозможно. Для этого требуются дополнительные предпосылки, обсуждаемые в следующем разделе.

13.2.2. Учет экстремальных принципов

Система (13.1), как и редуцированная согласно правилу лимитирующего звена система (13.2), имеет, как правило, множество решений. Одним из принятых в естествознании способов выбора ограниченного набора реальных состояний из совокупности всех потенциально возможных является выбор состояний, удовлетворяющих требованию экстремальности некоторого функционала (см. главу 3).

Одним из вариантов экстремального принципа может быть принцип полного потребления [Левич, Лебедь, 1987; Левич, 1988]: все факторы, которые могут быть потреблены полностью, будут потреблены сообществом полностью, т. е. речь идет о максимальном потреблении сообществом доступных ресурсов. Другими словами, все предлимитирующие факторы в случае принятия принципа полного потребления по определению считаются лимитирующими. И поиск лимитирующих факторов сводится к однозначным процедурам теоремы о предлимитирующем звене. Эвристически принцип полного потребления согласуется с принципом максимальной экспансии живого, которой, естественно, сопутствует максимальное вовлечение в жизненный оборот абиотических ресурсов. Заметим, что принцип полного потребления на формальном языке означает переход от системы $q^k(n) \leq L^k$, $k = \overline{1, m}$, к системе $\tilde{q}^k(n) = \tilde{L}^k$, $k \in M \subset \overline{1, m}$.

В экологии сообществ находит применение энтропийный экстремальный принцип (см. главу 8), позволяющий выделить единственное реальное состояние из всех, допустимых законами сохранения (13.1). При этом оказывается [Левич и соавт., 1994], что внутри любого конуса $K(q)$ существует конус $\widehat{K}(q)$, однозначно определяемый матрицей потребностей сообщества q_i^k , внутри которого все факторы являются лимитирующими, и энтропийный экстремальный принцип влечет принцип полного потребления. Вне $\widehat{K}(q)$, но внутри $K(q)$ некоторые из предлимитирующих факторов не становятся лимитирующими, т. е. не потребляются полностью. Для данного вектора \vec{L} процедура выявления лимитирующих и нелимитирующих факторов в случае принятия энтропийного экстремального принципа сводится к решению алгебраических уравнений (см. примеры в разделе 12.1). Заметим, что в части пространства факторов, заключенной между конусами $\widehat{K}(q)$ и $K(q)$, следствия принципов экстремальной энтропии и полного потребления (вместе с интуитивно связанным с ними

принципом максимальной экспансии живого) не совпадают, что требует отдельного обсуждения.

В главе 9 приведена теорема стратификации [Левич и соавт., 1994]. Биологическую интерпретацию факторов $j \in J$, порождающих страты S^j , предложено соотносить с экологической концепцией лимитирующих факторов (см. раздел 11.2): ресурсный фактор будет называться лимитирующим, если при остановке роста биосистемы добавление этого фактора в среду приводит к возобновлению роста. Фактор $j \in \{1, 2, \dots, m\}$ является лимитирующим тогда и только тогда, когда на решении \vec{n} вариационной задачи (9.1.1) выполнено равенство $\sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j$. Исходя из этого, мы можем сформулировать теорему стратификации в виде правила лимитирующего звена: пространство потребляемых факторов среды распадается (стратифицируется) на $2^m - 1$ непересекающиеся подмножества, каждому из которых соответствует единственный набор потребляемых факторов, которые (и только они) в этом подмножестве:

а) потребляются полностью (т. е. являются лимитирующими в смысле, указанном выше);

б) являются аргументами экстремали (9.4.1) (т. е. оказываются лимитирующими в том смысле, что решения n_i , $i = \overline{1, w}$, содержат в качестве аргументов лишь эти факторы).

Перечислю несколько следствий из теоремы стратификации.

Эквивалентны два формальных определения лимитирующих факторов.

Область с пустым множеством лимитирующих факторов отсутствует, т. е. любой набор потребляемых ресурсов содержит хотя бы один ограничивающий рост фактор (биологическое содержание этого утверждения очевидно).

В сумме $\sum_{k \in J} \lambda^k(\vec{L}) q_i^k$ показателя экспоненты формулы структуры сообщества (9.4.1) не оказывается «параметра малости» при каких-либо значениях факторов L^j . При переходах вектора \vec{L} из одних стратов пространства факторов в другие не происходит асимптотического уменьшения каких-либо членов в сумме $\sum_{k=1}^m \lambda^k(\vec{L}) q_i^k$ из формулы структуры сообщества (9.4.1), что можно было бы предположить в силу непрерывной формулировки задачи. При указанных переходах происходит замена самого набора членов суммы $\sum_{k \in J} \lambda^k(\vec{L}) q_i^k$ в зависимости от идентификации J страта S^j , содержащего вектор \vec{L} , т. е. возникает явление «пороговости», не характерное для непрерывных задач.

При переходе вектором \vec{L} границ стратов наблюдаются изломы в зависимостях $n_i(\vec{L})$ и соответственно разрывы производных $\partial n_i / \partial L^k$.

Замечу, что области лимитирования для каждого набора ресурсов имеют в пространстве ресурсов вид бесконечных конусов (см., например, рис. 9.1) или «призм» (к примеру, рис. 9.2) с прямолинейными образующими. Причина этого в том, что исходная вариационная задача инвариантна к преобразованию подобия начальных концентраций ресурсов (раздел 9.4). Именно поэтому образующими граней стратов, разделяющих области лимитирования различными подмножествами совокупности исходных ресурсов, являются прямые линии. Другими словами, при отборе лимитирующих концентраций важны только отношения этих концентраций, а не их абсолютные значения. Подобное утверждение систематически применяют экологи в форме правил А. Рэдфилда [Redfield, 1958], задающих граничные отношения N:P, N:Si и другие, ниже которых лимитирующим считается один ресурс, а выше — другой. Примеры соответствующего применения отношений Рэдфилда и библиографию можно найти в одной из работ С. Маэстрини с соавторами [Maestrini et al., 1999], обсуждение отношений Рэдфилда содержится в работе С. Рейнольдса [Reynolds, 1999]. Аналогичный эффект — неограниченная прямолинейность границ областей лимитирования — предсказывается и рядом моделей, использующих дифференциальные уравнения [Алексеев, Сазыкина, 1981; Tilman, 1982; Абросов и соавт., 1982].

13.3. Причина биологического разнообразия

Согласно вариационной модели можно утверждать, что биологическое разнообразие есть следствие ограниченности биогенных ресурсов на Земле [Levich, 2000; Левич, 2005]. Точнее, справедлива теорема: неограниченность ресурсов влечёт возможность существования только одновидовых сообществ. Действительно, решение методом неопределённых множителей Лагранжа вариационной задачи (9.1.1) без ресурсных ограничений влечет требование равенства нулю частных производных по n_i и n

от функции Лагранжа $\Phi = H(\vec{n}) + \lambda \left(\sum_{i=1}^w n_i - n \right)$, что, в свою очередь, позволяет выразить n_i и n через множители λ : $n_i = n = e^{\lambda-1}$, а подстановка их в условие связи $\sum_{i=1}^w n_i = n$ влечет $w = 1$.

Часть 5

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕОРЕТИКО-КАТЕГОРНОГО ПОДХОДА

Материалы части 5 частично основаны на результатах работ автора, специально посвященных приложениям теории категорий и функторов в теории систем [Левич, 2009в; 2011].

Глава 14

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ КОММЕНТАРИИ К ТЕОРЕТИКО-КАТЕГОРНОМУ ОПИСАНИЮ СИСТЕМ

«Качественные» категории. Теория категорий может оказаться полезной теоретиком науки, качественно расширяя язык формальных описаний. Моделирование объектов познания обычно состоит в подборе математической структуры, в какой-то степени изоморфной устройству предмета изучения или представлений о нем. Но всегда ли существует в математике подходящая структура? Именно при решении этого вопроса в предметных областях науки возникает тезис о необходимости «новой математики». Математические структуры задают набором аксиом, и при всем видимом многообразии аксиоматических систем число их типов ограничено: структуры порядка, топологические и алгебраические структуры [Бурбаки, 1963]. Теоретико-категорное описание систем не требует обязательной экспликации системы математической структурой. Возможно «качественное» категорное описание, т. е. непосредственное перечисление и описание состояний системы и всех переходов между ними (морфизмов) не на математическом, а на внутридисциплинарном содержательном языке (некоторым аналогом чего может, например, служить карта метаболических путей живой клетки) с последующим подсчетом числа морфизмов и выбором последовательности реализующихся состояний согласно экстремальному принципу.

Замечу, что если задана математическая структура, то возможно задание сохраняющих ее морфизмов. Необходимость обратного утверждения для приложений не обязательна: если заданы морфизмы, то может не существовать математической структуры с известной аксиоматикой, кото-

рую они «сохраняют». Объекты «качественной категории» и будут реализацией соответствующей заданным морфизмам структуры.

Теоретико-категорный язык богаче языка теории множеств. Для одного и того же набора множеств — объектов категории — может существовать много различающихся наборов морфизмов, т. е. преобразований этих множеств. Поэтому категории с одинаковыми объектами, но различающимися морфизмами — это различные категории: неразличимые как множества объекты в них — это различные по возможностям преобразований объекты.

Теория категорий — не только язык. Теория категорий не просто представляет удобный язык для описания систем, а выступает как источник строгих результатов (теорем) при решении задачи о сравнении структурированных множеств. Метод функторного сравнения структур вряд ли мог бы быть естественно сформулирован вне теории категорий.

Альтернативное разделу 6.4.5 обоснование введения удельных инвариантов. При конструировании понятия «количество элементов», или «мощность» для бесструктурных множеств, эти множества сравнивают с помощью инъективных отображений. Структурированные множества сравнивают с помощью инъективных морфизмов структуры. Возникающие отношения порядка стандартным образом порождают как в классе объектов, так и в класс морфизмов отношения эквивалентности.

На языке теории систем это приводит к неразличимости некоторых состояний и некоторых их преобразований. Поэтому задача о подсчете количества преобразований должна быть поставлена как задача подсчета количества неэквивалентных морфизмов. В случае, когда преобразования образуют группу, задача решается с помощью теоремы Лагранжа о количестве элементов в факторгруппе. Так, например, для биекций это количество равно

$$\frac{n!}{\prod_i n_i!},$$
 где числитель — число биекций для множества из n

элементов, а знаменатель — число биекций, сохраняющих разбиение исходного множества на i классов (сохраняющие разбиение биекции составляют нормальную подгруппу группы биекций для множества, объединяющего классы эквивалентности).

Высказываю предположение: для подсчета числа неэквивалентных морфизмов в полугруппе (любая категория есть частичная полугруппа) справедлив аналог теоремы Лагранжа. Точнее достаточно, чтобы соответствующая теорема выполнялась не в произвольной полугруппе, а в полугруппе, порождаемой категорией структурированных множеств (или хотя бы — категорией множеств со структурой разбиений).

Морфизмы как симметрии. Экстремизируемые функционалы в механике и в теории поля должны быть инвариантными по отношению к определенным групповым преобразованиям, эксплицирующим требования заданных симметрий Мира. Как уже говорилось, этих требований может быть достаточно для однозначного выбора функционала. Можно провести аналогию между сохранением структуры и групповым принципом симметрии, а также между соответствующими морфизмами структуры и групповыми преобразованиями. Однако категорный язык предоставляет гораздо более широкие возможности, не ограниченные лишь групповыми структурами. Целевые функции и функционалы, возникающие в теории категорий, с самого начала обладают необходимыми свойствами инвариантности.

Глава 15

ЭКСПЛИКАЦИЯ ОБЩЕНАУЧНЫХ И СПЕЦИАЛЬНЫХ НАУЧНЫХ ПОНЯТИЙ

15.1. Обобщение понятия «количество элементов» бесструктурного множества на множество со структурой

Теория категорий и функторов представляет аппарат, позволяющий сравнивать по «силе структур» любые структурированные множества (раздел 6.3). Метод сравнения легче всего понять, рассмотрев предельный случай структурированных множеств — множества без структуры. Для сравнения бесструктурных множеств можно использовать такую характеристику, как количество элементов в них (синонимы: кардинальные числа множеств, мощности множеств). Любые два множества сравнимы по количеству элементов. Для множеств со структурой характеристика по количеству элементов неинформативна, поскольку никак не связана со структурой. Однако само понятие количества элементов не первично, а возникает как математическая конструкция при сравнении множеств с помощью соответствий между ними (раздел 6.3.1). Частный случай соответствий представляющий собой привычные функции, или отображения. Поясню примером метод сравнения множеств с помощью соответствий. Зададимся вопросом: чего (или кого) больше в некой комнате — кресел или людей? Один из способов ответить на этот вопрос — подсчитать количества кресел и людей, а затем сравнить полученные числа. Другой способ — установить соответствие между людьми и креслами, попросив, например, чтобы каждый из присутствующих в комнате людей занял одно кресло. После того как люди рассядутся, мы сможем точно ответить, больше ли в комнате кресел или людей, в зависимости от того, остались ли свободные кресла или — без кресла люди. Замечу, что при этом мы можем не знать ни количества стульев, ни количества людей в комнате. Повторю, что процедура сравнения множеств с помощью соответствий носит более общий характер, чем подсчет количества элементов в множествах.

Сравнение структурированных множеств с помощью преобразований (соответствий), сохраняющих имеющуюся структуру, порождает для структурированных множеств понятие «структурные числа» (раздел 6.3.2), обобщающее понятие «кардинальное число», или «количество элементов», используемое для множеств без структуры (структурные числа превраща-

ются в обычные количества элементов для частного случая бесструктурных множеств). В отличие от бесструктурных множеств, которые всегда сравнимы с помощью количества элементов в них, структурированные множества могут оказаться несравнимыми между собой, поскольку необходимые для сравнения соответствия могут существовать не для любой пары структурированных множеств.

В математике существует способ обойти создающуюся трудность с помощью метода «представлений». Метод состоит в замене объектов и преобразований одной категории объектами и преобразованиями другой. Делается это так, чтобы задаваемые структурой первой категории связи между объектами и между их преобразованиями не были нарушены. Собственно, представления из одной категории в другую и названы функторами, фигурирующими в названии теории наравне с категориями. Для любой категории структурированных множеств существует особый функтор в категорию множеств без структуры. Этот функтор сопоставляет каждому структурированному множеству совокупность его преобразований, допустимых заданной на множестве структурой. Таким образом, в теории категорий естественно возникает числовая функция — внутренне присущая теории категорий характеристика объектов категории — количество допустимых преобразований. Оказывается, что количества этих преобразований упорядочены так же, как структурные числа множеств (если структурные числа сравнимы). Доказательство этой теоремы, а также строгие формулировки приводимых здесь утверждений содержатся в разделе 6.3.4. Предложенный метод сравнения структурированных множеств назван «функторным сравнением структур», а количество допустимых преобразований структурированных множеств — их «функторными инвариантами», или «функторными числами». Замечу, что функторные числа представляют собой следующее за структурными числами обобщение понятия «количество элементов». Согласно этому обобщению, «правильное» сравнение структурированных множеств состоит в сравнении количеств их преобразований, не нарушающих заданную на множествах структуру, а не в сравнении мощностей базовых для структуры множеств. Для методологии применения экстремальных принципов оказывается очень важным, что функторные числа, в отличие от структурных чисел, сравнимы для любых структурированных множеств, т. е. экстремальный принцип, сформулированный на языке функторных чисел, применим для сравнения любых состояний исследуемой системы.

15.2. Структурная энтропия систем

Полученная конструкция, связанная с функторными инвариантами структуры системы, известна в науке под несколько другим именем. Чтобы разъяснить это, повторю доводы, приведенные в разделе 7.2. Назову со-

храняющуюся при определенных допустимых преобразованиях структуру состояния системы его «макросостоянием», а допустимые этой структурой преобразования — его «микросостояниями». В новых терминах величина, обратная к удельному инварианту, оказывается количеством неэквивалентных микросостояний, соответствующих заданному макросостоянию. Позволю себе теперь взять логарифм (по основанию, большему единицы, чтобы упорядочение прологарифмированных величин не изменилось на противоположное) от этого числа микросостояний. В полученной конструкции искушенный читатель сразу узнает римейк больцмановского определения энтропии [Boltzmann, 1877]. Поэтому логарифм числа неэквивалентных допустимых преобразований данного состояния системы назван (раздел 7.2) его «обобщенной энтропией» (синонимы: теоретико-категорная, функторная, структурная энтропия). Все сказанное выше позволяет считать обобщенную энтропию, во-первых, мерой структурированности состояний системы (можно уточнить — мерой удаленности состояния от его бесструктурного аналога, энтропия которого равна нулю) и, во-вторых, функцией состояния, непосредственно связанной с обобщением понятия количества элементов для структурированных множеств. Замечу, что возникшая конструкция энтропии получена вне каких-либо статистических или вероятностных предпосылок. Величина обобщенной энтропии может быть строго рассчитана для состояний любых систем, эксплицируемых математическими структурами. Она может быть вычислена для состояний, описываемых множествами с любым — большим или малым — количеством элементов. Вероятностные интерпретации могут возникать при рассмотрении определенных типов систем, но они совершенно не обязательны для расчетов энтропии. Для некоторых математических структур, например для множеств с разбиениями, формула для обобщенной энтропии близко совпадает с формулами для энтропии идеального газа Л. Больцмана или для энтропии каналов связи К. Шеннона.

Энтропия перехода из состояния X в состояние A может быть рассчитана по следующей формуле (раздел 7.2):

$$H^X(A) = \ln \frac{I_Q^X(A)}{I_{\tilde{Q}}^X(A)},$$

где $I_Q^X(A)$ — число морфизмов из множества X в множество A в категории структурированных множеств Q , а $I_{\tilde{Q}}^X(A)$ — число морфизмов из множества X в множество A в категории бесструктурных множеств \tilde{Q} с теми же по мощности множествами, что и в категории Q , но со «стертой структурой».

Приведу примеры значений энтропии для множеств со структурой разбиений.

Пусть допустимые морфизмы — сохраняющие разбиение отображения. Тогда

$$H^X(A) = \ln \frac{n_A^{n_X}}{\prod_i n_{iA}^{n_{iX}}} = -n_X \sum_i \frac{n_{iX}}{n_X} \ln \frac{n_{iA}}{n_A},$$

где n_{iA} и n_{iX} — количества элементов в классе i разбиений множеств A и X ; $n_A = \sum_i n_{iA}$ и $n_X = \sum_i n_{iX}$ — полные количества элементов в множествах A и X .

Если допустимые морфизмы — сохраняющие разбиение биекции, то

$$H^X(A) = \ln \frac{n!}{\prod_i n_i!}.$$

Если допустимые морфизмы — сохраняющие разбиение произвольные соответствия, то

$$H^X(A) = \ln \frac{2^{n_A n_X}}{\prod_i 2^{n_{iA} n_{iX}}} \sim n_A n_X \left(1 - \sum_i \frac{n_{iA}}{n_A} \frac{n_{iX}}{n_X}\right).$$

Формулы справедливы при любых — и больших, и самых малых — значениях n_i и n .

Функторные инварианты многих (а возможно, и всех) математических структур могут быть выражены через инварианты ассоциированных со структурами разбиений (см. раздел 6.4.4). Возможно, этот математический факт объясняет «вездесущность» появления энтропии при описании самых различных естественных и антропных систем. А упомянутая выше связь конструкции энтропии с обобщением понятия «количество элементов» может служить методическим обоснованием методологического принципа, согласно которому «числа правят миром». Таким образом, появляется строгий метод расчета энтропии систем, поддающихся формальному описанию с помощью математических структур.

В зависимости от области приложения энтропийного подхода возникают самые разнообразные толкования энтропии: как меры неопределенности [Tribus, 1961]; меры «незнания» истинного микросостояния системы, находящейся в известном макросостоянии [Gell-Mann, 1994]; меры порядка-беспорядка, сложности и организованности [Хайтун, 1996]; меры неточности контроля над частицами [Губин, 1997], а также как разновидности функционала действия в гамильтоновой механике [Хазен, 1998].

Подобные интерпретации кажутся мне вторичными по отношению к той, которую вкладывал в термин «энтропия» Р. Ю. Клаузиус [Clausius, 1865], переводя его с греческого τροπή как «превращение» или, имея в виду роль Второго закона термодинамики для развития Мира, как «эволю-

цию». Обоснование обобщенной энтропии через допустимые системой преобразования сохраняет эту традицию.

15.3. Структурная информация систем

Определим информацию, содержащуюся в системе, как структуру ее формальной модели [Шаров, 1976; Левич, 1978б].

В качестве формальной модели системы использую язык теории категорий и функторов (раздел 7.1). Структура системы есть структура, задаваемая объектами и морфизмами, моделирующая систему категории. Количество информации, содержащейся в системе, определим как логарифм функторного инварианта системы (раздел 6.4). Приведенные определения отождествляют конструкции структурной энтропии и структурной информации системы.

15.4. Приложение к квантовой механике

«Недавно появилось эссе Боба Коуке [Coecke, 2008], сотрудника Вычислительной лаборатории Оксфордского университета, озаглавленное *«Введение в теорию категорий для практикующего физика»*. В нем автор защищает точку зрения, которая наверняка удивит многих физиков. Он считает, что физикам-теоретикам просто необходимо знать и уметь применять теорию категорий, поскольку они и так работают с категориями (в математически строгом смысле слова), сами того не подозревая. Автор эссе утверждает, что именно «опыт распознавания структур», который уже накопила теория категорий, будет очень полезен физикам-теоретикам. В качестве конкретного примера он берет такой раздел физики, как квантовая механика, и постепенно облекает ее в категорную форму. Оказывается, многие ключевые для квантовой механики понятия, например принцип суперпозиции (благодаря которому возможны запутанные состояния), локальность, причинность и т. д., возникают в подходящих категориях сами собой. В них даже находят готовые аналоги для не до конца понятого процесса измерения квантовой системы.

В чем польза от такой переформулировки квантовой теории? Раз квантовая механика точь-в-точь вписывается в «графарет» теории категорий, значит, сеть взаимосвязей между квантовыми объектами можно как бы увидеть «с высоты птичьего полета», не прибегая к конкретным вычислениям. И тогда некоторые нетривиальные результаты квантовой теории (например, теорема о невозможности клонирования квантового состояния, квантовая телепортация и т. п.) становятся очень естественными в категорной формулировке.

Мощь теории категорий можно поставить «на конвейер» и использовать в рутинных вычислениях. Несколько лет назад Боб Коуке с коллегами

на основе теории категорий разработал простой «картиночный формализм», заменяющий собой формульные вычисления в квантовой теории информации. Чтобы подчеркнуть, насколько простыми становятся вычисления в этом подходе, автор назвал одну из своих статей *«Детсадовская квантовая механика»*. Автор эссе в заключении говорит, что категории являются мощным и гибким «шаблоном», с уже готовыми конструкциями и теоремами, по которому можно строить самые разные физические теории, а не только квантовую теорию информации. Возможно, с их помощью будут открыты новые глубокие связи между уже существующими теориями. Поэтому он призывает к тому, чтобы включать курс теории категорий в университетские программы не только математиков, но и физиков и даже информатиков [Иванов, 2008].

Глава 16

**ТЕМПОРАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ
ТЕОРЕТИКО-КАТЕГОРНОГО ПОДХОДА**

16.1. *Время категорное, системное, структурное*

Понятие времени можно считать синонимом изменчивости объектов в мире. Часы есть способ измерения, или параметризации, этой изменчивости. При описании системы на языке теории категорий (раздел 7.1) класс объектов категории эксплицирует совокупность всех возможных состояний системы. Назову этот класс «категорным временем» системы, имея в виду его роль для выбора «моментов» для ее «системного времени». Системным временем называю последовательность состояний меняющейся системы. Каждому последовательному состоянию системы — «моменту» ее системного времени — в рамках теоретико-категорного описания соответствует «сила структуры» этого состояния. Согласно принятому принципу максимальной структуры (раздел 7.3) «сила структур» возрастет монотонно системному времени. Время, задаваемое структурными числами состояний, можно назвать «структурным временем» системы.

16.2. *Время метаболическое*

Существует еще один набор числовых характеристик системы, которые: 1) с необходимостью сопровождают изменчивость системы; 2) растут монотонно системному времени и тем самым 3) могут служить для параметризации изменений. Это — потребляемые системой ресурсы. Количество «потребленного» (плюс «потерянного») ресурса определяет «показания», так называемых, «метаболических часов» системы [Левич, 1996а; 2009б; Levich, 1995; 2003; 2011]. Конструкция метаболических часов неявно подразумевает умение подсчитывать количество замененных в системе элементов. Но процедура сравнения множеств по количеству элементов в них в «теоретико-множественной» математике корректно разработана лишь для бесструктурных множеств, тогда как все теоретическое естествознание использует для формальных описаний множества со структурами. В частности, системы с несколькими ресурсными потоками уже не могут быть представлены как иерархии бесструктурных множеств. Поэтому нетривиальное применение метаболического подхода требует умения срав-

нить между собой множества со структурой. Это умение задает функторный метод сравнения структур, предлагая функторные инварианты систем в качестве обобщения понятия «количество элементов» для бесструктурных множеств. Тем самым функторная параметризация изменчивости есть необходимое обобщение метаболических часов. Замечу, что система, потребляющая несколько ресурсов, существует в нескольких метаболических временах.

16.3. *Время энтропийное*

Энтропийный экстремальный принцип (раздел 7.3) влечет монотонное увеличение энтропии состояний вдоль траектории изменчивости (последовательности состояний) системы. Тем самым значения энтропии параметризуют изменения системы. Другими словами, возникает энтропийное время систем [Левич, 2004а]. Интервал энтропийного времени, т. е. приращение энтропии, есть логарифм величины, показывающей, во сколько раз изменилось число допустимых структурой системы неэквивалентных преобразований.

Принцип максимальной энтропии в приведенной формулировке отвечает не только на вопрос «какие состояния могут быть реализованы в действительности?», но и на вопрос «в какой последовательности будут реализованы эти состояния (т. е. как течет «системное время»)»: для заданного состояния A выбор «следующего» состояния B из всех, для которых энтропия больше, чем в состоянии A , определен доступностью ресурсов, необходимых для достижения состояния B . Таким образом, доступные ресурсы определяют траекторию «движения» системы (последовательность состояний) в ее пространстве состояний и параметризуют траекторию и изменчивость системы, выполняя тем самым роль собственного («ресурсного») времени систем.

Теоремы вариационного моделирования позволяют установить связь между энтропийным и метаболическими временами системы. Энтропия системы представляет собой «усреднитель» метаболических времен, причем энтропия монотонно растет вместе с ростом каждого из метаболических времен, т. е. энтропийное и метаболические времена системы связаны однозначно, монотонно и одно может быть вычислено через другое. Эта связь задается формулой (раздел 9.6.1)

$$H(L) = \sum_{k=1}^m \lambda^k(L) L^k .$$

Здесь H — структурная энтропия, $L \equiv \{L^1, L^2, \dots, L^m\}$ — набор метаболических времен (ресурсов) системы, $\lambda^k(L)$ — множители Лагранжа вариационной задачи на условный максимум структурной энтропии, ограниченной

потоками метаболических времен L^k . В случае структуры множеств с разбиениями, где морфизмами служат сохраняющие разбиение отображения (или двойственные им соответствия), вариационная задача имеет вид

$$\left\{ \begin{array}{l} H(n_1, n_2, \dots, n_w) = -n \sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \log \frac{n_i}{n} \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}, \\ \sum_{i=1}^w n_i = n, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{array} \right.$$

Здесь n_i — количество элементов в классе разбиения i , w — число классов разбиения и q_i^k — среднее «содержание субстанции» метаболического потока k в элементах класса i .

Доказано [Левич, Фурсова, 2002]; см. также разделы 9.5.3 и П3.5), что $\partial H / \partial L^k \geq 0$, т. е. структурная энтропия монотонно возрастает (не убывает) в метаболическом времени системы, или «производство» энтропии не убывает вдоль траектории системы в ее пространстве состояний. (Теорема аналогична H-теореме Больцмана для физического времени [Boltzmann, 1872].)

Указанная связь между обобщенной энтропией и ресурсами L^k может служить эвристическим объяснением происхождения логарифмирования при вычислении энтропии через количество преобразований системы: благодаря логарифмированию связь между энтропийным и метаболическими временами становится степенной, а не экспоненциальной, что, в свою очередь, упрощает формулы, в которых фигурируют обе параметризации времени. И если метаболическое время системы, вообще говоря, — многокомпонентная величина и тем самым «уровнеспещифично» (имеются в виду иерархические уровни строения систем), то энтропийное время, «усредняя» метаболические времена уровней, возвращает понятию времени привычную универсальность.

Конструкции структурного и энтропийного времен включают целый ряд произвольно выбранных формальных шагов. Например, сравнение структурированных множеств, описывающих состояние систем, производится с помощью инъективных преобразований (по аналогии со сравнением по мощностям неструктурированных множеств). В качестве представления из категории структурированных в категорию неструктурированных множеств, порождающего энтропийное время, в функторном методе сравнения структур выбран основной одноместный функтор. Этот функтор оказался монотонным по упорядочению структур, и его значения оказа-

лись сводимыми к энтропиеобразным функциям. Инъективные преобразования, лежащие в основе упорядочения структур, представляют собой однозначные вложения. Т.е. эволюция систем, согласно экстремальному принципу, идет от подобъектов к объектам. Такой тип эволюции можно назвать консервативным или казуальным: достигнутые состояния не пропадают (подобъект «сохраняется» в объекте) и новые состояния возникают не на пустом месте, а из своих «менее сильных» (в смысле упорядочения по силе структуры) предшественников. Использование для сравнения состояний вместо инъективных иных типов преобразований, так же как и отыскание иных функторов, монотонно представляющих упорядочение структур числами, может породить иные типы структурного и энтропийного времен и иные типы эволюции систем. Следует отметить, что выбор упорядочивающих морфизмов — вопрос экспликации операциональных способов выяснения принадлежности элементов объектам. Тем самым вопрос об адекватной параметризации изменчивости становится зависимым от «суммы технологий, достигнутой цивилизацией» в области экспериментальной идентификации объектов мира.

16.4. Динамическое видение мира

Существует слабо отрефлексированное наукой несоответствие между динамическим статусом реальных систем и статическим языком их описания в теоретико-множественной математике.

Реальность — это мир процессов, а не мир «застывших» состояний. Все реальные системы — это изменяющиеся системы. Описание реальных систем совершенно обязательно должно содержать феномен течения времени.

Наиболее общие рамки моделирования систем — это рамки теории множеств. Любой объект исследования описывают множеством со структурой — отношением порядка, операцией над элементами, топологией. При этом и носитель структуры, и ее аксиоматика постоянны. Другими словами, в основаниях математики нет времени. (Принятые в математике способы описывать движение, например с помощью дифференциальных уравнений, также приводят к трудностям, поскольку требуют введения континуума, не допускающего возможности квантового описания времени и пространства.)

Указанное несоответствие небезобидно, поскольку «границы моего языка означают границы моего мира» (Витгенштейн, 1921). Для формального описания реальности нужны абстрактные исходные объекты, которые можно было бы назвать изменяющимися, непостоянными множествами. Я предлагаю для них термин «динамические» множества [Левич, 2009a]. Примерами динамических множеств могут служить популяции организ-

мов, словари языков, мислеобразы в человеческом сознании, излучающие субстанцию источники [Левич, 2008] в метаболической модели зарядов...

Теория категорий и функторов способна преодолеть «статичность» теории множеств. Напомним две особенности теоретико-категорного описания систем, которые позволяют считать, что язык теории категорий более адекватен реальности, нежели язык теории множеств. Первая особенность — возможность оперировать сразу всей совокупностью одинаково структурированных множеств (объектов категории), что позволяет отождествить эту совокупность с пространством всех возможных состояний системы. Вторая особенность — та, что в категорию, наряду со структурированными объектами, равноправно и обязательно входят все допустимые их структурой способы изменения объектов (морфизмы категории), т. е. преобразования состояний системы. Это позволяет заменить теоретико-множественное идеализированное представление мира в виде «застывших» объектов на адекватное миру представление его процессами. «Каждое понятие постоянства относительно, оно возникает чувственно или мысленно как предельный случай изменения, и бесспорное значение таких понятий для получения ясного представления об изменении всегда ограничено этим своим происхождением» (Lowvere, 1976).

«Динамическое» множество на языке теории категорий есть целый класс множеств, а именно, класс объектов категории или — всех реализаций некоторой математической структуры, моделирующей изучаемую систему [Левич, 2009a].

«Статичность» теории множеств проявляется как в неизменности самих множеств — носителей структур, так и в постоянстве аксиоматики, задающей структуру моделируемой системы. Множества с переменными структурами описывают особые категории — топосы: «...теоретико-топосная точка зрения... состоит в отбрасывании идеи о существовании фиксированного универсума «постоянных» множеств, среди которых может и должна развиваться математика, и в признании того, что работать с переменными величинами в универсуме непрерывно меняющихся множеств удобнее, чем в рамках... абстрактной теории множеств... когда отдельно рассматривается носитель и последовательность постоянных структур, привязанных к точкам этого носителя. Именно переход от постоянных множеств к переменным множествам является душой теории топосов!» (Джонстон, 1986, с. 15–16).

В попытках формального теоретико-множественного описания времени не хватает также средств для конструирования различных модусов существования: «временное» и «вневременное» бытие, «бренность» и «вечность» и т. п. В языке теории категорий эти средства существуют. Пространство состояний системы — класс объектов описывающей систему категории — содержит все потенциально возможные состояния системы. В реальности состояния системы альтернативны: истинность одного из них

исключает «одновременную» истинность других. В этом смысле пространство состояний обладает «вневременными» свойствами: все состояния сосуществуют в нем (независимо от момента времени, в который они реализуются), а не альтернативны. Отмеченные «вневременные» свойства роднят его с понятием вечности, которая содержит в себе все возможные события «изменчивого» Мира.

**МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ КОММЕНТАРИИ
К ФОРМУЛИРОВКАМ ЭКСТРЕМАЛЬНОГО ПРИНЦИПА**

17.1. Интерпретации экстремального принципа

1) В своей первоначальной формулировке обсуждаемый экстремальный принцип постулирован как *реализация состояний системы с экстремальной структурой*.

2) Конструкция сравнения структурированных множеств [Бурбаки, 1965; Левич, 1982; Levich, Solov'ov, 1999] аналогична конструкции сравнения бесструктурных множеств по мощностям (см. раздел 15.1). Поэтому предложенный экстремальный принцип в приложении к экологии сообществ обобщает на многовидовые сообщества *принцип максимальной экспансии (в пределах доступных ресурсов)*, подразумеваемый обычно в биологии для отдельных популяций.

В пользу указанной интерпретации можно привести дополнительные аргументы. Согласно разделу 12.9 множители Лагранжа имеют смысл величины, обратной к средней потребности всех групп сообщества в соответствующем ресурсе: $\lambda^k \sim 1/\bar{q}^k$. Тогда, согласно представлению энтропии через лимитирующие ресурсы (раздел 9.5.1): $H = \sum_k \lambda^k L^k$, получаем $H = \sum_k \lambda^k / \bar{q}^k \equiv \sum_k n^k$, т. е. энтропия сообщества равна суммарной численности организмов в сообществе, появившихся за счет ресурсов среды. И максимум энтропии равносильен максимуму прироста численности.

3) В главе 7 обоснована переформулировка принципа максимальной структуры как *принципа максимума обобщенной энтропии*. Заключительный шаг на пути формулирования энтропийного экстремального принципа не следует из предшествующих построений, а связан с таким свойством изменяющихся систем, как открытость по отношению к потребляемым ресурсам. Я исхожу из исследовательской установки, утверждающей, что любые изменяющиеся системы потребляют некоторый ресурс [Левич, 2009б]. Такое утверждение очевидно для систем, открытых по отношению к энергии или веществу, менее очевидно — для изолированных систем, например, если изменение представляет собой механическое движение закрытой системы. (Ресурсом, «потребляемым» такой движущейся системой, можно считать [Левич, 1996а] необходимое для движения пространство.)

Впрочем, несогласный с моей установкой читатель может полагать, что рассмотрен лишь класс открытых в его понимании систем. Я постулирую, что наша Вселенная открыта для субстанциональных потоков, принадлежащих глубинным уровням строения материи и, возможно, не идентифицируемых современными экспериментальными технологиями. Любые изменения (и любое движение, в частности) прямо или косвенно индуцированы этими потоками, которые являются ресурсами, «потребляемыми» меняющимися системами. Именно потребляемые системой ресурсы задают последовательность состояний, лукаво заменившую подлежащий разъяснению термин «время» в определении системного времени (см. раздел 16.1).

«Ресурс» субстанциональных потоков не только порождает последовательность смены состояний, но и ограничивает степень их изменчивости, поскольку без ограничения по ресурсам требование реализации максимальной структуры свелось бы к неограниченной экспансии системы. Из-за этого в экстремальном принципе, порождающем закон изменчивости, экстремум обязательно должен быть условным и появление представлений об ограничивающих ресурсах необходимо, а не случайно.

В силу сказанного искомый принцип может звучать следующим образом: *из заданного состояния система переходит в такое состояние, для которого обобщенная энтропия максимальна в пределах, задаваемых доступными системе ресурсами*. Замечу, что среди состояний, в которые переходит заданное состояние, рассматривается и оно само. Упоминание об ограничениях ресурсами — основное отличие приведенного принципа от Второго начала термодинамики (действующего исключительно в закрытых системах). Безусловный максимум энтропии, требуемый Вторым началом, приводит к однородному распределению характеристик системы, называемому «тепловой смертью». Условный экстремум энтропии для открытых, но ограниченных по ресурсам систем влечет неоднородные распределения. Причем степень их неоднородности может быть сколь угодно велика в зависимости от различий компонентов исследуемой системы по «потребностям» в ресурсах, ограничивающих развитие [Левич, 1980].

Подстановка решения задачи (9.1.1) — формулы видовой структуры (9.4.1) — в формулу для энтропии задает ее как функцию лимитирующих развитие системы ресурсов $H(\vec{L}) = \sum_{k \in J} \lambda^k(\vec{L}) L^k$ (см. раздел 9.5.1). В термо-

динамическом случае, когда речь идет о максимуме энтропии газа при ограничении только потоком тепла $L^1 \equiv \Delta Q$, получаем $H = \frac{\Delta Q}{T}$, где $\frac{1}{T} \equiv \lambda^1$ —

соответствующий множитель Лагранжа. Тем самым устанавливается связь обобщенной энтропии H с энтропией феноменологической термодинамики. Таким образом, примененный экстремальный принцип может быть представлен как одна из модификаций или, если это покажется приемлемым, как обоснование принципа максимальной энтропии [Boltzmann, 1964;

Gibbs, 1902; Jaynes, 1957; Фейнман, 1975; Levine, Tribus, 1978; Haken, 1988; Gzyl, 1995], нашедшего широчайшее применение в задачах из самых различных областей — от чистой математики и теоретической физики до экологии и лингвистики.

4) Функторные инварианты могут быть применены и при обобщении понятия количества информации, содержащейся в структуре систем (см. раздел 15.3), а именно, количество информации в структуре системы полагается равным ее обобщенной энтропии. Учет определения количества информации дает информационную трактовку экстремального принципа: *количество информации реальных состояний естественных систем экстремально* (Левич, 1982).

5) Величина $e = T(H_{eq} - H)$, где H_{eq} — энтропия системы в состоянии термодинамического равновесия, называется в термодинамике эксергией (т.е. энергией, которая может быть преобразована в полезную работу при участии заданной окружающей среды). С. Йоргенсен [Jørgensen, 1986; 1988; Jørgensen et al., 1995] в контексте экологического моделирования выдвинул и результативно применил принцип максимума эксергии: изменения воздействий на систему будут вызывать изменения структуры системы, которые сопровождаются неотрицательными изменениями эксергии. Величина эксергии с точностью до множителя совпадает с экстремизируемым в данном подходе логарифмом удельного инварианта систем («обобщенной энтропией»). Таким образом, предложенный в данной работе экстремальный принцип представляет собой модификацию *принципа максимальной эксергии* С. Йоргенсена, дополненную нетермодинамическим методом расчета энтропии.

6) Величину $\frac{1}{n}H(\vec{n}) = -\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \log \frac{n_i}{n}$ экологи применяют как индекс разнообразия видовой структуры сообществ [McArthur, 1955]. Замечу, что рассмотрение сообществ с иными, нежели в предложенной модели (см. раздел 8.2), допустимыми преобразованиями приводит к формулам инвариантов структуры, совпадающими с другими известными индексами разнообразия (см. раздел 12.8). В силу указанных отождествлений рассматриваемый экстремальный принцип может быть интерпретирован как требование *максимального видового разнообразия сообществ* (см., например, [Lurie et al., 1983]).

7) Для систем с одинаковой мощностью базового множества n величина удельного инварианта $J(\vec{n}) = \frac{n^n}{\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}}$ будет наибольшей, если мини-

мален знаменатель $\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}$. Эта величина есть количество допустимых

структурой системы (в данном случае структурой разбиения на непересекающиеся группы элементов) преобразований. Таким образом, экстремальный принцип сводится к требованию реализации состояния с наименьшим количеством допустимых преобразований, или, в указанном смысле, — *наиболее «устойчивой» структурой*.

8) Максимум энтропии H с ограничением по энергии E влечет минимум функции Лагранжа $F = E - TH$, называемой в термодинамике *свободной энергией* (связь абсолютной температуры T с множителем Лагранжа указана выше).

9) Можно показать (см. раздел 9.6.2), что вместо формулировки экстремального принципа «энтропия системы максимальна при условии, что потребление ресурсов ниже определенного запаса» справедлива формулировка «потребление системой ресурсов минимально при условии, что энтропия системы (или сложность системы, ее разнообразие и т. д.) выше некоторого порога», т. е. принцип максимума энтропии эквивалентен принципу *минимума потребления* системой *лимитирующих ресурсов* [Левич, Алексеев 1997; Levich, 2000; Левич, Фурсова, 2002]. Возникает соблазн конструктивно связать указанный принцип минимального потребления с физическим принципом наименьшего действия.

10) Предложенный экстремальный принцип имеет еще одну строгую интерпретацию, связанную с метаболическим временем системы. Поток лимитирующих ресурсов порождает метаболическое время системы (раздел 16.2; [Левич, 2009б]). Соответствующая формулировка экстремального принципа звучит так: *из заданного состояния система переходит в такое состояние, для которого метаболическое время системы минимально в пределах, задаваемых необходимой степенью структурированности системы*.

17.2. Обобщение формализма Джейнса

Метод исследования систем Эдвина Томсона Джейнса состоит из нескольких рекомендаций [Jaunes, 1957]:

1. Сопоставить допустимым состояниям системы определенные значения вероятности их реализации.
2. Сформулировать в виде равенств ограничения на макропараметры системы (например, законы сохранения энергии, числа частиц и т. д.).
3. Отыскать равновесное состояние системы методом множителей Лагранжа как решение задачи на условный максимум с функционалом в форме шенноновской энтропии.

Появившись в конце 60-х годов XX века в статистической физике, формализм Джейнса прошествовал по многим областям знания, добавив к проблеме обоснования энтропийного функционала ряд других проблем. Во-первых, проблему адекватного выбора ограничений на его экстремум,

поскольку до решения вариационной задачи не известно, для каких макропараметров должны выполняться ограничения в виде строгих равенств. И, во-вторых, трудности применения в областях, где вероятности состояний не определены или не могут быть вычислены.

Формализм, основанный на принципе максимума обобщенной энтропии, развивает формализм Джейнса и содержит следующие этапы.

- Выбор математической структуры, адекватно описывающей исследуемую систему.

- Формализация структуры в виде множеств морфизмов и объектов некоторой категории структурированных множеств.

- Расчет обобщенной энтропии через количества допустимых структурой неэквивалентных морфизмов. Функция обобщенной энтропии может быть строго рассчитана для любых описаний систем с помощью математических структур, т. е. целевая функция для применений экстремального принципа может быть выведена, а не угадана.

- Формулировка ресурсных и других ограничивающих развитие системы условий в виде неравенств или равенств. (Современные методы вариационного исчисления позволяют исследовать задачи с ограничениями в виде неравенств, а не равенств. Это, казалось бы, небольшое техническое усовершенствование влечет радикальное расширение возможностей вариационного моделирования на актуальные и реалистичные классы сложных задач.)

- Постановка вариационной задачи на условный экстремум обобщенной энтропии с выбранными ограничениями.

- Поиск лимитирующих ресурсов и других лимитирующих факторов на основе теоремы стратификации (см. раздел 9.3).

- Постановка редуцированной вариационной задачи на условный экстремум с ограничениями в виде равенств.

- Формулировка закона изменчивости системы в виде аналога уравнения Эйлера–Лагранжа полученной вариационной задачи.

ГЛАВА 18

ЗАКЛЮЧАЮЩИЕ СЛОВА

Динамическая теория любого фрагмента реальности обязательно включает ряд компонент, разработка которых осознанно или чаще неявно выступает этапами при создании теории: этапы построения элементарных объектов теории, указания способов их изменчивости и формулировки закона изменчивости в форме уравнений движения (см. раздел 2.1). Особая роль принадлежит выбору элементарных объектов, поскольку этот выбор на многие годы определяет рамки, в которых функционируют целые науки (см. раздел 2.2). Однако общепринятая деятельность теоретика естествознания состоит в поиске решений постулированных великими предшественниками «уравнений движения», а этапы, связанные с выбором элементарных объектов, способов их изменчивости и обоснованием угаданных уравнений, как правило, выходят за рамки профессиональной деятельности специалистов в предметных областях науки (см. раздел 2.3). Повторю, что, пользуясь производственной терминологией, можно предложить метафору: решение уравнений — методически оснащенное ремесло, хорошо развитая научная технология (требующая, однако, как и любая другая профессиональная деятельность, и таланта, и озарения, и везения). Создание же уравнений (и предшествующие созданию этапы построения теории) — ручная, штучная работа, граничащая с искусством правдоподобных рассуждений, полуэмпирических доводов и интуитивных предвидений.

Предложенный в книге подход предлагает читателю пути снижения доли субъективной, лишенной систематических методов творческой деятельности по угадыванию законов изменчивости, т. е. снижение доли ИСКУССТВА модельера, в пользу алгоритмизируемых процедур их вывода, т. е. в пользу строгого МЕТОДА для поиска уравнений обобщенного движения.

Резюмирую полученные результаты:

1) *Деятельность теоретика-модельера по описанию естественных и антропных систем основана на подборе подходящих математических структур. Для оперирования классами структурированных множеств предназначена математическая теория категорий и функторов.*

2) *Система может быть формально описана категорией, содержащей класс объектов — состояний системы и класс морфизмов — до-*

пустимых структурой системы способов преобразований одних состояний в другие.

3) *Состояния систем, описываемых математическими структурами, могут быть упорядочены методами теории категорий по «степени их структурированности».*

4) *Постулировано, что динамика системы определяется принципом максимальной структуры: из заданного состояния система переходит, в то состояние, структура которого максимальна (в пределах доступных системе ресурсов).*

5) *Предложен строгий метод, позволяющий каждому состоянию системы сопоставить числовую функцию, значения которой монотонны степени структурированности состояния и могут служить ее мерой.*

Значение этой функции рассчитывают через количество допустимых системой неэквивалентных преобразований.

Эта функция обобщает понятие «число элементов», определенное для бесструктурных множеств, на множества со структурой.

Эта функция может быть интерпретирована как обобщение статистической энтропии и может быть названа обобщенной (структурной, функторной, теоретико-категорной) энтропией системы.

6) *Построены компоненты динамической теории:*

- *Элементарные объекты — множества со структурой.*
- *Совокупность элементарных объектов составляет класс объектов категории, описывающей систему, и задает пространство состояний системы.*
- *Способы изменчивости элементарных объектов — их преобразования из класса морфизмов описывающей систему категории.*
- *Интервал времени, измеряющий изменения при переходе системы из одного состояния в другое «энтропийными часами», есть разность обобщенных энтропий начального и конечного состояний. Этот же интервал может быть измерен количествами «потребленных» системой лимитирующих ее изменения ресурсов, или «метаболическими часами».*
- *Закон изменчивости — экстремальный принцип, использующий свойство упорядоченности объектов категории.*

7) *Полученные результаты позволяют предложить для отыскания законов изменчивости систем формализм, основанный на принципе максимума обобщенной энтропии формализм, обобщающий формализм Джейнса.*

Таким образом, на долю ИСКУССТВА модельера оставлены:

- 1) выбор формальной структуры, отражающей, по его мнению, свойства моделируемой системы;
- 2) конструирование соответствующей выбранной структуре математической категории;

3) выявление ресурсов, порождающих и ограничивающих изменчивость системы.

Дальнейшие шаги — расчеты экстремизируемых функционалов, постановка вариационной задачи и ее решение (либо соответствующих ей уравнений Эйлера–Лагранжа) — подвластны предложенному в книге МЕТОДУ функторных инвариантов.

Приложение 1

ОБЗОР ПРИМЕНЕНИЙ СИСТЕМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ В ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ

Для описания экологических сообществ привлекают методы из самых разных областей математического знания. Самое широкое распространение получил подход, основывающийся на аппарате дифференциального исчисления. Дифференциальные уравнения позволяют описывать динамику численности (биомассы) каждой популяции, входящей в изучаемую систему. В общем виде можно записать зависимость

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(t, x_1, x_2, \dots, x_w), \quad i = 1, \dots, w, \quad (\text{П1.1})$$

где w — число видов в сообществе, x_i — численности i -того вида, t — время. Если сделать предположения о стационарности среды и изолированности сообщества (т. е. исчезнувший вид не может возникнуть вновь, а это значит, что $F_i(t, x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_w) = 0$, $i = 1, \dots, w$), то уравнения (П1.1) можно записать в виде [Абросов, Ковров, 1977]

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \tilde{F}_i(x_1, x_2, \dots, x_w), \quad i = 1, \dots, w.$$

Дальнейшее теоретическое исследование в большинстве случаев проводится для конкретного вида функций \tilde{F}_i . Изложение следует работам П. В. Фурсовой и А. П. Левича (2002; 2006).

П1.1. Примеры уравнений

В разделе о моделировании с помощью дифференциальных уравнений в первую очередь рассматриваются модели фитопланктонных и микробиологических сообществ.

П1.1.1. Моделирование сообществ фитопланктона

Традиционный путь изучения сообществ микроорганизмов заключается в моделировании непрерывных культур. Общее уравнение, описы-

вающее кинетику концентрации клеток в таком процессе, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = x(\mu - d),$$

где x — концентрация клеток в культиваторе, μ — функция, описывающая размножение популяции, d — скорость вымывания. Скорость размножения может зависеть от концентрации клеток, концентрации субстрата s , температуры, pH среды и прочих факторов [Ризниченко, Рубин, 1993; Ризниченко, 2002].

В микробиологических системах, как правило, скорость роста лимитируется концентрацией субстрата, что отражается зависимостью, предложенной Ж. Моно [Monod, 1942]:

$$\mu = \frac{\bar{\mu}s}{K_s + s},$$

где $\bar{\mu}$ — максимальная скорость роста организмов при данных условиях, K_s — видоспецифическая константа, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость роста культуры равна половине максимальной (константа полунасыщения).

При моделировании динамики фитопланктона важную роль играет учет влияния уровня освещенности на скорость роста. В книге С. Йоргенсена (1985) описаны некоторые виды уравнений, применяемых в моделях. Зависимость между скоростью роста (скоростью первичного продуцирования) и освещенностью может быть описана уравнением Михаэлиса–Ментен

$$\mu = \frac{\bar{\mu}I}{K_I + I},$$

здесь I — освещенность, K_I — константа полунасыщения по освещенности.

При освещенности выше пороговой (IH), начиная с которой происходит угнетение фотосинтеза, можно записать следующую зависимость:

$$\mu = \frac{\bar{\mu}K_I}{K_I + I - IH}.$$

Значения всех констант ($\bar{\mu}$, K_I , IH) зависят от адаптации к освещенности и температуры. Зависимость K_I от температуры, как правило, линейна: $K_I = K_{I0} + a_m T$; a_m , K_{I0} — константы, K_{I0} — константа полунасыщения по освещенности в нулевой точке температурной шкалы. Зависимость IH от температуры также может быть выражена линейной функцией: $IH = IH_0 + a_H T$; IH_0 — пороговая освещенность в нулевой точке температурной шкалы, a_H — константа.

Как уже было сказано, скорость роста зависит от концентрации биогенных веществ. Для фитопланктона элементами, способными лимитировать рост, могут являться, например, азот, фосфор и углерод. Возможные способы отражения этого факта в работе С. Йоргенсена описаны следующим образом:

$$\mu = \bar{\mu} \frac{P}{K_P + P} \cdot \frac{N}{K_N + N} \cdot \frac{C}{K_C + C},$$

где P, N, C — концентрация растворенного фосфора, азота и углерода; K_P, K_N, K_C — соответствующие константы полунасыщения. Возможно также использование средней величины лимитирующих факторов:

$$\mu = \bar{\mu} \frac{\frac{P}{K_P + P} + \frac{N}{K_N + N} + \frac{C}{K_C + C}}{3}.$$

В работах Н. С. Абросова с коллегами [Абросов, Ковров, 1977; Абросов, Боголюбов, 1988; Абросов, 1999] была предложена следующая модель динамики экосистемы. Рассматривают организмы одного трофического уровня, которые существуют за счет совместного потребления ресурсов питания. Пусть $\phi_{ij}(s^1, \dots, s^m)$ — скорость потребления единицей биомассы (особью) вида i ресурса j ; $\mu_i = \mu_i(s^1, \dots, s^m)$ — удельная скорость прироста биомассы (плотности) i -того вида; $s = (s^1, \dots, s^m)$ — вектор концентрации ресурсов в среде; d_i — удельная скорость элиминации организмов i -того вида; A^j — скорость поступления j -того субстрата извне на единицу объема экосистемы; D^j — удельная скорость удаления ресурса в открытой системе. Тогда динамика системы описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - d_i)x_i, & i = \overline{1, w}, \\ \dot{s}^j = A^j - D^j s^j - \sum_{i=1}^w \phi_{ij}(s)x_i, & j = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (\text{П1.2})$$

Модель, описывающая культивируемое в хемостате сообщество, является частным случаем модели (П1.2) при условиях $d^i = D^j = D$, $s_0^j = A^j / D$, где D — скорость разведения культуры, s_0^j — концентрация j -того субстрата в поступающей в реактор питательной среде, и задается системой уравнений

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - D)x_i, & i = \overline{1, w}, \\ \dot{s}^j = D(s_0^j - s^j) - \sum_{i=1}^w \phi_{ij}(s)x_i, & j = \overline{1, m}. \end{cases}$$

(Хемостат — непрерывный культиватор, в котором за счет саморегулирующих механизмов популяции поддерживается постоянная плотность популяции.)

В случае взаимозаменяемых ресурсов зависимость $\mu_i(s)$ описывается выражением

$$\mu_i(s^1, \dots, s^m) = \min \left(\bar{\mu}_i; \sum_{j=1}^m \frac{\bar{\mu}_i s^j}{K_{ij} + s^j} \right)$$

или его линейной аппроксимацией

$$\mu_i(s^1, \dots, s^m) = \min \left(\bar{\mu}_i; \sum_{j=1}^m \beta_{ij} s^j \right),$$

где β_{ij} — элементы матрицы приспособленности: $B = \begin{vmatrix} \beta_{11} & \beta_{1m} \\ \beta_{w1} & \beta_{wm} \end{vmatrix}$, здесь $\beta_{ij} = c_{ij} Y_{ij}$, где c_{ij} — удельная скорость потребления j -того субстрата i -тым видом организма, а Y_{ij} — экономический коэффициент использования j -того вещества i -тым видом [Абросов, Ковров, 1977].

Если ресурсы взаимозаменяемы, то

$$\mu_i(s) = \bar{\mu}_i \cdot \min \left(\frac{s^1}{K_{i1} + s^1}, \dots, \frac{s^m}{K_{im} + s^m} \right)$$

или

$$\mu_i(s) = \min \left(\bar{\mu}_i; \beta_{i1} s^1; \dots; \beta_{im} s^m \right).$$

В приведенных выше формулах символ $\bar{\mu}_i$ обозначает максимально возможную удельную скорость роста организмов i -того вида; K_{ij} — константа полунасыщения роста i -того вида на j -том субстрате.

В моделях, использующих дифференциальные уравнения, возможен учет лимитирования роста световой энергией. В этом случае предлагается использовать следующую зависимость:

$$\mu_i = \min \left\{ \bar{\mu}_i; Y_i \beta_i \eta_i(E) (1 - \exp\{-d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\}) E / d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\}, \quad i = 1, 2,$$

здесь x_i — концентрация клеток i -того вида; μ_i — удельная скорость роста i -того вида; $\bar{\mu}_i$ — максимально возможная удельная скорость роста организмов i -того вида; β_i — процентное содержание хлорофилла в биомассе; l_i — коэффициент поглощения света i -тым видом; $\eta_i(E)$ — КПД фотосинтеза i -того вида клеток; Y_i — величина, обратная калорийности био-

массы i -того вида клеток; E — мощность ФАР (фотосинтетически активной радиации), падающей на поверхность культуры; d — толщина слоя культуры в кювете культиватора (приведено выражение для удельной скорости μ_i в случае лимитирования совместного роста двух видов только энергией света) [Абросов, Ковров, 1977].

А. Я. Болсуновским (1999) была предложена следующая математическая модель динамики компонентов сообщества из двух видов (спиреулы и хлореллы), рост которых лимитируется интенсивностью света всей области ФАР

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i - D)x_i, \\ \mu_i = a_i \bar{E} (b_i + \bar{E}), \\ \bar{E} = E_0 \left(1 - \frac{\gamma_1 x_1 + \gamma_2 x_2}{2}\right), \\ D = \frac{\mu_1 \alpha_1 x_1 + \mu_2 \alpha_2 x_2}{c}, \\ \alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2 = c = \text{const}, \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

где x_i — концентрация клеточного хлорофилла; μ_i — удельные скорости роста; a_i, b_i — константы уравнения Михаэлиса–Ментен; \bar{E} — средняя освещенность для всего сообщества; E_0 — поверхностная освещенность; D — скорость протока.

Кроме того, в моделях возможно отразить эффекты метаболического воздействия, как например, это было сделано Ю. А. Домбровским с соавторами (1990). Скорость роста фитопланктона i -того вида описывалась выражением

$$\mu_i = \frac{(1 - \eta_i) M_i s}{H_i + \alpha_{i1} x_1 + \alpha_{i2} x_2 + s},$$

где x_1, x_2, s — концентрации двух видов фитопланктона и минерального вещества, выраженные в единицах лимитирующего биогенного вещества; η_i — коэффициенты метаболизма; M_i — максимальная скорость фотосинтеза; H_i — параметр насыщения; α_{ij} — эмпирический коэффициент ингибирования i -того вида j -тым.

Как уже указывалось выше, при моделировании динамики биомассы фитопланктона, чаще всего используют уравнение Д. Моно [Monod, 1942], описывающее зависимость удельной скорости роста популяции μ от концентрации s лимитирующего рост субстрата:

$$\mu = \bar{\mu} \frac{s}{K_s + s}, \tag{III.3}$$

где $\hat{\mu}$ — максимальная скорость роста; K_s — константа полунасыщения при лимитировании данным субстратом. (В общем случае $\hat{\mu}$ и K_s зависят от вида фитопланктона.) Теоретическое объяснение указанной зависимости обычно основывается на представлениях биохимической кинетики, связанных с концепцией «узкого места» метаболизма [Алексеев и соавт., 1992]. Живая клетка представляет собой строго сбалансированную систему ферментативных реакций, при этом общая скорость прироста биомассы μ предполагается пропорциональной скорости реакции, которая ограничена недостатком субстрата в среде. В простейшем случае зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата описывается формулой Михаэлиса–Ментен. Поскольку в формуле Михаэлиса–Ментен константы $\hat{\mu}$ и K_s есть функции от скоростей прямой и обратной ферментативной реакции, то постоянство $\hat{\mu}$ и K_s предполагает постоянство этих скоростей. Таким образом, в основе использования зависимости Моно лежит неявное предположение об инвариантности во времени соотношения элементов в клетке (т. к. только при постоянстве состава клетки могут оставаться постоянными скорости ферментативных реакций). Кроме того, при подходе, основанном на зависимости Моно, процессы поглощения питательных веществ и роста фитопланктона не различаются.

Существуют, однако, данные, что представление о постоянстве клеточного состава не является верным. Как показали эксперименты, содержание фосфора в одноклеточных водорослях одного вида может в зависимости от внешних условий различаться в 10—30 раз [Финенко, Крупаткина-Акинина, 1974; Крупаткина, 1978], азота — до 5 раз [Sjoberg, 1980], углерода — до 12 раз [Dauta, 1982a]. Крайне вариабельно также соотношение элементов в клетках. Так С. Йоргенсен [Jørgensen, 1979] для естественных озерных сообществ пресноводных микроводорослей приводит диапазон отклонений N:P от 4.1 до 291. Б. Н. Гутельмахер и Н. А. Петрова [Gutelmacher, Petrova, 1982] непосредственными автордиографическими измерениями обнаружили в пресноводном озерном фитопланктоне изменчивость отношений запасов углерода к запасам фосфора в клетках от 3,3 до 500.

Поскольку предположения, лежащие в основе зависимости Моно, часто нарушаются, естественно ожидать, что в экспериментах возможны ситуации, которые принципиально не могут быть описаны моделью вида Моно. И такие ситуации действительно наблюдаются. Неоднократно описаны случаи, когда при почти полном отсутствии минеральных веществ в среде ($s = 0$ в уравнении Моно) фитопланктон тем не менее продуцирует новое вещество ($\mu \neq 0$) — явление, как пишет Маккарти, на уровне парадокса — «что-то из ничего» (something from nothing). Другим примером является так называемый феномен избыточного потребления, который из-

вестен уже давно [Ketchum, 1939] и красочно описан Э. Кензлером и Б. Кетчумом [Kuenzler, Ketchum, 1962]. В их экспериментах с морской диатомеей *Phaeodactylum tricornutum* в ситуации, когда клетки водоросли были помещены в новую среду, наблюдалось, что сначала практически весь фосфор был потреблен клетками из среды, и только потом клетки начали делиться.

Таким образом, процессы поглощения минеральных веществ из среды клетками фитопланктона и его рост — существенно независимые процессы. И, следовательно, модели, игнорирующие этот факт, не отразят по крайней мере три явления, наблюдаемые в природе [Кучай, 1985]:

- скорости роста фитопланктона и потребления питательных веществ могут быть различными, и, в частности, скорость потребления может сильно превышать скорость роста;

- высокая скорость роста может иметь место при очень низких концентрациях ресурсов в среде;

- доля биогенного элемента (азота, фосфора) в клетках фитопланктона может сильно варьироваться на протяжении вегетационного периода.

Основными величинами при описании зависимости скорости роста от клеточных запасов биогенных элементов являются непосредственно содержание элемента в клетке q («клеточная квота»), а также его минимальное содержание в клетке q_{\min} , при котором скорость роста $\mu = 0$.

Развитие концепции клеточной квоты в исследованиях различных авторов описано в работе Л. А. Кучай (1985). Концепция клеточной квоты берет начало с работ М. Друпа, который предложил зависимость удельной скорости роста от содержания вещества в клетке в виде [Droop, 1973]

$$\mu = \hat{\mu} \frac{q - q_{\min}}{K + (q - q_{\min})}. \quad (\text{П1.4})$$

Формула (П1.4) упрощается в связи с предположением, подтвержденным экспериментально Г. Ри [Rhee, 1978], что константа полунасыщения и минимальное клеточное содержание соответствующего биогена равны, и принимает вид

$$\mu = \hat{\mu} \frac{q - q_{\min}}{q}.$$

Дж. Фухсом (Fuhs, 1969) в эксперименте на двух видах диатомовых продемонстрирована связь скорости роста водорослей с клеточной концентрацией фосфора в виде $\mu = \hat{\mu}(1 - 2 \frac{q - q_{\min}}{q_{\min}})$. (Обозначения те же, что и в формулах (П1.3), (П1.4).)

В. Бьерман [Bierman, 1976] в модели внутрigoдовой сукцессии фитопланктона (четыре группы водорослей, три биогенных элемента — азот, фосфор, кремний) выражал зависимость роста от клеточного фосфора

формулой $\mu = \bar{\mu} \left[1 - e^{-k \left(\frac{q}{q_{\min}} - 1 \right)} \right]$, от клеточного азота — формулой Друпа

(П1.4), а от клеточного кремния — формулой Моно (П1.3).

Кроме минимального содержания элемента q_{\min} в клетке, важной характеристикой вида является величина q_{\max} — максимальное значение элемента питания, которое может накопиться в клетке. Можно привести несколько примеров использования величины q_{\max} в формулах для скорости роста клеток [Кучай, 1985]. С. Сьеберг [Sjöberg, 1980] в модели весеннего цветения диатомовых на Балтике применял зависимость

$$\mu = \bar{\mu} \frac{q - q_{\min}}{q_{\max} - q_{\min}} \cdot \frac{q_{\max}}{q}.$$

А. Дота [Dauta, 19826] в модели поликультуры пресноводных водорослей использовал выражение

$$\mu = \bar{\mu} \frac{q - q_{\min}}{q_{\max} - q_{\min}}.$$

На непостоянство стехиометрических соотношений углерода, азота и фосфора в составе фитопланктона указывал С. Йоргенсен (1985). Он отмечал, что, как показали лабораторные опыты, развитие фитопланктона происходит в два этапа: на первом идет поглощение биогенных веществ, а на втором — клеточное деление, регулируемое внутриклеточной концентрацией ресурсов. С. Йоргенсен [Jørgensen, 1986] использует следующую систему уравнений:

$$\begin{aligned} \mu &= \bar{\mu} f(T) f(q^P) f(q^N) f(q^C), \\ f(q^P) &= \frac{q^P - q_{\min}^P x}{q^P}, \\ f(q^N) &= \frac{q^N - q_{\min}^N x}{q^N}, \\ f(q^C) &= \frac{q^C - q_{\min}^C x}{q^C}, \\ v^C &= f(I) \bar{v}^C \frac{q_{\max}^C x - q^C}{q_{\max}^C x - q_{\min}^C x} x \frac{C}{K_C + C}, \\ v^P &= \bar{v}^P \frac{q_{\max}^P x - q^P}{q_{\max}^P x - q_{\min}^P x} x \frac{P}{K_P + P}, \\ v^N &= \bar{v}^N \frac{q_{\max}^N x - q^N}{q_{\max}^N x - q_{\min}^N x} x \frac{N}{K_N + N}, \end{aligned}$$

где q^P , q^N , q^C — внутриклеточные концентрации биогенных элементов (соответственно фосфора, азота и углерода), выраженные в мг на 1 л воды; q_{min}^P , q_{min}^N , q_{min}^C , q_{max}^P , q_{max}^N , q_{max}^C — минимальные и максимальные значения содержания трех биогенных веществ в составе фитопланктона; x — концентрация фитопланктона; v^C , v^P , v^N — скорости поглощения углерода, фосфора, азота; \bar{v}^C , \bar{v}^P , \bar{v}^N — соответствующие максимальные скорости поглощения; S , P , N — концентрации биогенных элементов в окружающей среде; $f(I)$, $f(T)$ — функции, характеризующие зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности и температуры.

Существуют некоторые данные, которые позволяют сравнить результаты моделирования с использованием концепции клеточной квоты и без ее использования. Л. А. Кучай [Кучай, 1985] специально сравнивала модели, описывающие кругооборот биогенных ресурсов (азота или азота и фосфора) в замкнутой системе, включающей одну группу фитопланктона, питательные элементы и детрит. При использовании клеточной квоты удельная скорость роста задавалась формулой Друпа, при этом в случае двух ресурсов использовался принцип минимума Либиха. Оказалось, что модели с использованием клеточной квоты дают большее число возможных сценариев развития фитопланктона и позволяют описывать ситуации, реально встречающиеся в природе, например, ситуацию нарастания биомассы фитопланктона в условиях почти нулевой концентрации биогенного элемента в среде или ситуацию резкого скачка отношения N:P в среде в момент кульминации цветения.

В настоящее время среди исследователей установилось мнение, что модель Моно адекватна при описании устойчивого роста водорослей в стационарных условиях, подобных хемостату, а для описания процесса роста при изменяющихся внешних условиях, например при моделировании внутригодовой сукцессии фитопланктона, необходима более сложная модель, выбранная в соответствии с предположением зависимости скорости роста от клеточных концентраций ресурсов. Одной из ситуаций, где при моделировании необходимо привлечение концепции клеточной квоты, является накопительное культивирование.

П1.1.2. Дифференциальные уравнения в микробиологии

Дифференциальные уравнения, описывающие концентрации микробной биомассы (x) и концентрации лимитирующего субстрата (s) в условиях хемостатного культивирования, которые были выведены Ж. Моно исходя из условий материального баланса, составили первую модель роста микробных популяций [Паников, 1991]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{dx_T}{dt} - \frac{dx_P}{dt} = \mu x - Dx, \\ \frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \frac{\mu x}{Y}, \quad \mu = \bar{\mu} s / K_s + s, \end{cases}$$

где x_p — концентрация микроорганизмов в приемнике, куда сливается нарастающая бактериальная суспензия; x_T — суммарная концентрация микроорганизмов ($x_T = x + x_p$); μ — удельная скорость роста, $\bar{\mu}$ — максимальная скорость роста; s — концентрация лимитирующего ресурса в среде; K_s — константа полунасыщения при лимитировании данным субстратом; s_0 — величина концентрации лимитирующего субстрата на входе в культиватор; D — скорость разбавления, равная отношению скорости поступления питательной среды к объему культуры; Y — экономический коэффициент (выход биомассы на единицу потребленного субстрата).

Принципиальной особенностью данной открытой системы является возможность установить динамическое равновесие. В установившемся состоянии $\mu = D$, а $\bar{x} = Y(s_0 - \bar{s})$ (\bar{x} , \bar{s} — постоянные значения стационарного состояния).

Необходимо также отметить, что при превышении скорости разбавления D критического значения $D_{кр} = \frac{\bar{\mu}s_0}{K_s + s_0}$ наступает режим вымывания, т. е. скорость потока настолько велика, что прирост биомассы не может компенсировать ее отток. Нулевое значение концентрации биомассы и равенство концентрации лимитирующего ресурса в среде значению последней на входе в культиватор является неустойчивым положением равновесия при скорости разбавления ниже критической и устойчивым при больших скоростях $D \geq D_{кр}$ [Романовский и соавт., 1971].

Для различных методов проточного культивирования динамика концентрации биомассы микроорганизмов описывается соответствующими дифференциальными уравнениями (Паников, 1991).

$$1) \text{ Турбидостат } \begin{cases} \dot{x} = \mu x - D x, \\ x = \text{const}, \quad \text{где } D_\lambda \text{ — оптическая плотность.} \\ D_\lambda = \text{const} \end{cases}$$

$$2) \text{ pH-стат } \begin{cases} \dot{x} = \mu x - D x, \\ x = \text{const}, \\ pH = \text{const}. \end{cases}$$

$$3) \text{ Хемостат с возвратом } \begin{cases} \dot{x} = \mu x - c D x - (1 - c) D h x, \\ \mu = A D, \\ A = h + c(1 - h), \\ 0 < c < 1, \quad 0 < h < 1. \end{cases}$$

$$4) \text{ Батарея хемостатов } \begin{cases} \dot{x}_1 = \mu_1 x_1 - D_1 x_1, \\ \dot{x}_2 = \mu_2 x_2 + D_{12} x_1 - D_2 x_2, \\ \mu_2 = D_2 - D_{12} x_1 / x_2. \end{cases}$$

Наряду с различными способами гомогенного непрерывного культивирования для лабораторных исследований применяют и другие методы.

1) Непрерывное культивирование без выноса микробных клеток:

а) периодический диализ:

$$\begin{cases} \dot{s} = \Psi(s_m - s) - q(s)x, \\ \dot{x} = Y[q(s) - m]x = \mu(s)x; \end{cases}$$

б) непрерывный диализ:

$$\begin{cases} \dot{s} = F/V_m(s_0 - s_m) - q(s)x, \\ \dot{x} = Y[q(s) - m]x = \mu(s)x; \end{cases}$$

в) периодическая культура с подпиткой (ПКП):

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_0 - s) - q(s)x, \\ \dot{x} = Y[q(s) - m]x = [\mu(s) - D]x, \\ D = D_0 / (1 + D_0 t), \\ \dot{S} = F s_0 - q(s)X, \\ \dot{X} = Y[q(s) - m]X = \mu(s)X; \end{cases}$$

г) периодическая культура с газовым питанием:

$$\begin{cases} \dot{s}_g = F(s_0 - s) / V_g - \Psi(P_g - P_l), \\ \dot{s}_l = \Psi(P_g - P_l) - q(s_l)x, \\ \dot{x} = Y[q(s_l) - m]x = \mu(s_l)x, \end{cases}$$

s_m, s_g, s_l — величины концентрации лимитирующего субстрата в диализном сосуде, в газовой и жидкой фазах; P_g и P_l — парциальные давления; Ψ — коэффициент массопереноса; V_m, V_g — объемы диализного сосуда, воздушной фазы ферментера; S, X — количество субстрата и биомассы в расчете на всю культуру (s, x — в расчете на единицу объема); F — поток лимитирующего субстрата; s_0 — исходная концентрация лимитирующего субстрата.

2) Непрерывная гомогенная культура с «залповой» подачей лимитирующего субстрата, при которой в обычную хемостатную культуру непрерывно поступает питательная среда, но без одного из существенных ком-

понентов, который вносится в виде малой порции концентрированного раствора A через регулярные достаточно большие промежутки времени Δt . В этом случае динамика лимитирующего субстрата x и микробной биомассы x описывается системой

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_0(t) - s) - q(s)x, \\ \dot{x} = \mu(s)x - Dx, \\ s_0(t) = \begin{cases} A > 0, & t = i\Delta t, \\ 0, & t \neq i\Delta t, \quad i = 0, 1, \dots, n. \end{cases} \end{cases}$$

Применяют также обычное гомогенное периодическое культивирование и воспроизведение пространственно-неоднородного роста микроорганизмов:

а) культура полного вытеснения:

$$\begin{cases} \frac{\partial s}{\partial t} + f \frac{\partial s}{\partial z} = D_s \frac{\partial^2 s}{\partial z^2} - q(s)x, \\ \frac{\partial x}{\partial t} + f \frac{\partial x}{\partial z} = D_x \frac{\partial^2 x}{\partial z^2} + \mu(s)x, \end{cases}$$

f — скорость перемещения малого элемента культуральной жидкости по пространственной координате z ; D_s и D_x — коэффициенты диффузии для субстрата и клеток;

б) проточный реактор с иммобилизованными клетками:

$$\begin{cases} \frac{\partial s}{\partial t} + f \frac{\partial s}{\partial z} = D_s \frac{\partial^2 s}{\partial z^2} - q(s)x(z), \\ \frac{\partial x}{\partial t} = \mu(s)x = Y[q(s) - m]x. \end{cases}$$

Одной из областей применения дифференциальных уравнений в моделировании микробиологических сообществ является анализ возможных стационарных состояний смешанной культуры. Примером такого исследования может служить работа И. Р. Спивака и Дж. С. Рокема [Spivak, Rokem, 1995], в которой изучалось взаимодействие двух видов гетеротрофных бактерий, конкурирующих за промежуточные внеклеточные метаболиты, выделяемые бактериями-метилотрофами. Эти метаболиты, в свою очередь, являются ингибиторами для метилотрофных бактерий. Система уравнений, описывающих такое сообщество, включает в себя выражения для динамики бактериальной биомассы, а также динамики концентрации кислорода,

метанола, этанола, ацетата в ферментационной жидкой среде

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= (\mu_1 - D)x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= (\mu_2 - D)x_2, \\ \frac{dx_3}{dt} &= (\mu_3 - D)x_3, \\ \frac{ds_1}{dt} &= K_{L1}(s_1 - s_1^*) - Ds_1 - \sum_{i=1}^3 \frac{\mu_i x_i}{Y_{ij}}, \\ \frac{dP_1}{dt} &= \sum_{i=1}^3 \gamma_{i1} \mu_i x_i - DP_1 - K_{L2}(P_1 - P_1^*), \\ \frac{dP_2}{dt} &= \gamma_{12} \mu_1 x_1 - DP_2, \\ \frac{dP_3}{dt} &= \gamma_{13} \mu_1 x_1 - DP_3 - c_{23} x_2 P_3 - c_{33} x_3 P_3, \\ \frac{dP_4}{dt} &= \gamma_{14} \mu_1 x_1 - DP_4 - c_{24} x_2 P_4 - c_{34} x_3 P_4. \end{aligned}$$

Удельная скорость роста видов задается формулами

$$\begin{aligned} \mu_1 &= \min\{\bar{\mu}_1; \beta_{11} s_1\} \cdot (1 - \tilde{\beta}_{11} P_1) \cdot \dots \cdot (1 - \tilde{\beta}_{14} P_1), \\ \mu_2 &= \min\{\bar{\mu}_2; \beta_{11} s_1; \beta_{23} P_3 + \beta_{24} P_4\} \cdot (1 - \tilde{\beta}_{21} P_1) \cdot (1 - \tilde{\beta}_{22} P_2), \\ \mu_3 &= \min\{\bar{\mu}_3; \beta_{11} s_1; \beta_{33} P_3 + \beta_{34} P_4\} \cdot (1 - \tilde{\beta}_{31} P_1) \cdot (1 - \tilde{\beta}_{32} P_2). \end{aligned}$$

Скорость потребления субстрата c_{ij} может быть представлена как

$$c_{ij} = \frac{\beta_{ij}}{Y_{ij}} \frac{\mu_i}{\sum_j \beta_{ij} P_j}.$$

В вышеприведенных уравнениях использованы обозначения: x_i ($i=1,2,3$) — бактериальная биомасса метилотрофа и двух видов гетеротрофов; μ_i , $\bar{\mu}_i$ — удельная и максимальная удельная скорости роста i -того вида; D — скорость вымывания; s_1 , P_j ($j=1\dots 4$) — концентрации кислорода, CO_2 , метанола, этанола и ацетата в среде соответственно (верхний индекс * обозначает концентрацию вещества в стационарном состоянии); K_{Li} ($i=1,2$) — коэффициент переноса массы для кислорода и CO_2 соответственно; Y_{ij} ($i=1,2,3$; $j=1,2,3,4$) — выход бактерий вида i на j -том субстрате; β_{ij} ($i=1,2,3$; $j=1,2,3,4$) — коэффициент подобия бактерий ви-

да i субстрату j ; $\widehat{\beta}_{in}$ ($i=1,2,3$; $j=1,2,3,4$) — коэффициент чувствительности бактерий вида i к метаболиту n ; γ_{ij} — удельная скорость выделения внеклеточного метаболита j бактериями вида i .

В работе подробно изучены 6 различных способов лимитирования: мителотрофные бактерии во всех случаях лимитируются концентрацией растворенного кислорода, два вида гетеротрофов лимитируются либо оба промежуточными внеклеточными метаболитами, либо оба — максимальной удельной скоростью роста, либо оба — концентрацией растворенного кислорода, либо сочетанием двух разных лимитирующих факторов. Среди полученных результатов необходимо отметить возможность существования устойчивой культуры, состоящей из трех бактериальных видов, конкурирующих за кислород.

Обладающие свойством быстрой смены поколений микробные популяции являются удобным объектом для изучения процессов микроэволюции [Ризниченко, 2002]. Так, например, возможно исследовать процесс восстановления популяции после воздействия неблагоприятного фактора, который определяется вымыванием мертвых клеток, а также вымыванием и размножением живых. Соответствующая система дифференциальных уравнений имеет вид (цит. по [Ризниченко, 2002]):

$$\begin{aligned}\frac{dx_{жс}}{dt} &= \mu(S)x_{жс} - Dx_{жс}, \\ \frac{dx_n}{dt} &= -Dx_n, \\ \frac{dS}{dt} &= D(S_0 - S) - \alpha\mu(S)x_{жс}, \\ x_{жс} + x_n &= x.\end{aligned}$$

Здесь $x_{жс}$, x_n — концентрации живых и неживых клеток, x — общая концентрация клеток в популяции, S_0 , S — концентрация лимитирующего ресурса на входе в культиватор и в среде, D — скорость вымывания, μ — удельная скорость роста микроорганизмов.

Анализ системы позволяет получить выражение для доли живых клеток в популяции в зависимости от начального соотношения живых и неживых клеток и скорости роста, а также оценить время, необходимое для устранения последствий воздействия неблагоприятного фактора.

Важным направлением микробиологических исследований является изучение генетической неоднородности клеток в непрерывной культуре [Паников, 1991]. Хемостатная модель, описывающая ситуацию, когда ис-

ходная форма дает целый веер мутаций с реверсиями, записывается следующим образом:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = \sum_{j=1}^w \dot{x}_j = \bar{\mu}(s)x - Dx, \\ \bar{\mu} = \frac{1}{x} \sum_{j=1}^w \mu_j x_j, \\ \dot{x}_j = \mu_j(s)x_j - Dx_j - \sum_{j \neq i} \lambda_{j \rightarrow i} x_j + \sum_{j \neq i} \lambda_{i \rightarrow j} x_i, \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \sum_{j=1}^w \mu_j(s) \frac{x_j}{Y_j}, \\ \mu_j(s) = \frac{\bar{\mu}s}{K_{s_j} + s}, \end{array} \right.$$

здесь x_i — концентрация i -того варианта; x — суммарная концентрация клеток в хемостатной культуре; $\{\lambda_{i \rightarrow j}\}$, $j = 1, \dots, w$, $i = 1, \dots, w$, $j \neq i$ — матрица всех возможных переходов между вариантами x_i .

Попытка провести количественную оценку возможного вклада процесса диссоциации — расщепления однородной популяции бактерий на варианты, различающиеся генетическими, физиолого-биологическими и морфологическими свойствами, — в формирование гетерогенной биологической популяции была предпринята в работах Е. С. Милько с соавторами [Милько, Егоров, 1991; Drozdov-Tikhomirov et al., 1989]. Математическая модель для таких процессов выражается системой уравнений

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \bar{\mu}_1 \frac{s}{s + K_1} x_1 - Dx_1 - (v_{12} + v_{13}) \bar{\mu}_1 \frac{s}{s + K_1} x_1 + v_{21} \bar{\mu}_2 \frac{s}{s + K_2} x_2 + v_{31} \bar{\mu}_3 \frac{s}{s + K_3} x_3, \\ \frac{dx_2}{dt} = \bar{\mu}_2 \frac{s}{s + K_2} x_2 - Dx_2 - (v_{21} + v_{23}) \bar{\mu}_2 \frac{s}{s + K_2} x_2 + v_{32} \bar{\mu}_3 \frac{s}{s + K_2} x_2 + v_{12} \bar{\mu}_1 \frac{s}{s + K_1} x_1, \\ \frac{dx_3}{dt} = \bar{\mu}_3 \frac{s}{s + K_3} x_3 - Dx_3 - (v_{32} + v_{31}) \bar{\mu}_3 \frac{s}{s + K_3} x_3 + v_{23} \bar{\mu}_2 \frac{s}{s + K_2} x_2 + v_{13} \bar{\mu}_1 \frac{s}{s + K_1} x_1, \\ \frac{ds}{dt} = Ds_0 - Ds - \left(\bar{\mu}_1 \frac{s}{s + K_1} x_1 + \bar{\mu}_2 \frac{s}{s + K_2} x_2 + \bar{\mu}_3 \frac{s}{s + K_3} x_3 \right) \frac{1}{Y}, \end{array} \right.$$

где x_1 , x_2 , x_3 — биомассы R -, S -, и M -диссоциантов соответственно; s — концентрация субстрата в среде; K_i — константа полунасыщения вида i субстратом s ; D — скорость протока; s_0 — начальная концентрация суб-

страта; Y — экономический коэффициент, принятый в модели одинаковым для всех диссоциантов; v_{ij} , $i \neq j$, $i, j = 1, 2, 3$ — частота диссоциативных переходов.

Кроме генетической неоднородности, на рост микробной популяции оказывает влияние возрастная неоднородность (наличие возрастной структуры). Дело в том, что делиться (увеличивать численность популяции), способны только клетки, достигшие определенного возраста или размера. Возрастная гетерогенность может служить причиной сложной немонотонной динамики численности популяции [Ризниченко, 2002]. Для учета возрастной структуры традиционным является исследование системы дифференциальных уравнений, описывающих динамику каждой из групп клеток, на которые может быть разделена популяция в зависимости от ее свойств. Кроме того, применяются непрерывные модели, оперирующие не численностями отдельных групп, а непрерывными функциями распределения организмов по возрастам, размерам или массам [Ризниченко, 2002].

Важным фактором баланса роста клеток являются затраты энергии на их поддержание. Эти затраты складываются из расходов на повторный синтез нестабильных макромолекул и клеточных структур, на поддержание градиентов веществ между клеткой и окружающей средой, а также между компартментами клетки, на подвижность клеток (если они ею обладают), процесс сброса избыточной энергии, поступающей в клетки [Минкевич и соавт., 1998]. Удельная скорость затрат энергии на поддержание m_s зависит от вида микроорганизмов, субстрата, температуры, возможно, и от других факторов. Влияние концентраций ингибирующих субстратов этанола и цинка на величину m_s клеток этанолаассимилирующих дрожжей *Candida valida* изучалось в работе И. Г. Минкевича с соавторами [Минкевич и соавт., 1998]. В результате исследования были получены формулы для скорости потребления энергетического субстрата q_s и удельной скорости роста μ , которые отражают качественные особенности влияния данных субстратов на рост культуры — лимитирования, существования наклонного плато и субстратного ингибирования:

$$q_s(S, C_{Zn}) = q_0 \bar{f}_s(S) \bar{f}_{Zn}(C_{Zn}),$$

$$\mu(S, C_{Zn}) = [q_s(S, C_{Zn}) - m_s^0 - bS - m_{sZn}] \cdot \frac{Y_{X/S}^m}{1 + Y_{X/S}^m}.$$

Член $\bar{f}_s(S)$, описывающий влияние этанола, имеет вид

$$\bar{f}_s(S) = \frac{S}{K_{SE} + S} \left[\frac{1}{1 + (S / K_{IE1})^{N_1}} + a_s \frac{(S / K_{IE1})^{N_1}}{1 + (S / K_{IE1})^{N_1}} \frac{1}{1 + (S / K_{IE2})^{N_2}} \right] (1 + K_I S),$$

член $\bar{f}_{Zn}(C_{Zn})$, описывающий влияние цинка на скорость потребления энергетического субстрата q_S , записывают как

$$\bar{f}_{Zn}(C_{Zn}) = \frac{(C_{Zn})^L}{(K_{SZn})^L + (C_{Zn})^L} \cdot \frac{1}{1 + (C_{Zn} / K_{IZn})^{N_3}}.$$

Влияние концентрации цинка в окружении клеток на удельную скорость затрат энергии на $m_{SZn}(C_{Zn})$ описывают выражениями

$$\begin{aligned} m_{CZn}(C_{Zn}) &= 0, \text{ при } C_{Zn1} < C_{Zn} < C_{Zn2}, \\ m_{CZn}(C_{Zn}) &= \delta_{Zn1}(C_{Zn1} - C_{Zn2}), \text{ при } C_{Zn} < C_{Zn1}, \\ m_{CZn}(C_{Zn}) &= \delta_{Zn2}(C_{Zn} - C_{Zn2}), \text{ при } C_{Zn} > C_{Zn2}. \end{aligned}$$

В приведенных формулах C_{Zn} обозначает внешнюю концентрацию цинка, C_{Zn1} и C_{Zn2} — внутреннюю концентрацию цинка, S — концентрацию этанола; $Y_{X/S}^m$ — максимальный выход роста; b — константа; q_0 , a_S , K_{SE} , K_{IE1} , K_{IE2} , K_I , K_{SZn} , K_{IZn} , m_S^0 , δ_{Zn1} , δ_{Zn2} , L , N_i , $i=1,2,3$ — физиологические параметры культуры *Candida valida*.

Предлагаемая модель обеспечивает высокую степень соответствия экспериментальным данным и объясняет многие особенности поведения культуры. По мнению авторов, описанные зависимости могут применяться ко многим органическим и минеральным субстратам, в т. ч. обладающим токсическим действием на микроорганизмы.

П1.2. Концепция лимитирующих факторов

Существование и успех любого организма или любой группы организмов зависит от комплекса определенных условий. Любое условие, приближающееся к пределу толерантности или превышающее его, называется лимитирующим условием, или лимитирующим фактором [Одум, 1986]. Исследование влияния разнообразных факторов на рост растений позволило Ю. Либиху сделать вывод о том, что «рост растений зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве» (Liebig, 1840). Впоследствии этот результат получил название «принципа минимума Либиха». Дальнейшие исследования показали, что для успешного применения этого принципа необходимо учитывать взаимодействие факторов (например, высокая концентрация, доступность или воздействие нелимитирующего фактора может изменить скорость потребления элемента питания, содержащегося в минимальном количестве), а также ограничение, согласно которому закон Либиха строго применим только в условиях стационарного состояния, т. е. когда приток и отток энергии и вещества сбалансированы [Одум, 1986а].

При практическом использовании принципа Либиха важнейшим моментом является выявление лимитирующего элемента питания. Сам Ю. Либих определял лимитирующий ресурс по соотношению между запасами веществ в организме и в окружающей среде [Алексеев и соавт., 1992].

Использование в математических моделях зависимости скорости роста популяции как функции одного элемента питания $\mu(s)$ допустимо только для систем с установившимся характером лимитирования. Однако смена факторов лимитирования встречается повсеместно и представляет как теоретический, так и практический интерес. Существует несколько различных подходов к теоретическому описанию механизма смены факторов, лимитирующих рост популяции. Наиболее распространенными являются модели, в которых предполагается, что в любой момент времени рост контролируется только одним элементом питания. Среди таких моделей можно выделить два варианта определения момента смены лимитирования [Алексеев и соавт., 1992].

В первом варианте лимитирующим считается элемент питания, дающий наименьшую скорость роста популяции. Например, для модели Моно смена лимитирующего элемента питания с s^1 на s^2 записывается следующим образом:

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1}, \text{ если } \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1} < \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2},$$

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2}, \text{ если } \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1} \geq \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2},$$

причем смена лимитирования может происходить только при неравенстве максимальных скоростей роста: $\hat{\mu}_1 \neq \hat{\mu}_2$.

Во втором варианте лимитирующим является элемент питания, для которого отношение «концентрация в среде/концентрация в организме» оказывается наименьшим среди подобных отношений для других незаменимых компонентов питания. Смена лимитирования в этом варианте записывается следующим образом:

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1}, \text{ если } \frac{s^1}{\alpha^1} < \frac{s^2}{\alpha^2},$$

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2}, \text{ если } \frac{s^1}{\alpha^1} > \frac{s^2}{\alpha^2},$$

где α^1 и α^2 — удельное содержание первого и второго элементов в организмах популяции соответственно.

Для обеих моделей на плоскости $\{s_0^1, s_0^2\}$ (s_0^j — концентрация j -того питательного вещества на входе системы) выделяют три области стацио-

нарных состояний с определенным типами лимитирования в зависимости от запасов биогенных элементов s_0^1 и s_0^2 : область вымирания популяции; область, где в стационарном состоянии рост популяции лимитирует элемент s^1 , и область лимитирования элементом s^2 . Однако форма границ областей в моделях заметно различаются [Алексеев и соавт., 1992]. Экспериментальная проверка реалистичности двух механизмов смены лимитирования (лимитирование культуры микроводоросли *Chlorella sp.* фосфатами и нитратами) показала [Алексеев, Мурзин, 1982], что более корректно механизм жесткой смены лимитирования описывает вторая модель, которая совпадает с представлениями Либиха.

П1.2.1. Применение различных способов формализации закона минимума Либиха в моделях с дифференциальными уравнениями

Лимитирующим считается элемент питания, дающий наименьшую скорость роста популяции. Этот подход к определению момента переключения лимитирующего фактора применялся в модели конкуренции двух видов организмов за два взаимозаменяемых ресурса в режиме хемостатного культивирования [Абросов, Ковров, 1977]. Динамика биомасс видов x_1 , x_2 и питательных веществ s^1 , s^2 описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1 - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (\mu_2 - D)x_2, \\ \dot{s}^1 = D(s_0^1 - s^1) - \mu_1 x_1 / Y_{11} - \mu_2 x_2 / Y_{21}, \\ \dot{s}^2 = D(s_0^2 - s^2) - \mu_1 x_1 / Y_{12} - \mu_2 x_2 / Y_{22}, \end{cases}$$

где x_i — концентрация биомассы i -того вида; D — скорость протока в хемостате; $\mu_1 = \min\{\bar{\mu}_1, \beta_{11}s^1, \beta_{12}s^2\}$, $\mu_2 = \min\{\bar{\mu}_2, \beta_{21}s^1, \beta_{22}s^2\}$ — удельная скорость роста организмов; s_0^j — концентрация j -того вещества в поступающей в реактор питательной среде; s^j — концентрация элементов питания в реакторе; Y_{ij} — экономический коэффициент использования j -того вещества организмами i -го вида; β_{ij} — коэффициент приспособленности i -того вида к j -тому ресурсу. В уравнениях используется кусочно-линейная аппроксимация формулы Моно.

Исследование стационарных состояний системы дало следующие результаты. Если оба вида потребляют преимущественно один и тот же ресурс, то в системе становится доминирующим один вид — тот, у которого максимален коэффициент β по лимитирующему ресурсу. Если же виды потребляют преимущественно разные ресурсы, то результат конкурентной

борьбы зависит от значений s_0^j — концентраций вещества j в поступающей в реактор среде. Пусть для определенности $\beta_{11} > \beta_{21}$, $\beta_{12} < \beta_{22}$. Тогда в стационарном состоянии скорость роста популяций определяется формулами $\mu_1 = \beta_{12}s_2$; $\mu_2 = \beta_{21}s_1$. Отсюда следует, что на плоскости $\{s_0^1, s_0^2\}$ можно

выделить область вымывания обоих видов; $\left\{ \begin{array}{l} s_0^1 < D/\beta_{21}, \\ s_0^2 < D/\beta_{12} \end{array} \right.$ (для значений

концентраций s_0^j из этой области $\dot{x}_i < 0$). Для остальных значений концентраций вещества s_0^j возможны три варианта устойчивого равновесия: сосуществование обоих видов, доминирование первого вида, доминирование второго вида (рис. П1.1). Границы области сосуществования задаются прямыми $s_0^2 = \frac{Y_{11}}{Y_{12}} \left(s_0^1 - \frac{D}{\beta_{21}} \right) + \frac{D}{\beta_{12}}$ и $s_0^2 = \frac{Y_{21}}{Y_{22}} \left(s_0^1 - \frac{D}{\beta_{21}} \right) + \frac{D}{\beta_{12}}$.

Лимитирующим является элемент питания, для которого отношение «концентрация в среде/концентрация в организме» — наименьшее по сравнению с другими незаменимыми компонентами питания. Этот механизм лимитирования применялся в модели конкуренции между микроводорослями в замкнутой системе [Алексеев, Сазыкина, 1981; Алексеев и соавт., 1992]. Предполагали, что элементный химический состав организмов фиксирован; каждый вид потребляет биогенные вещества в пропорциях, соответствующих соотношению элементов в клетках водоросли. Динамика биомасс в случае конкуренции двух видов за два незаменимых ресурса s^1 и s^2 описывается уравнениями

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x}_1 = -d_1x_1 + x_1F_1(s^1, s^2), \\ \dot{x}_2 = -d_2x_2 + x_2F_2(s^1, s^2), \\ F_1(s^1, s^2) = \frac{\bar{\mu}_1^1 s^1}{K_{11} + s^1} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^2 / \alpha_1^2 - s^1 / \alpha_1^1)}{2} + \frac{\bar{\mu}_1^2 s^2}{K_{12} + s^2} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^1 / \alpha_1^1 - s^2 / \alpha_1^2)}{2}, \\ F_2(s^1, s^2) = \frac{\bar{\mu}_2^1 s^1}{K_{21} + s^1} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^2 / \alpha_2^2 - s^1 / \alpha_2^1)}{2} + \frac{\bar{\mu}_2^2 s^2}{K_{22} + s^2} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^1 / \alpha_2^1 - s^2 / \alpha_2^2)}{2}, \\ \alpha_1^1 x_1 + \alpha_2^1 x_2 + s^1 = L^1, \\ \alpha_1^2 x_1 + \alpha_2^2 x_2 + s^2 = L^2, \end{array} \right.$$

где x_i — плотность биомассы i -того вида; α_k^i — содержание k -того элемента в клетках i -того вида; d_i — коэффициенты естественной смертности; $\bar{\mu}_i^j$ — максимальные скорости прироста биомассы вида i при лимитировании веществом j ; K_{ij} — константы полунасыщения вида i при лимитировании веществом j ; L^j — общие запасы первого и второго элемен-

тов питания в системе. Функция $\text{sign}(x)$ принимает значение, равное 1 при $x > 0$, равное -1 при $x < 0$ и равное 0 при $x = 0$.

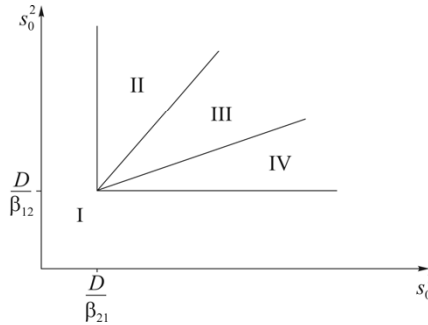


Рис. ПП.1. Первый вид лимитируется ресурсом s^1 , второй — ресурсом s^2 . I — область вымирания обоих видов, II — область существования первого вида, III — область сосуществования, IV — область существования второго вида. D — скорость протока в хемостате; β_{ij} — коэффициент приспособленности i -того вида к j -тому ресурсу; s_0^j — концентрация j -того вещества в поступающей в реактор питательной среде

Области устойчивости зависят от L^j , $x_1(0)$, $x_2(0)$. Пусть $\alpha_1^1/\alpha_1^2 > \alpha_2^1/\alpha_2^2$. В зависимости от того, какой ресурс является лимитирующим, положительный квадрат плоскости общих запасов биогенов $\{L^1, L^2\}$ разбивается на три сектора (рис. ПП.2).

В первом лимитирующим является вещество s^1 , в третьем — вещество s^2 , во втором — возможны четыре комбинации: популяции лимитируются разными или одинаковыми биогенами. Границы секторов задаются осями координат и лучами α_1^1/α_1^2 , α_2^1/α_2^2 . В зависимости от величин минимальных концентраций θ_1^j , θ_2^j ($i, j = 1, 2$) ресурсов s^1 и s^2 в среде, необходимых для существования соответственно видов x_1 и x_2 , сектора I и III разбиваются прямыми $L^1 = \min(\theta_1^1, \theta_2^1)$ и $L^2 = \min(\theta_1^2, \theta_2^2)$ на зону доминирования популяции, наиболее неприхотливой по отношению к биогенам s^1 и s^2 соответственно (рис. ПП.3, а, б, в, г)

$$(\theta_1^1 = \frac{d_1 K_{11}}{\gamma_{11} - d_1}, \theta_2^1 = \frac{d_2 K_{21}}{\gamma_{21} - d_2}, \theta_1^2 = \frac{d_1 K_{12}}{\gamma_{12} - d_1}, \theta_2^2 = \frac{d_2 K_{22}}{\gamma_{22} - d_2}).$$

Далее следует изучение сектора II. Случай, когда вид x_1 лимитирует ресурсом s^2 , а вид x_2 — ресурсом s^1 , не обладает устойчивым состояни-

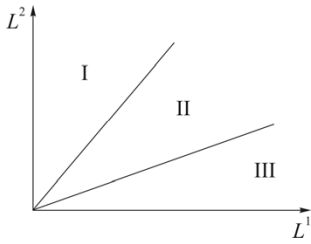


Рис. П1.2. Разбиение плоскости общих запасов биогенных элементов в зависимости от того, какое вещество является лимитирующим для каждого из видов. α_k^i — содержание k -того элемента в клетках i -того вида; L^1, L^2 — общие запасы питательных веществ. В области I лимитирующим является вещество s^1 , в области III — вещество s^2 , в II возможны четыре комбинации: популяции лимитируются разными или одинаковыми ресурсами

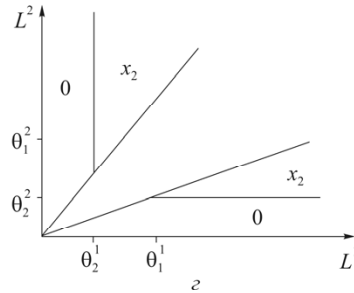
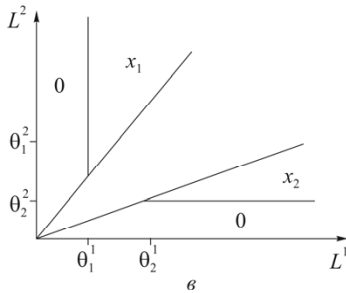
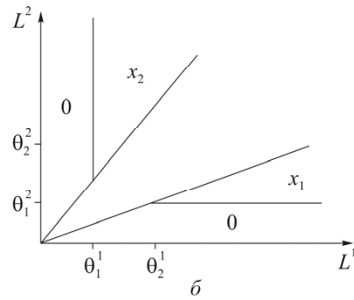
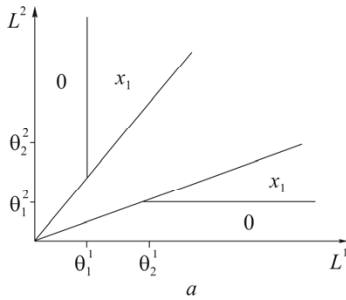


Рис. П1.3. В области 0 происходит вымирание обоих видов, в области x_1 доминирует первый вид, в области x_2 — второй. θ_j^i, θ_i^j ($i, j=1,2$) — минимальные концентрации биогенов s^1 и s^2 в среде, необходимые для существования соответственно видов x_1 и x_2 . L^1, L^2 — общие запасы питательных веществ

ем равновесия. Вариант динамики, когда оба вида ограничены веществом s^2 , имеет одно стационарное состояние — доминирование популяции вида x_2 . На плоскости (L^1, L^2) эта ситуация реализуется в секторе с вершиной в точке $(\frac{\alpha_1^1}{\alpha_1^2} \theta_2^2; \theta_2^2)$, у которого нижний луч совпадает с нижней границей сек-

тора II, а верхний луч — параллелен верхней границе. Состояние устойчиво, если $\theta_2^2 < \theta_1^2$ (рис. П1.4).

Если оба вида лимитируются биогеном s^1 , равновесным является доминирование вида x_1 . Область доминирования изображается сектором с вершиной в точке $(\theta_1^1; \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^2} \theta_1^1)$, с верхним лучом, совпадающим с верхней границей сектора II, нижним — параллельным нижней границе. Состояние устойчиво, если $\theta_1^1 < \theta_2^1$ (рис. П1.5).

При лимитировании популяции вида x_1 биогеном s^2 , а популяции вида x_2 биогеном s^1 конкуренция может иметь четыре исхода: вымирание обоих видов, сосуществование, доминирование одного или другого. Состояние вымирания устойчиво при $L^1 < \theta_1^1, L^2 < \theta_2^2$.

Область доминирования вида x_2 пуста, если точка $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ принадлежит сектору I, и имеет вид полосы, примыкающей к верхнему лучу среднего сектора, в остальных случаях. Исход устойчив, если верны неравенства

$$\begin{cases} L^2 > \theta_2^2, \\ L^2 > \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^2} L^1 + \theta_2^2 - \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^2} \theta_1^1, \\ L^2 > \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^2} \left(L^1 - \frac{\alpha_1^1}{\alpha_1^2} \theta_2^2 \right) + \theta_2^2. \end{cases}$$

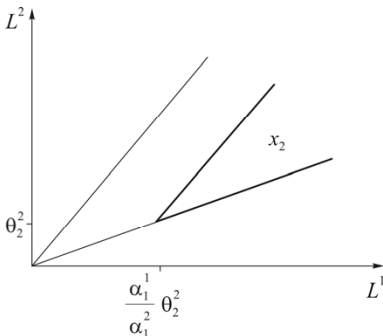


Рис.П1.4. В области x_2 доминирует второй вид. $\theta_i^j, i, j = 1, 2$ — минимальные концентрации биогенов s^1 и s^2 в среде, необходимые для существования видов x_1 и x_2 соответственно. L^1, L^2 — общие запасы питательных веществ

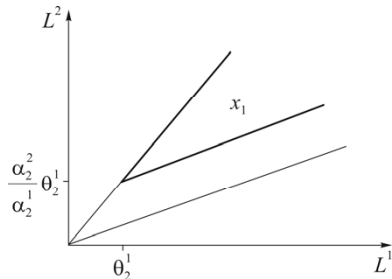


Рис. П1.5. В области x_1 доминирует первый вид. $\theta_i^j, \hat{\mu}_i$ — минимальные концентрации биогенов s^1 и s^2 в среде, необходимые для существования видов x_1 и x_2 соответственно. L^1, L^2 — общие запасы питательных веществ

Область доминирования вида x_1 пуста, если точка $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ лежит в III секторе, и ограничена полосой, примыкающей к нижней границе среднего сектора, в других случаях. Условия положительности и устойчивости

$$\begin{cases} L^1 > \theta_1^1, \\ L^2 < \frac{\alpha_1^2}{\alpha_1^1} L^1 + \theta_2^2 - \frac{\alpha_1^2}{\alpha_1^1} \theta_1^1, \\ L^2 < \frac{\alpha_1^2}{\alpha_1^1} (L^1 - \theta_1^1) + \frac{\alpha_2^2}{\alpha_2^1} \theta_1^1. \end{cases}$$

Ситуация сосуществования видов возможна лишь тогда, когда точка $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ лежит в секторе II. На плоскости $\{L^1, L^2\}$ область значений L^1 и L^2 , при которых виды могут сосуществовать, задается сектором с вершиной в точке $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ и сторонами, параллельными сторонам сектора II (рис. П1.6).

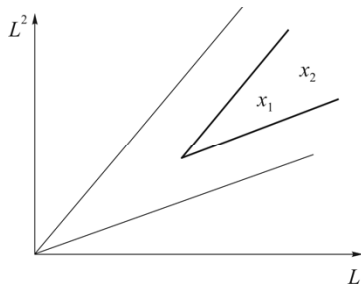


Рис.П1.6. В области x_1, x_2 сосуществуют два вида. L^1, L^2 — общие запасы питательных веществ

Таким образом, можно выделить 12 различных способов заполнения плоскости биогенов (три варианта принадлежности точки $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ одному из секторов, каждый из которых делится на четыре по положению значений θ_1^1, θ_2^1 на оси L^1 и B^1, \dots, B^k, i на оси L^2). Причем, кроме случаев, когда области доминирования прилегают друг к другу, существуют варианты наложений различных исходов (в этой ситуации результат зависит от начального значения биомасс), а также разрывы, внутри которых происходят колебания.

П1.2.2. Индикатор лимитирующего ресурса

Модель динамики фитопланктона, включающая в себя закон минимума Либиха, была проанализирована в работе С. Леговича и А. Крузадо [Legovic, Cruzado, 1997]. Результатом исследования стал индикатор для

определения лимитирующего ресурса. Модель описывается системой из $2n + 1$ линейных дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{ds^j}{dt} = D(s_0^j - s^j) - v^j x, & j = 1, \dots, m, \\ \frac{dps^j}{dt} = v^j x - Dps^j, & j = 1, \dots, m, \\ \frac{dx}{dt} = (g - D)x, \end{cases}$$

где $v^j = \frac{\hat{v}^j s^j}{K_{s^j} + s^j}$ (зависимость Михаэлиса–Ментена–Моно скорости поглощения v^j от концентрации элемента питания s^j), $g = \xi \left[1 - \max_j (\tilde{q}^j / q^j) \right]$, $q^j = ps^j / x$; m — количество ресурсов, s^j — концентрация j -того ресурса в среде, ps^j — концентрация j -того ресурса в фитопланктоне, x — плотность клеток, D — скорость промывания реактора, s_0^j — концентрация j -того ресурса во входящем потоке, \hat{v}^j и K_{s^j} — максимальная скорость поглощения и константа полунасыщения фитопланктона при потреблении j -того ресурса, ξ — максимальная скорость деления, \tilde{q}^j — квота j -того ресурса в живых, но неделящихся клетках (все параметры — положительные константы).

Предполагается, что потребление ресурсов независимо друг от друга, и клетки фитопланктона содержат по крайней мере m различных типов «мест для хранения питательного вещества».

Система уравнений определяет следующие состояния равновесия: тривиальное $s^{j*} = 0$, $ps^{j*} = 0$, $x^* = 0$, $j = 1, \dots, m$, которое не существует в данной модели; состояние $s^{j*} = s_0^{j*}$, $ps^{j*} = 0$, $x^* = 0$ — существует, но не устойчиво при определенных значениях параметра; нетривиальное состояние равновесия определяется из условия $\frac{ds^j}{dt} = \frac{dps^j}{dt} = \frac{dx}{dt} = 0$, $j = 1, \dots, m$ и $s^{j*} > 0$, $ps^{j*} > 0$, $x^* > 0$, $q^{j*} > \tilde{q}^j$. Данные условия порождают систему уравнений для нахождения состояния равновесия:

$$\begin{cases} D(s_0^j - s^{j*}) = v_i^* x^*; \\ v_i^* x^* = Dps^{j*}; \\ \xi \left[1 - \max_j (\tilde{q}^j / q^{j*}) \right] = D. \end{cases}$$

Предполагая, что $\max_j \left(\frac{\tilde{q}^j}{q^{j*}} \right) = \frac{\tilde{q}^r}{q^{r*}}$, вычисляются величины s^{r*} , u_i , s_{\max} , а затем — величины q_i , ps^{j*} , w .

Однако в таком решении нет пути, по которому можно определить, какой ресурс является лимитирующим. При проведении эксперимента этот вопрос легко решается, а для аналитического решения авторы предлагают следующий метод: найти все потенциальные состояния равновесия, предполагая каждый ресурс лимитирующим, а затем выбрать тот, для которого значение плотности клеток в стационарном состоянии x^* — минимальное, причем, если рост фитопланктона ограничивают несколько ресурсов, то стационарные плотности x^* для этих веществ будут иметь одинаковые, наименьшие по сравнению с нелимитирующими, значения.

Предложенный метод позволяет ввести индикатор для определения лимитирующего ресурса:

$$I_r = \min_j I_j, \text{ где } I_j = s_0^j / \tilde{q}^j - K_{s^j} / \left[\bar{v}^j (1/D - 1/\mu) - \tilde{q}^j \right].$$

П1.2.3. Развитие концепции лимитирующих факторов

В реальной системе скорость первичной ассимиляции на всех этапах продукционного цикла может контролироваться периодически сменяющимися элементами, лимитирующими фотосинтез, а также находиться под влиянием совокупного действия факторов. Для преодоления связанных с этим трудностей Ю. А. Домбровский с коллегами (1990) предлагает следующее развитие концепции лимитирования. Во-первых, проводится распространение понятия лимитирования на первичную продукцию или ассимиляцию: для оценки лимитирующего элемента s^{j_0} (в предположении независимого действия биогенов) используется выражение

$$A = \min_{1 \leq j \leq m} \{ b^j c^j s^j \}, \quad j_0 = \arg \min_{1 \leq j \leq m} \{ b^j c^j s^j \},$$

(функция \arg принимает значение того индекса, при котором реализуется минимум выражения) здесь A — годовая ассимиляция в единицах органического углерода; b^j — весовое отношение, в котором углерод соединяется с другими биогенными элементами в ходе реакции фотосинтеза; c^j — скорость первичного круговорота при лимитировании j -тым элементом; s^j — количество j -того вещества, участвующего в первичном круговороте.

Во-вторых, предлагается отказаться от гипотезы независимого действия факторов и включить закон Митчерлиха, наряду с законом минимума и пределами толерантности, в единую концептуальную схему лимитирова-

ния. Пусть элементарный поток вещества p_j описывается общим выражением $p_j = f(s^1, \dots, s^m)$. Лимитирующий фактор j_0 определяется из условия

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \left| \frac{\partial f}{\partial s^j} \right| s^j \right\} \quad (\text{П1.5})$$

(функция \arg принимает значение того индекса, при котором реализуется максимум выражения), которое означает, что лимитирующий фактор вызывает наибольшее изменение потока p_j на единицу своего относительно изменения.

Применение критерия (П1.5) к годовой первичной ассимиляции, играющей роль интегральной функции отклика всей водной экосистемы, дает критерий выбора лимитирующего элемента для модели первичного круговорота

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \left| \frac{\partial A}{\partial s^j} \right| s^j \right\}.$$

П1.3. Моделирование конкуренции за ресурсы

Одним из факторов, влияющих на формирование структуры экологических сообществ, является конкуренция. Конкуренция в самом широком смысле — это взаимодействие организмов, стремящихся получить один и тот же ресурс.

Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, пищи или биогенных элементов, света, зависимости от хищников и т. д. Межвидовая конкуренция может привести либо к установлению равновесия между двумя видами, либо к замене популяции одного вида на популяцию другого, либо к тому, что один вид вытеснит другой в иное место или же заставит его перейти на использование иной пищи. При конкуренции близкородственных или сходных в иных отношениях видов наблюдается тенденция к их экологическому разделению (близкородственные, ведущие сходный образ жизни и обладающие сходной морфологией организмы, обитают в разных местах или используют разные ресурсы или разное время активности при занятии одного местообитания). Эта тенденция получила известность как принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе) [Одум, 1986].

П1.3.1. Совместное потребление ресурсов питания организмами одного трофического уровня

Случай конкуренции за взаимозаменяемые ресурсы характерен для автотрофного трофического уровня, составленного, например, одноклеточными водорослями. В работе Н. С. Абросова с коллегами [Абросов,

Ковров, 1977] подробно исследована модель динамики концентрации клеток:

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - D)x_i, & i = \overline{1, w}, \\ \dot{s}^j = D(s_0^j - s^j) - \sum_{i=1}^w \frac{\mu_i}{Y_{ij}} x_i, & j = \overline{1, m}, \\ \mu_i = \min[\bar{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} \cdot s^m]. \end{cases} \quad (\text{П1.6})$$

(Обозначения те же, что в формулах раздела П1.1.1 — (П1.2) и др.)

Стационарное состояние системы (П1.6) определяется уравнениями

$$\begin{cases} \min(\bar{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} \cdot s^m) = D, & i = \overline{1, w}, \\ D(s_0^j - s^j) - \sum_{i=1}^w \frac{\min(\bar{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} \cdot s^m)}{Y_{ij}} x_i = 0, & j = \overline{1, m}. \end{cases}$$

Исследование модели в случае конкуренции двух видов за два ресурса позволяет [Абросов, 1999] построить разбиение пространства начальных концентраций питательных веществ $\{s_0^1, s_0^2\}$ на области, в которых реализуются различные режимы лимитирования и исходы конкуренции (рис. П1.7). Коэффициенты угла наклона прямых, являющихся границами областей, есть $\frac{Y_{11}}{Y_{12}}$ и $\frac{Y_{21}}{Y_{22}}$. Величины s_i^{j*} на рис. П1.7 есть концентрации j -того субстрата, при которых скорость роста i -того вида равна скорости его элиминации ($\mu_i = D$).

Необходимо отметить, что при описании сообщества из w видов, потребляющих m ресурсов, авторы исходили из следующей формулировки принципа конкурентного исключения: «для равновесного сосуществования совокупности конкурирующих видов, не взаимодействующих друг с другом помимо потребления общих субстратов и не поедаемых хищниками, необходимо, чтобы число различных ресурсов было не меньше числа конкурентов» (Абросов, 1999). В соответствии с этим принципом в стационарной экосистеме не может быть более m видов. Пусть матрица приспособленностей имеет вид

$$B_{w \times m} = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \dots & \dots & \beta_{1m} \\ \vdots & \dots & \dots & \vdots \\ \beta_{m1} & \dots & \dots & \beta_{mm} \\ \vdots & \dots & \dots & \vdots \\ \beta_{w1} & \dots & \dots & \beta_{wm} \end{pmatrix}.$$

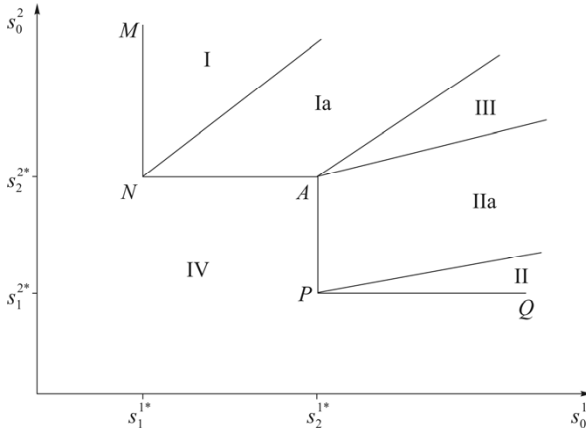


Рис.П1.7. Разбиение плоскости начальных концентраций питательных веществ $\{s_0^1, s_0^2\}$ на области с разными режимами лимитирования и исходами конкуренции. В области I реализуется преимущество первого вида при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^1 ; в области Ia побеждает первый вид при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго — субстратом s^1 ; в области II конкуренцию выигрывает второй вид при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^2 ; в области IIa выигрывает второй вид при лимитировании второго вида субстратом s^1 , а первого вида — субстратом s^2 . В области III реализуется устойчивое сосуществование конкурентов при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго вида — субстратом s^1 . Область IV, границей которой является ломаная линия MNAPQ, — область нулевой биомассы сообщества. Величины s_i^{j*} — концентрации j -того субстрата, при которых скорость роста i -того вида равна скорости его элиминации

Тогда для сосуществования, например, первых m видов, которым соответствует квадратная матрица $B_{m \times m}^*$, должно выполняться условие $\min \left\{ \frac{\beta_{k1}}{\beta_{11}}, \dots, \frac{\beta_{km}}{\beta_{mm}} \right\} < 1, m < k \leq w$. Или: любая строка матрицы сообщества вытесненных видов должна иметь хотя бы один элемент, меньший минимального элемента соответствующего столбца матрицы приспособленности сообщества видов, выигравших конкуренцию [Абросов, 1999]. Как отмечается в той же работе, практически все теоретические результаты получили качественное и количественное подтверждение для сообщества микроводорослей.

П1.3.2. Эффекты влияния световой энергии

Кроме рассмотренных ситуаций лимитирования роста организмов питательными веществами, микроводоросли часто развиваются в условиях, когда их рост лимитируется световой энергией. Подробно были рассмотрены случаи лимитирования роста двух видов только световой энергией и лимитирования световой энергией и некоторым веществом [Абросов, Ковров, 1977]. Для ситуации, когда все питательные вещества для двух видов, растущих в условиях хемостата, находятся в избытке, уравнения, описывающие динамику роста, имеют вид

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1 - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (\mu_2 - D)x_2, \\ \mu_1 = \min\{\bar{\mu}_1; Y_1 l_1 \beta_1 \eta_1(E)(1 - \exp\{-d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\})E / d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\}, \\ \mu_2 = \min\{\bar{\mu}_2; Y_2 l_2 \beta_2 \eta_2(E)(1 - \exp\{-d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\})E / d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\}, \end{cases}$$

x_i — концентрация клеток i -того вида; μ_i — удельная скорость роста i -того вида; D — скорость протока в хемостате; $\bar{\mu}_i$ — максимально возможная удельная скорость роста организмов i -того вида; β_i — процентное содержание хлорофилла в биомассе i -того вида; l_i — коэффициент поглощения света i -тым видом; $\eta_i(E)$ — КПД фотосинтеза l_i -го вида клеток; Y_i — величина, обратная калорийности биомассы i -того вида клеток; E — мощность ФАР (фотосинтетически активной радиации), падающей на поверхность культуры; d — толщина слоя культуры в кювете культиватора.

Анализ системы показывает, что в культиваторе произойдет закрепление одного вида с максимальным коэффициентом приспособленности к световой энергии ($\beta_{iE} = Y_i l_i \beta_i \eta_i(E)$ — коэффициент приспособленности i -го вида к световой энергии).

При возможном лимитировании роста двух видов световой энергией E и некоторым веществом s модель имеет вид

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1 - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (\mu_2 - D)x_2, \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \frac{\mu_1 x_1}{Y_{1s}} - \frac{\mu_2 x_2}{Y_{2s}}, \\ \mu_1 = \min\{\bar{\mu}_1; \beta_{1E} E (1 - \exp\{-d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\}) / d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2); \beta_{1s} \cdot s\}, \\ \mu_2 = \min\{\bar{\mu}_2; \beta_{2E} E (1 - \exp\{-d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2)\}) / d(l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2); \beta_{2s} \cdot s\}, \end{cases}$$

где s — концентрация ресурса в культуральной среде; s_0 — концентрация вещества в поступающей питательной среде; β_{is} — коэффициент приспособленности i -того вида к веществу s ; Y_{is} — экономический коэффициент использования вещества s i -тым видом; остальные обозначения те же, что и в предыдущей формуле.

Исследование данной системы позволяет построить разбиение пространства $\{s_0, E\}$ на области, в которых имеют место различные исходы конкуренции. Это разбиение зависит от вида функции $\eta_i(E)$. Результаты исследования этой модели аналогичны вышеприведенным результатам модели конкуренции двух видов за два ресурса, что позволяет описывать сообщество общей матрицей приспособленности, считая световую энергию одним из ресурсов.

Влияние интенсивности света на сосуществование видов микроводорослей исследовалось и другими авторами. В частности, А. Я. Болсуновским (1999) была предложена следующая математическая модель динамики компонентов сообщества из двух видов (спиреулины и хлореллы), рост которых лимитировался интенсивностью света всей области ФАР (фотосинтетически активной радиации):

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i - D)x_i, \\ \mu_i = a_i \bar{E}(b_i + \bar{E}), \\ \bar{E} = E_0 \left(1 - \frac{\gamma_1 x_1 + \gamma_2 x_2}{2}\right), \\ D_{np} = \frac{\mu_1 \alpha_1 x_1 + \mu_2 \alpha_2 x_2}{c}, \\ \alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2 = c = \text{const}, \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

где x_i — концентрация клеточного хлорофилла; μ_i — удельные скорости роста; a_i, b_i — константы уравнения Михаэлиса–Ментен; \bar{E} — средняя освещенность для всего сообщества; E_0 — поверхностная освещенность.

В работе было построено разбиение пространства $\{c, E_0\}$ на области с различными исходами конкуренции (рис. П1.8).

В работе также были исследованы модели: 1) два вида — лимитирование интенсивностью света отдельных спектральных областей; 2) три вида — лимитирование роста интенсивностью света отдельных спектральных областей ФАР; 3) два вида — ингибирование роста интенсивностью света всей области ФАР; 4) два вида — ингибирование роста одного вида и лимитирование роста другого вида интенсивностью света всей области ФАР; 5) два вида — лимитирование роста интенсивностью света всей об-

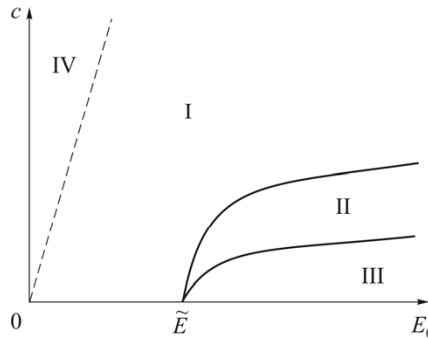


Рис.П1.8. Области различных исходов конкуренции двух видов, рост которых лимитируется интенсивностью света E_0 . В области I закрепляется второй вид (спирulina); в области III — первый (хлорелла); в области II — оба вида существуют совместно. Область IV — область, в которой данные монокультуры не существуют

ласти ФАР и наличие взаимодействия между видами через рассеянный световой поток. Для всех рассмотренных моделей теоретические расчеты получили подтверждение в экспериментах.

П1.3.3. Перестройки структуры фитопланктонного сообщества

Изучение структуры фитопланктонного сообщества, состоящего из двух групп микроводорослей, лимитируемых одним биогенным элементом, предлагается в работе Ю. А. Домбровского с соавторами (1990). В качестве задачи ставится выявление условий, при которых могут происходить определенные структурные перестройки сообщества в результате увеличения лимитирующего ресурса. Отличительной чертой модели является учет регуляторного механизма меж- и внутривидовой конкуренции. Кинетика первичного круговорота описывается системой

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \frac{(1-\eta_1)M_1x_1s}{H_1 + \alpha_{11}x_1 + \alpha_{12}x_2 + s} - d_1x_1; \\ \dot{x}_2 = \frac{(1-\eta_2)M_2x_2s}{H_2 + \alpha_{21}x_1 + \alpha_{22}x_2 + s} - d_2x_2; \\ \dot{s} = -\sum_{i=1,2} \frac{(1-\eta_i)M_ix_1s}{H_i + \alpha_{i1}x_1 + \alpha_{i2}x_2} + k(Q - s - x_1 - x_2), \end{cases} \quad (\text{П1.7})$$

где x_1 , x_2 , s — концентрации двух видов фитопланктона и минерального вещества, выраженные в единицах лимитирующего биогенного вещества;

η_1, η_2 — коэффициенты метаболизма; d_1, d_2 — относительные скорости отмирания водорослей; k — скорость минерализации органического вещества; M_i — максимальная скорость фотосинтеза; H_i — параметр насыщения; α_{ij} — эмпирический коэффициент ингибирования i -того вида j -тым; Q — запас биогенного вещества, участвующего в круговороте.

Предполагается, что все коэффициенты положительны и выполняется необходимое условие живучести $(1 - \eta_i)M_i - d_i > 0, i = 1, 2$.

Изучение вопроса об эволюции фитопланктонного сообщества при изменении ресурса биогенного элемента, участвующего в круговороте, дает три варианта зависимости стационарных концентраций двух сосуществующих видов фитопланктона от запаса ресурса (условие устойчивого сосуществования двух видов считается выполненным):

1) первый вид с самого начала захватывает лидерство и удерживает его в системе независимо от количества питательного вещества (рис. П1.9, а);

2) с ростом величины Q ситуация становится более благоприятной для второго вида, происходит смена доминирования (рис. П1.9, б);

3) первый вид, лучше приспособленный к минеральному субстрату, может полностью быть вытесненным более агрессивным, но нуждающимся в значительных количествах биогенных соединений вторым видом (рис. П1.9, в).

Математически и графически эти исходы выражаются следующим образом (для определенности считается, что $\frac{H_2}{\gamma_2} > \frac{H_1}{\gamma_1}$, где $\gamma_i = \frac{(1 - \eta_i)M_i}{d_i} - 1, i = 1, 2$):

$$\text{I. } \Delta x_1 = r_1 Q - |l_1|, \Delta x_2 = r_2 Q - |l_2|,$$

$$\text{II. } \Delta x_1 = r_1 Q + l_1, \Delta x_2 = r_2 Q - |l_2|,$$

$$\text{III. } \Delta x_1 = -|r_1| Q + l_1, \Delta x_2 = r_2 Q - |l_2|.$$

В формулах приняты обозначения:

$$\beta_i = \frac{d_i}{(1 - \eta_i)k}, i = 1, 2,$$

$$r_1 = \gamma_1 \alpha_{22} - \gamma_2 \alpha_{12},$$

$$l_1 = H_2 [\alpha_{12} + \gamma_1 (1 + \beta_2)] - H_1 [\alpha_{22} + \gamma_2 (1 + \beta_2)],$$

$$r_2 = \gamma_2 \alpha_{11} - \gamma_1 \alpha_{21},$$

$$l_2 = H_1 [\alpha_{21} + \gamma_2 (1 + \beta_1)] - H_2 [\alpha_{11} + \gamma_1 (1 + \beta_1)].$$

Случаи I и II принципиально не отличаются. При $r_1 > r_2$ имеет место ситуация, изображенная на рис. П1.9, а; ситуация $r_1 < r_2$ представлена на рис. П1.9, б; а случай III при $r_1 < 0$ продемонстрирован на рис. П1.9, в.

На основе качественного изучения системы (П1.7) авторами были сделаны выводы:

1) «существование регуляторного механизма меж- и внутривидовой конкуренции, учтенного в модели (П1.7), обеспечивает достаточное разнообразие структурных перестроек, сопутствующих процессам эвтрофирования»;

2) «возможный путь сукцессии фитопланктонного сообщества определяется не только экологическими особенностями отдельных видов, но и интенсивностью протекания совокупности деструкционных процессов в ходе круговорота органического вещества, характеризуемой параметром k ».

Видовой состав и сезонная сукцессия фитопланктона изучали в работе А. Доты [Daut, 1983] на примере сообщества, состоящего из восьми видов водорослей. Клетки культуры, находящиеся в фазе экспоненциального роста, засеивали в среду и наблюдали за их развитием при различных комбинациях температуры и освещенности. Полученные в экспериментах данные позволили разработать модель, в которой учитываются данные о пищевых ресурсах, температуре, освещенности, самозатенении, уровне ассимиляции и внутриклеточном накоплении питательных веществ.

Для описания изменений в популяции используют максимальные значения параметров роста $\hat{\mu}$, зависящие от коэффициентов торможения развития культур в случае неоптимальных условий — температуры (T), освещенности (I) и наличия элементов питания (N , P , Si):

$$\mu = \hat{\mu} * \text{Red } I * \text{Red } T * \text{Red } N * \text{Red } P * \text{Red } Si.$$

Здесь $\text{Red } A$ — обозначает степень замедления роста под влиянием переменной $A(I, T, N, P, Si)$, а символ «*» означает комбинирование различных лимитирующих факторов, которое не обязательно осуществляется путем перемножения.

Наличие параметра освещения позволяет в неявной форме учитывать уровень метаболизма углерода (фотосинтез, дыхание).

Для выражения оптимального уровня роста, зависящего от освещенности, применяют уравнение Стила

$$\mu(I, T) = \hat{\mu}(T) * a * \exp(a * I), \quad a = \frac{1}{I_{\text{opt}}(T)}.$$

Ослабление освещенности (I_i) в результате самозатенения рассчитывают исходя из закона Бера–Ламберта

$$I = I_i * \exp(k * D_{\text{opt}}),$$

где k — константа, определяемая геометрическими параметрами изучаемой культуры, D_{opt} — сумма относительных оптических плотностей, создаваемых клетками каждого вида водорослей.

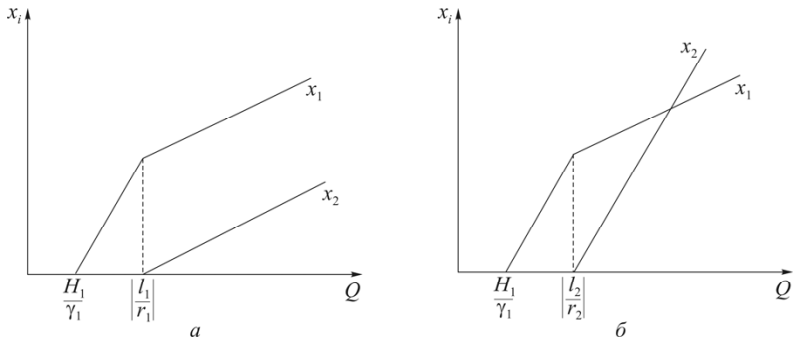
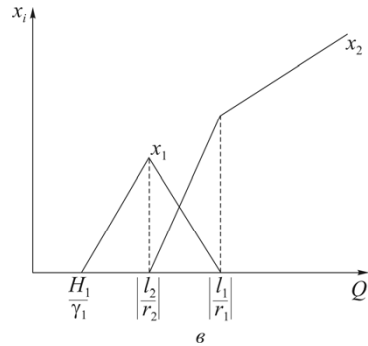


Рис. П1.9. Различные варианты эволюции фитопланктонного сообщества. x_1, x_2 , — концентрации двух видов фитопланктона; Q — запас биогенного вещества, участвующего в круговороте. а) Первый вид с самого начала захватывает лидерство и удерживает его в системе независимо от количества питательного вещества; б) с ростом величины Q ситуация становится более благоприятной для второго вида, происходит смена доминирования; в) первый вид, лучше приспособленный к минеральному субстрату, может полностью быть вытесненным более агрессивным, но нуждающимся в значительных количествах биогенных соединений вторым видом



Снижение скорости роста при обеднении среды описывают выражением

$$\mu = \hat{\mu}(I, T) * \frac{q^j - q_{\min}^j}{q_{\max}^j - q_{\min}^j},$$

где q^j, q_{\min}^j и q_{\max}^j — внутриклеточное содержание питательного элемента j в момент времени t , минимальное и максимальное количество этого вещества, при котором рост прекращается, соответственно.

Скорость ассимиляции питательных веществ зависит от концентрации в среде s^j элемента j и от внутриклеточных запасов:

$$v^j = \hat{v}^j \left[\frac{s^j}{s^j + K_j} \right] * \left[\frac{q_{\max}^j - q^j}{q_{\max}^j - q_{\min}^j} \right],$$

$$ds^j = -v^j * s, \quad dq^j = v^j - \mu * q^j,$$

где v^j — скорость ассимиляции питательных веществ; \widehat{v}^j — максимальная скорость ассимиляции; K_j — константа полунасыщения j -тым питательным веществом; x — число клеток; μ — скорость роста; остальные обозначения те же, что и в предыдущей формуле.

Количество хлорофилла в единичной клетке (q^{ch}) связано с внутриклеточными запасами питания элемента j соотношением

$$q^{ch} = q_{\min}^{ch,j} + (q^j - q_{\min}^j) * \frac{q_{\max}^{ch,j}}{q^j + K_{ch,j}},$$

где $q_{\min}^{ch,j}$, $q_{\max}^{ch,j}$ — минимальное и максимальное количества хлорофилла, при которых рост останавливается, в случае недостаточности пищевого элемента j ; q^j , q_{\min}^j — внутриклеточное содержание питательного элемента j в момент времени t и минимальное количество этого вещества в клетке; $K_{ch,j}$ — константы, рассчитываемые для каждого элемента.

Согласно результатам исследования, содержание хлорофилла (q^{ch}) в зависимости от запасов азота (q^N) или фосфора (q^P) описываются законом типа

$$q^{ch} = \min_{j=N,P} \left\{ q_{\min}^{ch,j} + (q^j - q_{\min}^j) * \frac{q_{\max}^{ch,j}}{q^j + K_{ch,j}} \right\}.$$

Проверяли пригодность модели для долгосрочного прогнозирования. В результате сравнения данных, полученных в экспериментах и предсказанных моделью, было обнаружено хорошее совпадение при описании следующих явлений: быстрое поглощение питательных веществ; поглощение света и запасание питательных веществ; дифференциальный рост относительного уровня ассимиляции; торможение роста в результате самозатемнения; снижение содержания хлорофилла в случаях крайнего ограничения в питании; сукцессия видов без учета ауто- и итероантогонизма.

Применение математических моделей с использованием дифференциальных уравнений возможно для описания такого явления как «цветение» воды. На основе уравнений Вольтерра С. В. Крестиным и Г. С. Розенбергом (1996) было предложено объяснение механизма этого явления. Рассматривали три группы популяций («обычные», сине-зеленые водоросли и зоопланктон), взаимодействие которых описывается системой

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha_1 x_1 P - \tau_{12} x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 = \alpha_2 x_2 P - \tau_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z, \\ \dot{z} = \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M, \\ \dot{P} = \xi_p - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P, \\ \dot{M} = \xi_M - \sigma_2 z M, \end{cases}$$

где, x_1 , x_2 — концентрации «обычных» и сине-зеленых водорослей; z — концентрация зоопланктона; α_1 и α_2 — коэффициенты экспоненциального роста водорослей, прямо пропорциональные концентрации фосфора P ; α_3 — коэффициент экспоненциального вымирания зоопланктона, причем количество погибшего зоопланктона, кроме естественной смертности, прямо пропорционально концентрации зоопланктона и концентрации тяжелых металлов M ; τ_{12} и τ_{21} — коэффициенты межвидовой конкуренции; γ — коэффициент переработки биомассы сине-зеленых водорослей в биомассу зоопланктона; ξ_p и ξ_m — постоянное количество поступающего в воду фосфора и тяжелых металлов в единицу времени; β_1 , β_2 , σ_1 и σ_2 — коэффициенты пропорциональности скоростей изменения биогенов и тяжелых металлов. Предполагалось, что $\alpha_2 = \begin{cases} 0, & T < T_0, \\ \alpha_0, & T \geq T_0. \end{cases}$ Температура опре-

деляется в каждой точке водоема по уравнению линейной регрессии. Авторами работы были исследованы стационарные решения данной системы, построены графики зависимостей $x_2(t)$, $z(t)$, $M(t)$ при двух наборах коэффициентов. Описан возможный механизм возникновения пиков на графиках с точки зрения взаимодействия сине-зеленых водорослей и зоопланктона. Предложенная авторами модель может служить основой для более детальной имитационной модели эвтрофирования равнинного водохранилища.

П1.3.4. Конкурентное исключение или устойчивое сосуществование?

Начиная с пионерских работ Г. Ф. Гаузе [Гаузе, 1935; Gause, 1935] и Г. Хатчинсона [Hatchinson, 1961] биологи и вслед за ними создатели математических моделей обсуждают проблему «Сколько видов может существовать на общих ресурсах?».

Принцип конкурентного исключения ведет свое начало с работы В. Вольтерра [Volterra, 1928]. В ней исследовалась система обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих конкуренцию двух видов за один ресурс:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(-d_1 + c_1s), \\ \dot{x}_2 = x_2(-d_2 + c_2s), \\ \dot{s} = s_0(1 - b_1x_1 - b_2x_2), \end{cases} \quad (\text{П1.8})$$

где x_i — плотности вида i ; s — количество ресурса; d_i — показатели смертности видов в отсутствие ресурса; s_0 — начальное количество ресурса; положительные константы c_i и b_i , $i=1,2$, характеризуют эффектив-

ность использования ресурса. Кроме того, предполагается выполненным условие $-d_i + c_i s_0 > 0$, $i = 1, 2$, которое показывает, что при низких плотностях видов они растут за счет использования ресурса. После подстановки выражения для s в первые два уравнения системы (П1.8) последняя принимает вид

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(\varepsilon_1 - \widehat{c}_1(b_1 x_1 + b_2 x_2)), \\ \dot{x}_2 = x_2(\varepsilon_2 - \widehat{c}_2(b_1 x_1 + b_2 x_2)), \end{cases} \quad (\text{П1.9})$$

где $\varepsilon_i = -d_i + c_i s_0$, $\widehat{c}_i = c_i s_0$, $i = 1, 2$.

В. Вольтерра показал, что независимо от начальных величин x_1^0 и x_2^0 при $t \rightarrow \infty$ выигрывает вид с наибольшим значением $\varepsilon_i/\widehat{c}_i$, а численность другого вида стремится к нулевой величине. Если же $\varepsilon_1/\widehat{c}_1 = \varepsilon_2/\widehat{c}_2 = A\Sigma$, то существует целая прямая положений равновесия $b_1 x_1 + b_2 x_2 = A$, но этот случай также трактуется как очень маловероятный в реальности. Кроме того, в последнем случае ни одна из точек равновесия не будет асимптотически устойчивой, что обычно требуется для биологических моделей.

Модель (П1.8)–(П1.9) легко обобщить на случай, когда w видов конкурируют за единственный ресурс. И в этой ситуации выигрывает вид с наибольшим значением $\varepsilon_i/\widehat{c}_i$.

Таким образом, В. Вольтерра сделал вывод о том, что при конкуренции n видов за единственный ресурс, независимо от начальной численности видов, выживает лишь один вид.

Лабораторная проверка модели Вольтерра была проведена в сериях опытов Г. Ф. Гаузе [Гаузе, 1935; Gause, 1935] на двух видах одноклеточных, которые конкурировали за один ресурс. Подробно проанализировав эти опыты [Уильямсон, 1975; Барабашева и соавт., 1996], можно сделать вывод, что далеко не во всех опытах Г. Ф. Гаузе получено подтверждение выживания одного вида на одном ресурсе, а количественное согласие его результатов с решением системы уравнений (П1.9) вообще практически нигде не было получено. (Стоит отметить, что современное осмысление работ Г. Ф. Гаузе приводит к выводу о принципиальной невозможности использования уравнения вида $\dot{x}_i = f(x_1, \dots, x_w)$, $i = 1, \dots, w$ для описания динамики численностей взаимодействующих видов [Тутубалин и соавт., 1997; 1999].)

Однако, результаты опытов Г. Ф. Гаузе были проинтерпретированы таким образом, что положение о том, что *число неограниченно живущих вместе видов не может превышать число ресурсов, ограничивающих их существование*, стало практически аксиомой и получило название «принципа конкурентного исключения», или «принципа Гаузе».

Существует большое число исследований конкуренции в естественных условиях, результаты которых сами авторы считают подтверждением

принципа конкурентного исключения (см., например, ссылки в [Levin, 1970]). Однако почти все эти подтверждения носят косвенный характер. Например, Р. МакАртур [McArthur, 1958] изучал пять видов певчих птиц, которые принадлежат к одному и тому же роду и очень близки в своих потребностях. В месте их обитания, они ограничены питанием и в некоторой степени пространством. Р. МакАртур показал, что каждый вид занимает свой «уровень» леса, и расценил этот факт как подтверждение принципа Гаузе.

Опытное проявление принципа конкурентного исключения, как правило, наблюдают в экспериментах по проточному культивированию сообществ одноклеточных организмов, а математические модели, описывающие подобные ситуации, предсказывают строгое выполнение указанного принципа. Многочисленные опыты по непрерывному культивированию w видов организмов на одном ограничивающем рост ресурсе демонстрируют выживание лишь одного из видов, а именно того, который способен существовать на самом низком уровне ресурса (см., например, [Tilman, 1982] и соответствующие ссылки). Адекватная модель для такой ситуации основана на модели Моно и имеет вид [Hsu et. al., 1977]:

$$\begin{cases} \dot{x}_i = \left(\frac{\hat{\mu}_i s}{K_i + s} - D \right) x_i, \quad i = \overline{1, \dots, w}, \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \sum_{i=1}^w \frac{\hat{\mu}_i}{Y_i} \frac{x_i s}{K_i + s} \end{cases} \quad (\text{П1.10})$$

с начальными условиями $s(0) = s_0 > 0$, $x_i(0) = x_{i0} > 0$, $i = \overline{1, w}$, $w \geq 1$. Здесь $x_i(t)$ — концентрация i -того вида; $s(t)$ — концентрация субстрата, лимитирующего рост; $\hat{\mu}_i$ обозначает максимально возможную удельную скорость роста организмов i -того вида; Y_i^{-1} — «экономический коэффициент» i -того вида; s_0 — концентрация субстрата во внешнем резервуаре; D — скорость протока; K_i — константа половинного роста i -того вида.

Исследование модели (П1.10) дало следующие результаты:

Решения $x_i(t)$, $s(t)$, $i = \overline{1, \dots, w}$, — положительные и ограниченные;

пусть $b_i = \hat{\mu}_i / D$, тогда, если а) $b_i \leq 1$ или б) $(K_i / b_i - 1) > s_0$ (при $b_i > 1$), тогда $\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$;

пусть $0 < \frac{K_1}{b_1 - 1} < \dots < \frac{K_w}{b_w - 1}$, $b_i > 1$, $i = \overline{1, w}$, и $\frac{K_1}{b_1 - 1} < s_0$, тогда $\lim_{t \rightarrow \infty} s(t) = \frac{K_1}{b_1 - 1}$,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = Y_1 \left(s_0 - \frac{K_1}{b_1 - 1} \right), \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0, \quad 2 \leq i \leq w.$$

Таким образом, в этой модели имеет место классическая ситуация конкурентного исключения.

В работах А. Г. Дегерменджи (1981; 1986) рассмотрена модель роста w видов в открытой системе типа хемостата, удельная скорость каждого вида зависит от m факторов среды, которые, в свою очередь, находятся под контролем плотностей указанных видов. Такую модель описывают уравнения

$$\begin{cases} \dot{x}_i = [\mu_i(s^1, \dots, s^m) - D]x_i, & i = \overline{1, w}, \\ \dot{s}^j = D(s_0^j - s^j) + \sum_{k=1}^w a_{kj} f_{kj}(s^1, \dots, s^m)x_k, & j = \overline{1, m}, \end{cases} \quad (\text{П.1.11})$$

где x_i — плотность i -того вида; $\mu_i(s^1, \dots, s^m)$ — удельная скорость роста; D — скорость протока; s_0^j, s^j — концентрации j -того ресурса на входе и в среде; член $a_{kj} f_{kj}(s^1, \dots, s^m)x_k$ определяет скорость выработки или поглощения j -того вещества k -тым видом. Доказано, что возможное число стационарно сосуществующих видов не превышает числа контролирующих рост независимых факторов, определяемых плотностями этих видов ($w \leq m$). Данное утверждение верно и для смешанной культуры, в которой существует предельный цикл (устойчивый или нет) с периодом T , с учетом предположения о линейности функций $\mu_i(s^1, \dots, s^m)$ и $f_{kj}(s^1, \dots, s^m)$.

При рассмотрении вместо второго уравнения системы (П.1.11) более общего

$$\dot{s}^j(t) = D(s_0^j - s^j) + \Psi_j(s^1, \dots, s^m; x_1, \dots, x_w; B^1, \dots, B^k) + \sum_{k=1}^w a_{kj} f_{kj}(s^1, \dots, s^m)x_k, \quad j = \overline{1, m},$$

«запрет» на избыточное число сосуществующих видов сохраняется (в этом уравнении B^1, \dots, B^k — концентрации факторов, влияющих на динамику j -того фактора, но не влияющих на динамику видов; функции Ψ_j отражают влияние на динамику концентраций j -го фактора химических реакций между факторами, деградации этого фактора, его синтеза через некоторые другие промежуточные вещества B^1, \dots, B^k и других подобных явлений).

Другая частная формулировка принципа конкурентного исключения была предложена А. Г. Боголюбовым (1995). Автором рассмотрена модель

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s^1, \dots, s^m) - \rho_i)x_i, & i = \overline{1, w}, \\ \dot{s}^j = A^j - D^j s^j - \sum \varphi_{ij}(s^1, \dots, s^m)x_i, & j = \overline{1, m}, \end{cases}$$

где x_i — плотность популяции вида i ; s^j — плотность ресурса j ; $\mu_i(s)$ и ρ_i — удельная скорость роста и элиминации популяции i ; A^i и D^j — скорость поступления и удельная скорость удаления или распада ресурса j ; $\phi_{ij}(s)$ — удельная скорость потребления ресурса j видом i . Если 1) виды конкурируют и только конкурируют друг с другом; 2) ни один вид не производит ингибиторов или стимуляторов своего роста и возобновления; 3) удельные скорости роста видов не зависят от плотностей популяций; 4) удельные скорости элиминации популяций не зависят от их плотностей; 5) скорости поступления ресурсов — постоянные положительные величины; 6) все ресурсы не взаимодействуют друг с другом; 7) физические условия окружающей среды постоянны во времени и не выходят за пределы толерантных диапазонов конкурирующих видов; 8) скорости поступления ресурсов таковы, что рост и возобновление всех конкурирующих видов лимитируется единственным и общим для всех трофическим ресурсом, тогда их сосуществование невозможно и из всего первоначального сообщества выживает не более одного вида. Ослабление некоторых из этих условий приводит к отрицанию принципа конкурентного исключения.

Согласно принципу конкурентного исключения количество сосуществующих видов не может превышать количества факторов, лимитирующих их рост. Однако в природе наблюдаются ситуации, противоречащие этому принципу. В частности, явление сосуществования большого числа видов фитопланктона было названо «парадоксом фитопланктона». Этот термин впервые употребил Г. Хатчинсон [Hutchinson, 1961], выдвинувший предположение о том, что небольшие различия в температурных нишах и прочих факторах среды приводят к чередованию периодов доминирования различных видов фитопланктона в переменных внешних условиях [Домбровский и соавт., 1990]. Было высказано много гипотез, объясняющих наблюдаемое противоречие, которые можно разделить на две группы — равновесные и неравновесные модели [Gonzalez, 1997]. В неравновесных моделях фактором, вызывающим нарушение принципа конкурентного исключения, является временная и пространственная неоднородность. Временные неоднородности создаются благодаря внутренним взаимодействиям между компонентами экосистемы при постоянных внешних характеристиках среды, например, колебательное функционирование, присущее взаимодействию «хищник–жертва» или происходящее благодаря флуктуациям внешних по отношению к экосистеме параметров, например сезонные колебания обеспеченности ресурсами, температуры и др. [Абросов, 1999]. Примером может служить модель Ф. Н. Стюарта и Б. Р. Левина, описанная в работе А. Г. Дегерменджи (1981). В модели рассмотрена конкуренция двух видов, лимитированных одним ресурсом, растущих в режи-

ме периодического уменьшения численности в d раз и восстановления ресурса до концентрации R :

$$\begin{cases} \dot{s} = -x_1 \cdot \mu_1(s); \\ \dot{x}_1 = x_1 \cdot \frac{\mu_1(s)}{l_1}, & \mu_1(s) = \frac{a_1 s}{b_1 + s}; \\ \dot{x}_2 = x_2 \cdot \frac{\mu_2(s)}{l_2}, & \mu_2(s) = \frac{a_2 s}{b_2 + s}, \end{cases}$$

где s — доступное количество ресурса; x_1, x_2 — численности видов; l_1, l_2 — коэффициенты потребления; $\mu_1(s), \mu_2(s)$ — удельные скорости роста; a_i, b_i — кинетические параметры. Были получены условия сосуществования двух видов и показано, что бывают такие наборы кинетических параметров и других постоянных (d, R, l_1, l_2), при которых эти условия выполняются.

В общем случае была предложена модель сосуществования любого числа конкурирующих видов на одном ресурсе в нестационарной пространственной среде. Авторы этой модели Р. А. Армстронг и Р. МакГечи рассматривали w видов, динамика которых описывается системой [Дегерменджи, 1981]

$$\begin{cases} \dot{x}_i = x_i \cdot u_i(s, t), & i = \overline{1, w}, \\ s = s_{\max} - \sum_{i=1}^w q_i x_i, \end{cases}$$

где x_i — биомасса вида i ; функция u_i отражает особенности роста вида i ; s_{\max} — максимальное количество ресурса, которое может быть использовано видами; q_i — количество вещества, потребляемое видом i .

Предполагается, что каждый вид имеет сезоны роста, отличные от других. Вне этого сезона каждый вид достаточно быстро «гибнет», так что ростовой сезон «следующего» вида наступает при достатке корма s , т. е. виды слабо взаимодействуют друг с другом, практически не конкурируя. Результатом исследования данной модели является возможность динамического сосуществования w видов на одном ресурсе.

Важно отметить, что для сосуществования видов в переменных условиях нужно, чтобы существовал временной интервал для каждого вида, на котором этот вид имеет конкурентное преимущество перед остальными. Это замечание позволяет высказать утверждение о том, что устойчиво могут сосуществовать столько видов, для скольких возможна реализация преимущества перед другими видами, причем формулировка принципа

конкурентного исключения будет являться частным случаем данного утверждения [Абросов, 1999].

Свой вклад в сосуществование видов вносит и пространственная неоднородность. В частности, при рассмотрении двух внутренне гомогенных хемостатов, связанных обменными потоками, в которых две конкурирующие популяции лимитированы общим потоком субстрата, было показано, что возможно сосуществование, но при относительно малом уровне обменных потоков [Абросов, 1999].

С целью объяснить одновременно эффекты видовой разнообразия и «пятнистости» фитопланктона была высказана гипотеза, проверенная на математической модели, которая основывалась на предположении, что хорошо перемешиваемая вода существует в естественных условиях в течение коротких периодов в небольших «пятнах», каждое из которых характеризует одновидовое цветение планктона. Периодически, благодаря турбулентности, «пятна» разбиваются. Так создается планктонный ансамбль [Домбровский и соавт., 1990].

В качестве примера равновесной модели можно рассмотреть модель Р. Петерсена [Gonzalez, 1997]. В рамках его гипотезы предполагаются выполненными условия:

- 1) некоторые питательные вещества относительно ограничены;
- 2) рост каждого вида лимитируется единственным ресурсом или уникальной комбинацией нескольких;
- 3) различные виды обладают различными способностями поглощать питательные вещества.

Ключевой элемент модели Р. Петерсена — существование равновесной концентрации лимитирующего питательного вещества $R_{ij}^* = \frac{d_i \cdot K_{ij}}{\bar{\mu}_i - d_i}$, а именно количества вещества j , необходимого для вида i , чтобы его скорость роста равнялась скорости отмирания; здесь $\bar{\mu}_i$ — максимальная скорость роста i -того вида; K_{ij} — константа полунасыщения для вида i , лимитируемого веществом j ; d_i — скорость смерти i -того вида.

В условиях равновесия виды с наименьшим значением равновесной концентрации питательного вещества R^* вытеснят другие виды.

Для двух конкурирующих видов предлагается графическое представление возможных исходов конкуренции (рис. П1.10). Границы областей на рис. П1.10 определяются потреблением видами питательных веществ s^1 и s^2 .

Поскольку в обоих видах моделей существуют условия, при которых возможно сосуществование конкурирующих видов, было высказано пред-

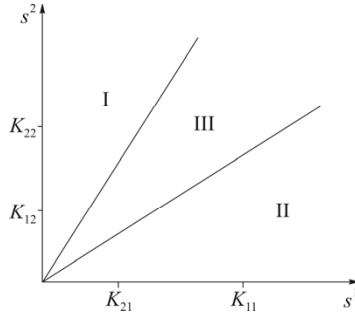


Рис. П1.10. Возможные исходы конкуренции в модели Р. Петерсена [Gonzalez, 1997]. В области I выигрывает второй вид, в области II — первый, в области III реализуется сосуществование видов. K_{ij} — константа полунасыщения для вида i , лимитируемого веществом j ; s^1, s^2 — концентрации питательных веществ в среде

положение, что модель, использующая элементы и того, и другого подходов, окажется более подходящей для объяснения «парадокса фитопланктона» [Gonzalez, 1997].

В книге Ю. А. Домбровского и его коллег (1990) приведена модель, с помощью которой можно объяснить явление «парадокса фитопланктона» на основе экспериментальных наблюдений метаболического механизма регуляции численностей популяций планктонных водорослей. Динамика двух фитопланктонных популяций, с учетом механизма метаболического регулирования, описывается системой уравнений

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(\mu_1 s - d_1 + \pi_1 M); \\ \dot{x}_2 = x_2(\mu_2 s - d_2 + \pi_2 M); \\ \dot{s} = -x_1(\mu_1 s - d_1) - x_2(\mu_2 s - d_2) - M(\pi_1 x_1 + \pi_2 x_2); \\ \dot{M} = \gamma x_1 - d_3 M, \end{cases}$$

где μ_1, μ_2 — удельные скорости роста первого и второго видов; d_1, d_2 — коэффициенты смертности, γ — коэффициент экскреции метаболита M фитопланктоном, d_3 — скорость разложения метаболита.

Полагается, что влияние концентрации метаболита на рост фитопланктона описывается линейной зависимостью с параметрами π_1 и π_2 для первого и второго видов.

Знак параметра π_i отражает характер воздействия метаболита ($\pi_i > 0$ — стимулирующее воздействие, $\pi_i < 0$ — ингибирующее).

Система имеет невырожденное состояние равновесия:

$$\begin{cases} x_1^j = \frac{d_2 / \mu_2 - d_1 / \mu_1 \cdot d_3}{\pi_2 / \mu_2 - \pi_1 / \mu_1 \cdot \gamma}; \\ x_2^j = s_0 - \frac{d_1}{\mu_1} - x_1^j \left(1 - \frac{\pi_1}{\mu_1} \cdot \frac{\gamma}{d_3} \right); \\ s^j = \frac{d_1}{\mu_1} - \frac{\pi_1}{\mu_1} \cdot \frac{\gamma}{d_3}; \\ M^j = \frac{\gamma}{d_3} x_1^j. \end{cases}$$

Стационарные численности положительны, если:

- 1) $\frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\mu_2}{d_2} > 0$ и $\frac{\mu_1}{\pi_1} - \frac{\mu_2}{\pi_2} < 0$, т. е. первый вид имеет более высокие

продукционные характеристики, но воздействие метаболита более благоприятно для второго вида;

- 2) $\frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\mu_2}{d_2} < 0$ и $\frac{\mu_1}{\pi_1} - \frac{\mu_2}{\pi_2} > 0$, т. е. коэффициент приспособленности

выше у второго вида, но метаболит оказывает на него более сильное ингибирующее (или более слабое стимулирующее) влияние, чем на первый.

Исследование устойчивости состояния равновесия показывает, что ситуация (1) дает стабильное сосуществование видов. Это состояние реализуется, если величина параметра π_2 не слишком велика.

Модель легко обобщается на случай произвольного числа видов фитопланктона, конкурирующих за единственный ресурс, причем можно доказать, что для устойчивого сосуществования w видов достаточно набора из (M_1, \dots, M_{w-1}) метаболитов.

С помощью численных расчетов было проведено сопоставление приведенной выше модели с аналогичной, но не учитывающей метаболитного воздействия. Результат позволяет говорить, что с помощью гипотезы о наличии у фитопланктона механизма эктокринного регулирования можно объяснить парадокс видового разнообразия фитопланктона. Так, устойчивое сосуществование любого числа видов, конкурирующих за единственный ресурс, наблюдается в случае, когда происходит экскреция стимулирующих метаболитов высокопродуктивными видами, а также при выделении метаболита, стимулирующего рост других видов, популяцией фитопланктона с более высокой приведенной скоростью роста.

С принципом конкурентного исключения Гаузе тесно связана концепция экологической ниши. Существует несколько совершенно разных определений данного понятия. В книге Ю. М. Свиричева и Д. О. Логофета (1978) был описан компромиссный вариант, допускающий возможность

формализации. Пусть ресурс, потребляемый биологическими видами, характеризуется параметром s , а количество доступного для потребления ресурса с данными характеристиками определяется некоторой функцией $K(s)$. Тогда множество значений s с заданной на нем функцией $K(s)$ называется спектром ресурса. Экологическая ниша вида определяется точкой s_0 на спектре ресурса и заданной функцией потребления ресурса данным видом (вероятностным распределением плотности $f(s)$ со средним значением s_0 и конечной дисперсией σ^2). Конкуренция, связанная с перекрыванием экологических ниш конкурирующих видов, является результатом пересечения областей определения соответствующих функций потребления $f_i(s)$ в спектре ресурса (индекс i нумерует виды). Авторами был получен критерий стабильности конкурентного сообщества: выполнение условия существования положительного равновесия, т. е. положительного решения линейной системы

$$Ax = K, \quad K = (K_1, \dots, K_w) > 0,$$

где $K_i = \int K(s) f_i(s) ds$ — общее количество ресурса, потребленного i -тым видом; $A = \|\alpha_{ij}\|$, $\alpha_{ij} = \int f_i(s) f_j(s) ds$ — коэффициент конкуренции между i -тым и j -тым видом, пропорциональный полной вероятности столкновения потребительских интересов данной пары видов в одной и той же точке спектра и характеризующий степень перекрывания экологических ниш; $x = (x_1, \dots, x_w)$ — численности видов; w — число видов сообщества.

В начале 80-х годов была высказана иная точка зрения на проблему конкурентного исключения. Так, авторы некоторых работ (например, [Birch, 1979; Voeg, 1980; Ghilarov, 1984]), подробно проанализировав ряд случаев сосуществования, показали, что существуют примеры, где традиционные «простые» объяснения отсутствия конкурентного исключения не проходят, а объяснения, сделанные в рамках принципа Гаузе, настолько сложны и громоздки, что очень маловероятны, чтобы они имели какое-то отношение к реальности. В связи с этим Л. Бирч [Birch, 1979] пишет, что «в естественных популяциях, в противоположность гипотетическим, исключение одного вида другим есть лишь экстремальный случай в широком диапазоне эффектов воздействия одного вида на другой, простирающемся от нулевого воздействия до полного исключения». Д. Боэр [Voeg, 1980] выдвигает альтернативный «принцип сосуществования» как обобщение многочисленных эмпирических данных.

Таким образом, можно подвести следующий итог. Принцип конкурентного исключения, гласящий, что число неограниченно живущих видов не может превышать число ресурсов, ограничивающих их существование, есть лишь далеко идущее теоретическое обобщение результатов, полученных при исследовании модели очень специального вида. Поэтому этот

принцип нужно рассматривать как некоторое правило, применимое к достаточно узкому кругу ситуаций, но не как действующую всюду аксиому.

Вариационная модель сообществ фитопланктона и бактерий [Левич, 1980; Левич и соавт., 1997]; глава 8 настоящей книги) и ее эмпирическая база накопительного культивирования (см. главу 11) однозначно свидетельствуют в пользу принципа сосуществования, а не конкурентного исключения [Левич, 1983].

П1.3.5. «Графическая» теория межвидовой борьбы

Вопросами конкурентной борьбы за средства существования и изучением структуры сообщества занимался Д. Тилман [Tilman, 1982]. В своей монографии он изложил «графическую» теорию межвидовой борьбы, в рамках которой аналитическое исследование систем дифференциальных и алгебраических уравнений заменено геометрической интерпретацией.

Ключевым понятием теории Д. Тилмана является средство существования, которым считается любое вещество или фактор, приводящий к ускорению роста по мере увеличения его количества в окружающей среде и который потребляется организмом. В случае, когда какой-то вид потенциально лимитируется не одним, а несколькими ресурсами, фактор будет считаться средством существования, когда имеется какой-то диапазон наличия или доступности другого лимитирующего фактора, в котором первый удовлетворяет требованиям данного выше определения. Как следствие — возможность классифицирования средств существования на основе характера взаимодействия различных факторов, определяющих скорость роста какого-либо вида.

В основе классификации лежат общие уравнения, которые показывают, как средства существования влияют на рост популяции и как потребители влияют на количества средств существования:

$$\frac{dx_i}{x_i dt} = f_i(s^1, \dots, s^m) - d_i, \quad i = \overline{1, w},$$

$$\frac{ds^j}{dt} = g^j(s^j) - \sum_{i=1}^w x_i f_i(s^1, \dots, s^m) h_{ij}(s^1, \dots, s^m), \quad j = \overline{1, m},$$

где x_i — плотность популяции вида i ; s^j — запасы средства существования j ; d_i — показатель смертности вида i ; f_i — функция, описывающая зависимость скорости размножения (в расчете на одну особь) от количества средства существования; g^j — функция, характеризующая скорость поступления средства существования j ; h_{ij} — функция, описывающая количество средства j , требующееся для создания каждой новой особи вида i ; всего w видов конкурируют за m средств существования.

В этих уравнениях, помимо очевидных (непрерывное размножение, гомогенность популяций и мест обитания и др.), сделан ряд важных допущений: разные виды взаимодействуют между собой только через пользование средствами существования; между средствами существования нет никакого взаимодействия.

Д. Тилман выделяет восемь классов, охватывающих все основные формы реакций вида на два лимитирующих средства существования. Для демонстрации потребностей отдельных видов в этих средствах применяются «изоклины роста — средства существования», отражающие все комбинации наличных средств существования, по которым у данного вида имеется заданная удельная скорость роста $\frac{dx_i}{x_i dt}$.

На рис. П1.11, *a–z* представлены различные формы, принимаемые изоклинами роста в предположении, что данный вид обитает в местности, где отсутствует смертность, т. е. $d_i = 0$. Группа рисунков *a–z* представляет взаимозаменяемые ресурсы, т. е. каждый из них способен поддерживать размножение при отсутствии второго (на графиках это отражается пересечением изоклин с осями координат).

a) Полностью взаимозаменяемые ресурсы одно средство можно заменить пропорциональным количеством другого;

в) антагонистические средства существования — когда данный вид потребляет одновременно оба средства существования, то для сохранения заданной скорости роста ему требуется пропорционально больше ресурсов, чем при их потреблении по отдельности;

z) полностью антагонистические средства (переключающиеся) — данный вид потребляет либо одно средство существования, либо второе, но не потребляет оба средства одновременно.

На рисунках *д* и *е* представлены изоклины для средств существования, которые необходимы для роста и незаменимы, т. е. если какого-то ресурса мало, то второй не может его полностью заменить (графически этот факт отражается параллельностью изоклин осям).

д) полностью незаменимые средства существования — вид лимитирован одним или вторым средством и полностью отсутствует взаимозаменяемость между этими средствами;

е) взаимодействующие незаменимые средства — есть зоны количества обоих средств, в которых одно средство может частично заменить другое.

Последний класс — частично незаменимые средства существования (рис. *ж*) — одно совершенно необходимо для роста (изоклина пересекает ось, соответствующую этому ресурсу), а второе может отчасти заменить первое (изоклина проходит параллельно оси этого средства).

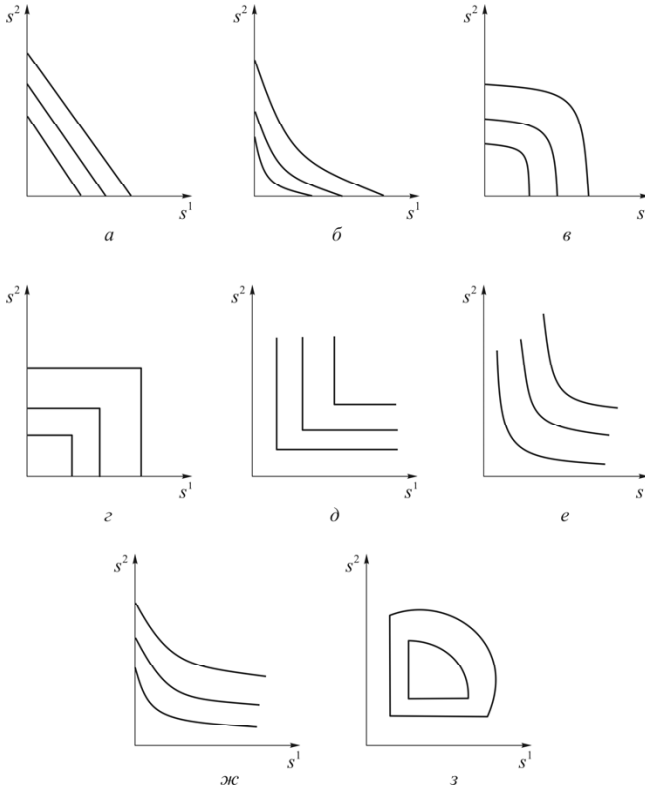


Рис.П1.11. Изоклины роста организмов, потребляющих различные типы средств существования. s^j — запасы средств существования в данной местности. *а*) Полностью взаимозаменяемые ресурсы, одно средство можно заменить пропорциональным количеством другого; *б*) комплементарные средства существования — при одновременном потреблении обоих ресурсов виду требуется меньшее количество средств, чем для прямых изоклин; *в*) антагонистические средства существования — когда данный вид потребляет одновременно оба средства существования, то для сохранения заданной скорости роста ему требуется пропорционально больше ресурсов, чем при их потреблении по отдельности; *з*) полностью антагонистические средства (перекрывающиеся) — данный вид потребляет либо одно средство существования, либо второе, но не потребляет оба средства одновременно; *д*) полностью незаменимые средства существования — вид лимитирован одним или вторым средством и полностью отсутствует взаимозаменяемость между этими средствами; *е*) взаимодействующие незаменимые средства — есть зоны количеств обоих средств, в которых одно средство может частично заменить другое; *ж*) полунезаменимые средства существования — одно совершенно необходимо для роста (изоклина пересекает ось, соответствующую этому ресурсу), а второе может отчасти заменить первое (изоклина проходит параллельно оси этого средства); *з*) изоклины образуют замкнутую кривую, что отражает ситуацию, когда при увеличении количества средств существования наступает момент уменьшения роста популяции

На последнем рисунке (рис. 3) представлены изоклины, образующие замкнутую кривую, отражающую ситуацию, когда при увеличении количества средств существования наступает момент уменьшения роста популяции (торможение, угнетение роста).

Описанные изоклины роста являются одним из главных инструментов графического подхода.

Большая часть работы Д. Тилмана посвящена вопросам, связанным с разработкой приложения его метода к теории равновесия в конкуренции за два органических ресурса. Для прогнозирования равновесного положения результата конкуренции необходимы четыре элемента информации: скорость роста каждого вида, смертность каждого вида, темпы восстанавливаемости ресурсов и скорость потребления каждого ресурса каждым из видов. Состояние равновесия наступает, когда скорость роста равна смертности, а показатель восстанавливаемости ресурса равен показателю общего потребления для каждого ресурса. Половину информации, требующейся для определения положения равновесия, можно получить с помощью изоклины скорости роста, на которой величина показателя скорости роста для каждого вида уравнивается с величиной показателя смертности для этого вида (так называемая изоклина полного отсутствия роста). Изоклина полного отсутствия роста разделяет плоскость ресурсов $\{s^1, s^2\}$ на две части, в одной из которых плотность популяции вида будет уменьшаться, а в другой — увеличиваться. На рис. П1.12, *a–г* представлены изоклины полного отсутствия роста в случаях: *a*) незаменимых ресурсов, *б*) дополнительных (комплементарных), *в*) заменимых, *г*) чередующихся.

Показатель потребления ресурсов может быть представлен вектором потребления \vec{C}_i , который берет свое начало из точки на изоклины полного отсутствия роста и является суммой двух компонентов — темпов общего потребления видом ресурсов s^1 и s^2 : $\vec{C}_i = -x_i^* \begin{bmatrix} c_{i1} \\ c_{i2} \end{bmatrix}$. Здесь c_{i1} — показатель темпов потребления ресурса s^1 в расчете на одного представителя i -того вида при равновесном состоянии; c_{i2} — показатель темпов потребления ресурсов s^2 , взятый на одного представителя вида i при равновесном состоянии; x_i^* — плотность вида i при равновесном состоянии.

Восстанавливаемость ресурсов представляется вектором \vec{U} , складывающимся из темпов восстанавливаемости ресурсов s^1 и s^2 . Пусть S^j — количество ресурса j , которое может существовать в месте обитания при отсутствии потребления, тогда, предположив, что темпы восстанавливаемости ресурса являются пропорциональными величине $(S^j - s^j)$,

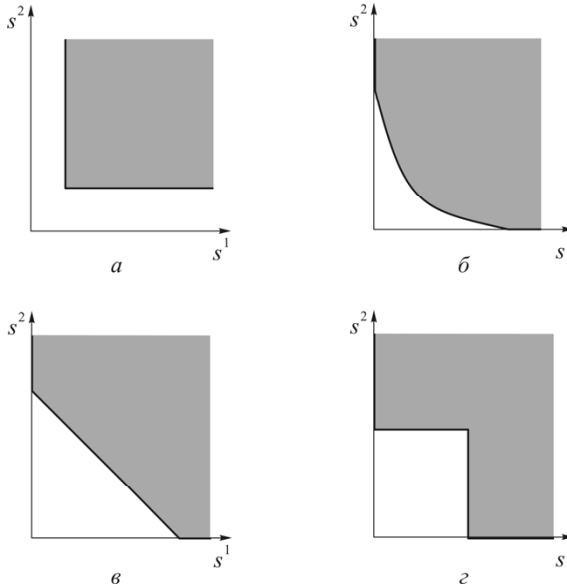


Рис.П1.12. Области увеличения (темная область) и уменьшения (светлая область) плотности популяции, на которые изоклина полного отсутствия роста делит пространство средств существования. s^j — запасы средств существования в данной местности. а) Незаменимый ресурс; б) дополнительный (комплементарный) ресурс; в) заменимый ресурс; з) чередующийся ресурс

т. е. $\frac{ds^j}{dt} = a^j(S^j - s^j)$, можно определить вектор восстанавливаемости ресурсов $\vec{U} = a \begin{bmatrix} S^1 - s^1 \\ S^2 - s^2 \end{bmatrix}$ (постоянные темпов восстановления a_j считаются равными a для всех ресурсов) (рис. П1.13).

Теперь известна вся необходимая информация для определения равновесного состояния. Из всех точек на изоклине полного отсутствия роста существует только одна точка, в которой вектор потребления ресурса будет иметь направление, противоположное направлению вектора восстанавливаемости ресурса. Эта точка и будет точкой равновесного состояния (рис. П1.14).

В случае конкуренции за два ресурса возможны четыре качественно различных случая равновесного состояния, которые проиллюстрированы с использованием изоклины полного отсутствия роста для незаменимых ресурсов (рис. П1.15, а – з).

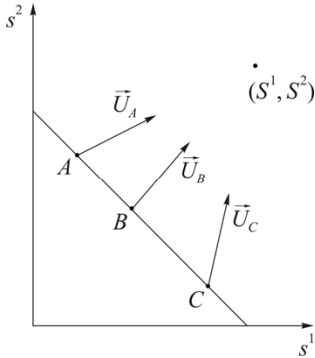


Рис.П1.13. Изоклина полного отсутствия роста и векторы восстанавливаемости ресурсов \vec{U} для разных мест обитания A, B, C (с разной доступностью ресурсов), имеющих одну и ту же точку восстановления ресурсов (S^1, S^2)

а) Виду A требуется меньшее количество обоих ресурсов для достижения величины показателя роста, равной величине показателя смертности, чем виду B . Точки восстанавливаемости ресурсов, находящиеся в области 1, характеризуют места с недостаточным количеством ресурсов для выживания любого вида, оба вида исчезнут. Места обитания с точкой восстанавливаемости из области 2 обладают ресурсами, достаточными для выживания вида A , и недостаточными для выживания вида B . В таком месте обитания вид A достигнет устойчивого равновесного состояния плотности популяции, а вид B исчезнет. В области 3 ресурсов достаточно для раздельного существования обоих видов, однако, при совместном существовании плотность популяции A будет увеличиваться до тех пор, пока точка восстанавливаемости ресурсов не сместится на изоклину полного отсутствия роста и вид B исчезнет.

б) Виды A и B меняются местами по сравнению со случаем (А).

в) Точка пересечения изоклин — точка равновесного состояния обоих видов, обладающая локальной устойчивостью (каждый из видов потребляет большее количество того ресурса, который в большей степени ограничивает его собственное развитие). Область 4 — сосуществование двух видов; области 2, 3 — доминирование вида B ; область 1 — вымирание обоих видов.

г) Точка пересечения — точка равновесного состояния, не обладающая локальной устойчивостью (каждый из видов потребляет в больших количествах тот тип ресурсов, который в меньшей степени ограничивает скорость его роста). Результаты конкуренции идентичны результатам случая В), за исключением того, что в области 4* верх одерживает либо вид A , либо вид B , в зависимости от начальных условий.

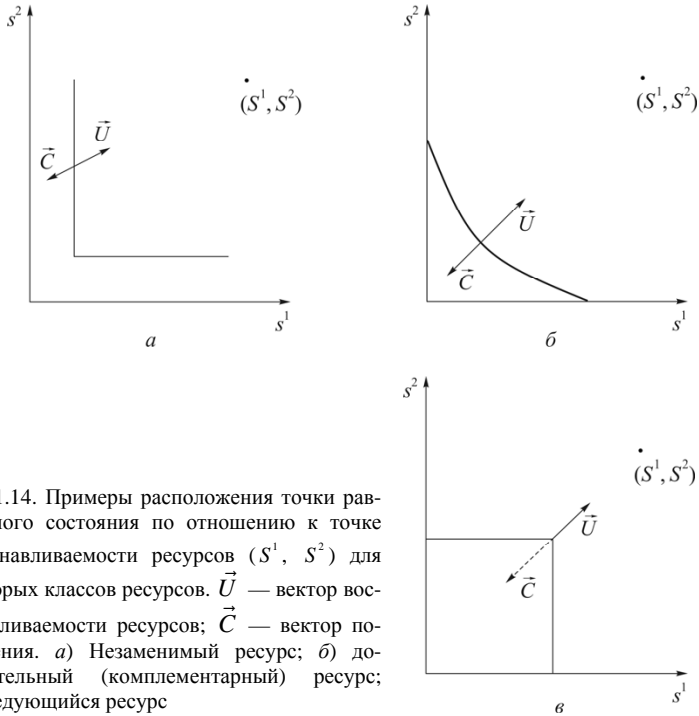


Рис.П1.14. Примеры расположения точки равновесного состояния по отношению к точке восстанавливаемости ресурсов (S^1, S^2) для некоторых классов ресурсов. \vec{U} — вектор восстанавливаемости ресурсов; \vec{C} — вектор потребления. *а*) Незаменимый ресурс; *б*) дополнительный (комплементарный) ресурс; *в*) чередующийся ресурс

Границами между областями 3, 4, 5 являются линии, проходящие через точку равновесного состояния и имеющие крутизну вектора потребления вида *A* и вида *B*. Продемонстрировать этот факт можно с помощью векторного уравнения $\vec{U} + \vec{C}_A + \vec{C}_B = \vec{0}$ или в раскрытом виде:

$$a \begin{bmatrix} S^1 - s^{1*} \\ S^2 - s^{2*} \end{bmatrix} - x_A^* \begin{bmatrix} C_{A1} \\ C_{A2} \end{bmatrix} - x_B^* \begin{bmatrix} C_{B1} \\ C_{B2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Для того чтобы равновесные плотности x_A^*, x_B^* были больше 0, необходимо выполнение неравенства

$$\frac{C_{A2}}{C_{A1}} < \frac{S^2 - s^{2*}}{S^1 - s^{1*}} < \frac{C_{B2}}{C_{B1}}.$$

Используя описанный метод, результат конкурентной борьбы можно описать для всех возможных классов средств существования.

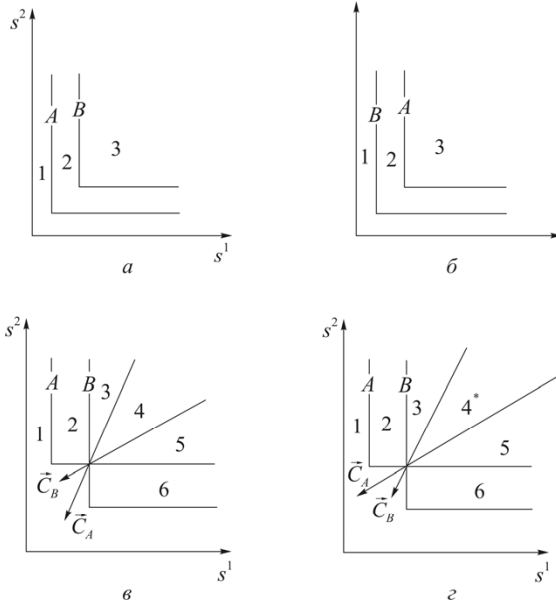


Рис.П1.15. Возможные исходы конкурентной борьбы видов A и B за ресурсы S^1, S^2 . \vec{C} — вектор потребления. *а)* В местах обитания с точкой восстанавливаемости, находящейся в области 1, оба вида исчезнут. В местах обитания с точкой восстанавливаемости из области 2 вид A достигнет устойчивого равновесного состояния плотности популяции, а вид B исчезнет. В области 3 ресурсов достаточно для раздельного существования обоих видов, однако при совместном существовании плотность популяции A будет увеличиваться до тех пор, пока точка восстанавливаемости ресурсов не сместится на изоклину полного отсутствия роста и вид B исчезнет; *б)* виды A и B меняются местами по сравнению со случаем *(а)*; *в)* точка пересечения изоклин — точка равновесного состояния обоих видов, обладающая локальной устойчивостью. Область 4 — сосуществование двух видов; области 2, 3 — доминирование вида B ; область 1 — вымирание обоих видов; *г)* точка пересечения — точка равновесного состояния, не обладающая локальной устойчивостью. Результаты конкуренции идентичны результатам случая *В)*, за исключением того, что в области 4^* верх одерживает либо вид A , либо вид B в зависимости от начальных условий.

П1.4. Моделирование влияния миграции видов на устойчивость сообщества

Другой аспект применения систем дифференциальных уравнений для описания динамики биологического сообщества — изучение влияния миграции видов на устойчивость сообщества. Д. О. Логофет (1978) иссле-

дует следующую схему миграции. Рассмотрены n местообитаний, внутри которых динамика описывается системой

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_w), \quad i = 1, 2, \dots, w,$$

где $x_i(t)$ — численность i -го вида сообщества, в сообществе w видов ($w \geq 2$); функции f_i — достаточно гладкие и такие, что существует решение \bar{x}^* $f_i(x_1, \dots, x_w) = 0$, $i = 1, 2, \dots, w$, и $x_i^* > 0$ для всех i .

Схема миграционного потока задается матрицей $M^{(n)} = \|m_{ks}\|$; элемент матрицы m_{ks} указывает поток мигрантов из местообитания s в местообитание k ; элемент m_{kk} (со знаком «-») дает сумму потоков эмигрантов из k -того местообитания.

Для системы, замкнутой по миграции, выполняется соотношение

$$m_{kk} = - \sum_{s=1, s \neq k}^n m_{sk}, \quad k = 1, 2, \dots, n.$$

Среда предполагается изотропной по миграции, что для матрицы $M^{(n)}$ означает равенство $m_{ks} = m_{sk}$ и равенство единице всех ненулевых недиагональных элементов. Число мигрантов любого вида на любом маршруте в единицу времени считается пропорциональным численности данного вида в том местообитании, откуда происходит эмиграция. Биологические особенности видов описываются параметрами $m_i \geq 0$, $i = 1, 2, \dots, w$. Таким образом, динамика композиции сообществ, занимающих n местообитаний, будет описываться уравнениями

$$\frac{dx_i^k}{dt} = f_i(x_1^k, \dots, x_w^k) + m_i \sum_{s=1}^n m_{ks} x_s^s, \quad k = \overline{1, n}, \quad i = \overline{1, w}.$$

Исследование состояния равновесия этой системы позволяет сделать вывод о том, что при объединении подсистем с помощью миграции в изотропной среде свойства устойчивости не улучшаются по сравнению с изолированным случаем.

П1.5. Управление ростом и урожаем микроводорослей

Поиск путей оптимизации структуры фитопланктонных сообществ и направленное изменение их структуры имеют как теоретическое (выявление общих механизмов управления экосистемами), так и практическое значение. Изменение качественного и количественного состава сообщества возможно в результате варьирования уровня ресурсов. Экологофизические различия видов в способности использовать тот или иной ресурс ведут к различной конкурентоспособности видов в определенных условиях. Тем

самым изменение в доступности какого-либо ресурса будет влиять на результат межвидовой конкуренции [Левич, Личман, 1992].

Вопросы, связанные с управлением ростом и урожаем водорослей в марикультуре, изучались в работе В. А. Силкина и К. М. Хайлова (1988). Рассматривали два основных способа реализации процесса выращивания: периодический и непрерывный. Задача управления в периодической культуре сводится к определению концентрации лимитирующего рост элемента в начальный момент времени для получения необходимого урожая. В непрерывной культуре задача управления формулируется как нахождение оптимальных (по критерию производительности системы) скорости потока D в случае хемостата и плотности биомассы (концентрации клеток) в случае турбидостата.

Для отражения взаимосвязи между удельной скоростью роста и внутриклеточным содержанием элемента питания применяли формулу Друпа

$$\mu = \bar{\mu} \left(1 - \frac{q_{\min}}{q} \right),$$

зависимость скорости поглощения от концентрации элемента питания выражалась уравнением Михаэлиса–Ментен

$$v = \frac{\hat{v}s}{K_s + s},$$

где \hat{v} — максимальная скорость поглощения; s — концентрация элемента питания; K_s — константа полунасыщения.

Рост водорослей в периодической культуре с элементами минерального питания в качестве лимитирующих факторов описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x} = \bar{\mu} \left(1 - \frac{q_{\min}}{q} \right) x, \\ \dot{q} = v - \mu q, \\ \dot{s} = -vx, \end{cases}$$

где x — концентрация биомассы клеток; q — внутриклеточное содержание элемента питания; q_{\min} — минимальное содержание биогена в клетке, при котором удельная скорость роста μ равна нулю.

Оптимальное соотношение двух элементов по критерию удельной скорости роста различается в зависимости от стадии роста. В лаг-фазе это соотношение равно

$$\left(\frac{s_0^A}{s_0^B} \right)_{opt} = \frac{q_{\max}^A \bar{\mu}^B}{q_{\max}^B \bar{\mu}^A} = \frac{\hat{v}^A}{\bar{\mu}^A} \cdot \frac{\hat{v}^B}{\bar{\mu}^B} = \frac{q_{\max}^A - q_{\min}^A}{q_{\max}^B - q_{\min}^B},$$

а на стационарной фазе —

$$\left(\frac{s_0^A}{s_0^B} \right)_{opt} = \frac{q_{min}^A}{q_{min}^B} \cdot \frac{\hat{\mu}^B}{\hat{\mu}^A},$$

здесь $\hat{\mu}^A$, $\hat{\mu}^B$ — максимальные удельные скорости роста культуры при лимитировании веществами A и B соответственно.

При соблюдении условия $\hat{\mu}^A = \hat{\mu}^B$ оптимальное соотношение элементов не зависит от фазы роста:

$$\left(\frac{s_0^A}{s_0^B} \right)_{opt} = \frac{q_{min}^A}{q_{min}^B} = \frac{v^A}{v^B} = \frac{q_{max}^A}{q_{max}^B}.$$

Поведение популяции одноклеточных организмов при проточном культивировании описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x} = \hat{\mu} \left(1 - \frac{q_{min}}{q} \right) x, \\ \dot{q} = v - \mu q, \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \mu q x, \end{cases}$$

здесь D — скорость потока; s_0 — концентрация питательного вещества во входящем потоке; s — концентрация питательного вещества в среде; остальные обозначения сохранены. Критическая скорость разбавления и оптимальная по критерию продукции скорость потока находились для разных значений параметра $\alpha = \frac{q_{max}}{q_{max} - q}$ и константы полунасыщения K_s :

$$K_s \approx 0: D_{opt} = \frac{\hat{\mu}\alpha}{2},$$

$$\alpha \approx 1; K_s \gg 0: D_{kp} = \frac{\hat{\mu}s_0}{K_s + s_0}; D_{opt} = \frac{\hat{\mu}s_0}{2(K_s + s_0)},$$

$$\alpha \gg 1: D_{kp} = \frac{\hat{\mu}s_0}{K_s + s_0}; D_{opt} = \hat{\mu} \left(1 - \sqrt{\frac{K_s}{K_s + s_0}} \right).$$

Исследование влияния различных концентраций азота и фосфора в среде на структуру лабораторного водорослевого сообщества, функционирующего в условиях накопительного культивирования, было проведено в работе А. П. Левича и Е. Г. Личман (1992). Подробности см. в разделе 11.4.1. Согласно модели С. Йоргенсена (1985) для каждого вида i ($i=1, \dots, w$), в модель включены три уравнения: динамики биомассы и ди-

намики внутриклеточного содержания азота и фосфора, а для всего сообщества — уравнения динамики концентраций азота и фосфора в среде:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_i}{dt} = \bar{\mu}_i E_i \frac{q_i^P - q_{\min,i}^P}{q_i^P} \frac{q_i^N - q_{\min,i}^N}{q_i^N} x_i, \\ \frac{d(q_i^P x_i)}{dt} = \bar{v}_i^P \frac{q_{\max,i}^P - q_i^P}{q_{\max,i}^P - q_{\min,i}^P} \frac{P}{K_{iP} + P} x_i, \\ \frac{d(q_i^N x_i)}{dt} = \bar{v}_i^N \frac{q_{\max,i}^N - q_i^N}{q_{\max,i}^N - q_{\min,i}^N} \frac{N}{K_{iN} + N} x_i, \\ \frac{dP}{dt} = -\sum_{i=1}^w d(q_i^P x_i)/dt, \\ \frac{dN}{dt} = -\sum_{i=1}^w d(q_i^N x_i)/dt, \\ E_i = \frac{1}{A} \ln \frac{I + e_i}{I \exp(-A) + e_i}, \\ A = \left(a + b \sum_{i=1}^w x_i \right) h, \end{array} \right.$$

где x_i — концентрация биомассы i -того вида; q_i^P — клеточная квота в единице биомассы по фосфору; q_i^N — клеточная квота в единице биомассы по азоту; N , P — концентрация азота и фосфора в среде; $\bar{\mu}_i$ — максимальная удельная скорость вида; \bar{v}_i^P , \bar{v}_i^N — максимальные удельные скорости поглощения фосфора и азота i -тым видом; $q_{\min,i}^P$, $q_{\max,i}^P$, $q_{\min,i}^N$, $q_{\max,i}^N$ — минимальная и максимальная клеточные квоты по фосфору и азоту соответственно; K_{iP} , K_{iN} — константы полунасыщения по фосфору и азоту для i -того вида; e_i — константа освещенности для i -того вида; I — уровень освещенности; a — коэффициент поглощения света водой; b — коэффициент поглощения света фитопланктоном; h — глубина. В данной модели учтено световое лимитирование: эффект самозатемнения с нарастанием биомассы и разная чувствительность видов к освещенности. Лимитирование биогенными элементами и светом независимы, что отражается присутствием ответственного за световое лимитирование члена в качестве множителя.

Были проведены анализ чувствительности модели, калибровка и верификация. С целью получения необходимых для калибровки и верификации данных был поставлен эксперимент с лабораторными альгоценозами из одного и нескольких видов пресноводных микроводорослей. А именно:

два вида зеленых микроводорослей — *Scenedesmus quadricauda* и *Ankistrodesmus falcatus* — и цианобактерию *Anabaena variabilis* выращивали в режиме накопительного культивирования в монокультурах, двух- и трехвидовых поликультурах при различных начальных концентрациях азота и фосфора в среде. При анализе каждой из моделей (модели монокультур, двухвидовых поликультур и трехвидовых) найденные калибровкой параметры верифицировали по данным из других сред. Затем проводили сравнение модельной (с найденными параметрами) и экспериментальной динамик биомасс видов. Во всех случаях наблюдалось хорошее согласие данных. Параллельно с калибровкой и верификацией модели проводили проверку гипотезы о независимости параметров видов от состава сообщества. В результате анализа был сделан вывод о зависимости значений параметров видов от состава сообщества.

С разработанной имитационной моделью были проведены машинные эксперименты по выявлению влияния различных комбинаций азота и фосфора в среде на обилие видов в сообществе. На основе полученных результатов был сделан вывод о существовании реальной возможности управления структурой альгоценозов с помощью варьирования отношений концентраций биогенных элементов, в частности концентраций азота и фосфора. В ряде случаев возможно добиться увеличения относительного обилия желаемого вида путем создания в среде отношения азота к фосфору, близкого к отношению минимальных квот данного вида. Указания на существование таких оптимальных соотношений имеются в литературе ([Smith, 1982; Левич, 1989]; см. также разделы 9.4, 11.4 и П2.12.2). Однако, обнаруженная зависимость не абсолютна (она может проявляться в виде более или менее отчетливых тенденций, а может нивелироваться влиянием различных факторов). Поэтому, помимо отношения минимальных квот, необходимо учитывать и остальные характеристики видов, которые могут повлиять на конечное распределение относительных обилий видов в сообществе.

Приложение 2

ОБЗОР ПРИМЕНЕНИЙ ВАРИАЦИОННЫХ МЕТОДОВ В БИОЛОГИИ

Математическое моделирование биологических процессов — достаточно обширная область исследования и по выбору объектов моделирования, и по набору методов, и по спектру решаемых задач. В данном разделе внимание обращено на методы, основанные на экстремальных принципах биологии.

Модели каждого из методов, безусловно, обладают своими достоинствами и недостатками. Так, дифференциальные, или разностные, уравнения позволяют описывать динамику процессов в режиме реального времени, тогда как вариационные методы, как правило, предсказывают лишь конечное стационарное состояние сообщества. Но на пути имитаций с помощью уравнений возникают трудности как принципиального, так и технического характера. Принципиальная трудность состоит в том, что не существует систематических правил вывода самих уравнений. Процедуры их составления основываются на полумпирических закономерностях, правдоподобных рассуждениях, аналогиях и искусстве модельера. Технические трудности связаны с высокой размерностью задач по моделированию сообществ. Для существенно многовидовых сообществ, потребляющих многочисленные ресурсы, требуется подбор сотен коэффициентов и анализ систем из десятков уравнений. (Если изучается сообщество из w групп организмов, потребляющих m ресурсов, то соответствующая система дифференциальных уравнений должна содержать по крайней мере $w + mw + m$ уравнений с $2w + 4mw$ параметрами, требующими идентификации.) Обычные приемы снижения числа переменных — их агрегирование или учет только доминирующих групп организмов — непригодны во многих задачах экологии. С течением времени существенную роль начинают играть редкие и малочисленные виды, которые тем самым следует включать в число переменных на начальных этапах моделирования. Агрегация переменных может нивелировать результаты управления функционированием сообществ. При работе с системами из десятков и более дифференциальных уравнений оказывается, что проследить причинные связи (для отладки, исключения ошибок, интерпретаций) в системе уравнений так же сложно, как и в реальной экосистеме. В конце концов оказывается, что мы не можем узнать, чему обязаны полученными результатами: реальному положению вещей, ошибкам в исходных данных, недочетам алгоритма или

еще чему-либо. Модели, основанные на экстремальных принципах, как правило, преодолевают «проклятие размерности», но сохраняют произвол в выборе самих исходных принципов.

Согласно экстремальным принципам в реальности осуществляются лишь некоторые состояния системы, а именно, состояния с экстремальным значением числовой функции или функционала, называемых «целевой функцией», которая определяет развитие природной системы. Широкое применение экстремальные принципы получили в физике, механике, термодинамике, экономике, теории управления. В биологии вопрос о «целевой функции» стал более популярен с распространением эволюционного мышления в противовес статическому видению мира [Wilhelm, Brüggemann, 2000]. В настоящем обзоре достаточно подробно представлены следующие экстремальные принципы: принцип минимума общего осмотического давления [Schuster, Heinrich, 1991]; принцип максимальной общей скорости биохимической реакции [Wilhelm et al., 1994]; принцип минимизации поверхностной энергии в развитии эмбриона [Goel et al., 1986]; принцип оптимальной конструкции [Розен, 1969]; принцип максимума жизненного репродуктивного успеха особи [Терёхин, 2001; Teriokhin, 1998]; принцип максимальной биомассы потомства [Инсаров, 1975]; принцип выживания [Ханин, 1982]; принцип максимизации репродуктивных усилий [Zeide, 1991]; принцип максимальной неожиданности протекания эволюции [Евдокимов, 1999]. Представлены исследования в области определения оптимальной стратегии защиты организмов от патогенов [Shudo, Iwasa, 2002]. Описан вывод логистического уравнения роста популяции, основанный на требовании экстремальности функционала действия [Webb, 1995]. Представлено применение экстремальных принципов в биоэкономических моделях [Chaudhuri, 1986; Senina et al., 1999]. В работе содержится принцип стационарного состояния открытых систем [Приц, 1974]; принцип максимального разнообразия [Lurie et al., 1983]; принцип минимума потребления лимитирующего вещества [Паников, 1991]; принцип максимума мальтузианского параметра [Свирижев, 1991]; принцип максимума использованной энергии [Печуркин, 1982]; принцип максимального суммарного дыхания [Washida, 1995]. Описаны экстремальные свойства сообщества с горизонтальной структурой [Свирижев, Логофет, 1978]. В обзоре представлены пути решения задачи оптимального управления в моделировании агроэкосистем [Seppelt, 2000; Seppelt, Voinov, 2002]; возможности применения методов линейного программирования в оценке потоков биомассы экосистемы [Diffendorfer et al., 2001]. В основе так называемых моделей динамической структуры, представленных в работе, лежит максимизация скорости изменения общего потока энергии через систему, асценденции, эмергентности, эксергии, косвенных эффектов, индекса зрелости [Jørgensen, Mejer, 1982; Jørgensen et al., 1995; Patten, 1986; 1995; Pérez-España, Arreguin-Sánchez, 1999]. Использование термодинамики для реше-

ния проблем эволюции отражено в принципе наименьшей диссипации энергии и принципе наискорейшего спуска [Зотин, Зотин, 1999].

Обзор не претендует на полное освещение всех возможных применений экстремальных принципов в биологии и тем более на подробное описание, поэтому лишь перечислим еще некоторые из них: максимальное рассеяние энергии [Mauersberger, 1996; Schneider, Kay, 1994; Ulanowicz, Hannon, 1987], максимизация биомассы [Margalef, 1968], максимум устойчивости органического вещества [Whittaker, Woodwell, 1971].

Приведу несколько фактов из истории вариационных принципов [Голицин, Левич, 2004]. Мысль о том, что «природа действует простейшим образом» (И. Бернулли), т. е. «наиболее экономно», чрезвычайно стара и послужила источником многих научных идей и методических приемов. Сошлемся еще раз на И. Ньютона, который в своих «Началах» говорил, что не должно принимать в природе иных причин сверх тех, которые истинны и достаточны для объяснения явлений, что природа ничего не дает напрасно, а было бы напрасным совершать многим то, что может быть сделано меньшим, что природа проста и не роскошествует излишними причинами вещей. Эта мысль была источником не только методологии Ньютона, но и чисто физической идеи о равенстве тяжелой и инертной масс — идеи, имевшей столь далекие последствия в общей теории относительности.

Вскоре в математике и физике идея «экономии» в природе получила воплощение в развитии экстремальных принципов. Исторически первым таким принципом был «принцип Ферма» в геометрической оптике.

Еще Герон Александрийский выводил закон отражения света из принципа кратчайшего пути. Однако уже в случае преломления света этот принцип явно нарушался; поэтому П. Ферма предположил (1662 г.), что световой луч избирает не кратчайший путь, а путь наименьшего времени. Так был сформулирован первый экстремальный принцип, оставшийся неизбывным и по сей день: «Истинный путь светового луча отличается от всех возможных (мыслимых) путей тем, что время движения вдоль него минимально».

Вся геометрическая оптика заключена в этом принципе, как растение в зерне, и может быть получена из него путем методического развертывания с учетом конкретных условий движения света (плотность среды, наличие отражающих и преломляющих поверхностей и т. д.).

На этом примере можно видеть две основные черты, присущие всем экстремальным принципам: крайний лаконизм и простоту и в то же время крайне общий и универсальный характер. Зная принцип Ферма, можно рассчитать любую оптическую систему, не нуждаясь ни в каких других законах геометрической оптики — все они являются лишь следствием этого принципа.

Итак, содержание всякого экстремального принципа является утверждение о минимуме (или максимуме) некоторой величины. Расчет траек-

тории рассматривается как отыскание «истинного» пути среди всего множества возможных. Истинное движение отличается от всех возможных своей «оптимальностью», т. е. тем, что для него некоторая величина достигает минимума (или максимума). Таким образом, основная проблема состоит в том, чтобы найти минимизируемую величину, выяснить ее конструкцию. Не всегда это так просто сделать, как в оптике: механике пришлось бы ждать около ста лет, прежде чем соответствующая конструкция была бы найдена для нее.

15 апреля 1744 года П. Мопертюи представил Парижской Академии мемуар, в котором предлагал новый универсальный принцип механики — принцип наименьшего действия: истинное движение отличается от всех возможных тем, что для него величина действия наименьшая из возможных.

Само понятие действия — как произведения массы, скорости и пути — было введено еще Г. Лейбницем, причем ему, видимо, даже было известно, что в «истинных» движениях действие имеет всегда минимальное значение. Однако Лейбниц воздержался от формулировки какого-либо общего принципа, связанного с этим свойством действия. Мопертюи же провозгласил его наиболее общим законом природы. Законы движения и покоя, по мнению Мопертюи, выведенные из этого принципа, являются точно теми, которые наблюдаются в природе, и мы можем восхищаться результатами его применения ко всем явлениям: движение животных, произрастание растений, вращение светил являются только его следствиями.

Мемуар вызвал среди ученых того времени ожесточенную полемику, далеко выходящую за рамки механики. Главным предметом спора было: являются ли события, происходящие в мире, причинно обусловленными или они телеологически направляются неким высшим разумом посредством «конечных причин», т. е. целей? Сам Мопертюи подчеркивал и отстаивал телеологический характер своего принципа и прямо утверждал, что «экономия действия» в природе доказывает существование бога.

Последний тезис вызвал резкий отпор со стороны материалистически настроенных ученых и публицистов того времени (Д'Аламбер, Дарси, Вольтер). Дискуссия велась и по другим направлениям, в частности, критиковали определение действия, предложенное Мопертюи. Ряд авторов отрицал универсальный характер этого принципа, некоторые приводили примеры «истинных» движений, в которых действие не минимально, а наоборот, максимально. Вели споры и по вопросу о приоритете.

Л. Эйлер выступил в защиту приоритета Мопертюи, хотя сам сформулировал принцип наименьшего действия в более четкой и осторожной форме еще ранее него. Заслугой Мопертюи Эйлер считал универсальность его принципа; сам Эйлер рассматривал свой принцип лишь как средство решения некоторых задач механики.

Эйлер был первым, кто понял, что причинный и телеологический пути объяснения эквивалентны, хотя вначале он больше склонялся к телеологическим взглядам Мопертюи.

Окончательная формулировка принципа наименьшего действия, свободная от всякой «метафизики», принадлежит Ж. Лагранжу.

Лагранжа больше всего интересует формальная сторона механики и мало беспокоит физическое истолкование ее уравнений. В соответствии с этим он рассматривает минимизацию действия «не как метафизический принцип, а как простой и общий вывод из законов механики».

Если стихийное развитие научной теории направлено к определенному идеалу, то ученый, очевидно, сэкономит силы и время, если уяснит себе форму этого идеала и будет стремиться к нему сознательно. Особенно успешным может оказаться такой подход в тех областях знания, которые еще не обрели строгой теоретической формы.

Дальнейшее изложение следует работам П. В. Фурсовой, А. П. Левица и В. Л. Алексеева (2002, 2003).

П2.1. Принцип минимума общего осмотического давления

С. Шустер и Р. Гейнрих [Schuster, Heinrich, 1991] применяли метод условной экстремизации при изучении стационарного течения биохимических реакций. Они принимают, что общее осмотическое давление промежуточных продуктов в реакции можно записать в виде

$$\Omega = \sum_{i=1}^n g_i(x_i)x_i,$$

где x_i и g_i обозначают соответственно концентрацию и коэффициент осмотического давления i -того промежуточного продукта реакции (зависимость g_i только от x_i является упрощающим предположением). Естественно, что осмотическое давление в клетке не может превосходить некоторой критической величины. Поэтому авторы считают, что при стационарном течении реакции, при котором все x_i не зависят от времени, Ω должно принимать минимальное значение при ограничениях

$$\sum_{i=1}^n c_{ij} \ln x_i \leq \ln \hat{q}_j, \quad j = 1, \dots, r.$$

Здесь $\hat{q}_j, j = 1, \dots, r$ — некоторые равновесные константы реакции, c_{ij} — элементы стехиометрической матрицы реакционной системы. Ограничения — неравенства имеют смысл положительности скорости всех промежуточных реакций. Таким образом, при стационарном течении реакции,

концентрации промежуточных продуктов x_i , $i = \overline{1, n}$, находятся как решения следующей задачи

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^n g_i(x_i)x_i \rightarrow \min, \\ \sum_{i=1}^n c_{ij} \ln x_i \leq \ln \hat{q}_j, \quad j = 1, \dots, r. \end{cases} \quad (\text{П2.1})$$

В качестве примера С. Шустер и Р. Гейнрих рассматривают реакции метаболизма эритроцитов человека [Schuster, Heinrich, 1991]. Поскольку эти реакции довольно сложные, то авторы получают лишь общую качественную картину решения задачи (П2.1) в этом случае. Они отмечают, что эта картина согласуется с известными экспериментальными данными о метаболизме эритроцитов.

П2.2. Принцип максимальной общей скорости биохимической реакции

Еще одно приложение метода условной оптимизации к исследованию биохимических реакций демонстрируют Т. Вильгельм с соавторами [Wilhelm et al., 1994]. Они рассматривают биохимическую реакцию, состоящую из n элементарных шагов. Состояние реакции авторы характеризуют вектором $\vec{k} = (k_1; k_{-1}; k_2; k_{-2}; \dots; k_n; k_{-n})$, где $k_{i(-i)}$ — константа скорости прямой (обратной) реакции i -того шага, $i = \overline{1, n}$. Авторы вводят гипотезу, что при стационарном течении общая скорость реакции $v(\vec{k})$ должна быть максимальна при ограничениях на величину $k_{i(-i)}$ и при фиксированной константе равновесия реакции $\tilde{q} = \prod_{i=1}^n \frac{k_i}{k_{-i}}$. Таким образом, для описания стационарного течения реакции авторы используют экстремальную задачу

$$\begin{cases} v(\vec{k}) \rightarrow \max, \\ 0 \leq k_{i(-i)} \leq k_{i(-i), \max}, \\ \prod_{i=1}^n \frac{k_i}{k_{-i}} = \tilde{q}. \end{cases} \quad (\text{П2.2})$$

здесь $k_{i(-i), \max}$ и \tilde{q} предполагаются известными параметрами задачи.

Авторы рассматривают несколько конкретных примеров, для которых результаты решения (П2.2) согласуются с экспериментальными данными.

П2.3. Принцип минимизации поверхностной энергии в развитии эмбриона

Н. Гоэл с соавторами [Goel et al., 1986] при помощи задачи на условный экстремум изучают один из ранних этапов развития эмбриона млекопитающих — процесс перехода между ранней и поздней морулой. Этот переход достаточно хорошо изучен. Он включает 4 этапа: клеточное деление, компактификацию, периферическое склеивание и появление внутренних клеток (интернализация). Компактификация состоит в том, что контактирующие части поверхностей клеток, возникших после деления и имеющих форму сфер, увеличиваются до такого состояния, что все внутриклеточное пространство, необходимо существующее между близко упакованными сферами, удаляется (путем индивидуальных деформаций первоначально сферических клеток), в то время как целый эмбрион приобретает сферическую форму. При этом компактификация идет именно до такого состояния, когда эмбрион приобретает форму сферы, и не далее.

Для объяснения компактификации и интернализации авторы предлагают гипотезу, что клеточная конфигурация строится таким образом, что она минимизирует поверхностную энергию F_n (n — число клеток в конфигурации) при условии фиксированного общего объема. Таким образом, получается задача на условный экстремум:

$$\begin{cases} F_n(\alpha) = \sum_{i=1}^n c_i + \alpha \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n D_{ij} \rightarrow \min; \\ V = V_0. \end{cases} \quad (\text{П2.3})$$

В выражении для поверхностной энергии $F_n(\alpha)$ в (П2.3) c_i — площадь поверхности стенок i -той клетки, находящихся в контакте только с окружающей средой (и не имеющих точек касания с другими клетками) и D_{ij} — общая площадь стенок i -той и j -той клеток, V — объем. Параметр α задается как некий весовой фактор для межклеточных поверхностей, отличающий их от стенок клеток, имеющих контакты только с внешней средой (для таких стенок параметр α считается равным единице).

Задача (П2.3) сложна для аналитического решения. Поэтому авторы пытались решить ее численно для случая плоских (двухмерных) клеток и для некоторых специальных случаев трехмерных клеток [Lewis et al., 1988]. Оказывается, что при $\alpha = 1,8$ минимум в (П2.3) реализует конфигурация, при которой все клетки имеют форму кругов (или сфер) и каждая касается соседей только в одной точке, а при $\alpha = 0,2$ минимум в (П2.3) реализует конфигурация, при которой каждая клетка деформируется таким образом, что внутриклеточные пространства исчезают, а вся совокупность клеток приобретает форму сферы (круга в двухмерном случае). Таким об-

разом, по мнению авторов, процесс компактификации можно описать путем уменьшения α в (3) с 2 до 0. (Физический механизм этого уменьшения авторы трактуют, связывая α с концентрацией ионов Ca^{2+} в окружающей эмбрион среде. Из экспериментальных наблюдений известно, что при компактификации эта концентрация уменьшается.)

Другим важным результатом численного исследования (П2.3) оказывается тот факт, что при достаточно большом числе клеток n конфигурация с внутренними клетками имеет меньшую энергию $F_n(\alpha)$, чем конфигурация без них (независимо от α). По мнению авторов, это может служить возможным объяснением интернализации.

Таким образом, по мнению авторов, модель (П2.3) достаточно адекватно описывает некоторые сложные процессы происходящие при развитии эмбриона млекопитающих.

П2.4. Принцип оптимальной конструкции

Вопрос об оптимальности в биологии подробно изучался Р. Розеном [Розен, 1969]. Основой для его рассуждений является естественный отбор, в результате которого живые организмы приобретают признаки, оптимальные для данных условий, т. е. такие, которые не скажутся отрицательно на их способности конкурировать с соперниками. Основная гипотеза заключается в том, что организмы, обладающие биологической структурой, оптимальной в отношении естественного отбора, оптимальны также и в том смысле, что они минимизируют некоторую оценочную функцию (принцип оптимальной конструкции). Эта функция определяется исходя из основных характеристик окружающей среды.

Одним из приложений принципа оптимальной конструкции является моделирование кровеносной системы. Рассмотрена задача нахождения оптимального угла отклонения боковой ветви от основного ствола. Радиусы ствола и ответвления считаются известными: r_0 и r_1 . В качестве оценочной функции выбирается сопротивление кровеносной системы, которое согласно принципу оптимальности должно быть минимальным (участок АДС на рис. П2.1).

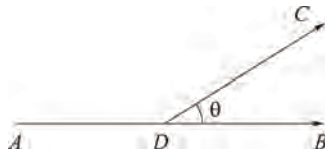


Рис. П2.1. Отхождение бокового сосуда от основного ствола. θ — угол ответвления

Зависимость полного сопротивления R_T участка АДС от угла отклонения θ выглядит следующим образом:

$$R_T(\theta) = \text{const} + k\lambda_0 \left(\frac{\text{cosec}\theta}{r_1^4} - \frac{\text{ctg}\theta}{r_0^4} \right),$$

где k — коэффициент пропорциональности, зависящий от вязкости и плотности жидкости; λ_0 — длина отрезка СВ.

Дифференцирование функции $R_T(\theta)$ по θ и приравнивание результата нулю дает оптимальное значение угла:

$$\theta_{\min} = \arccos(r_1^4/r_0^4).$$

Следующим шагом является рассмотрение разветвления сосудов (рис. П2.2). Оценочной функцией здесь выступает мощность, рассеиваемая при движении жидкости:

$$P_T = f^2 R_T + KV,$$

где f — поток жидкости; K — постоянный коэффициент пропорциональности; R_T — полное сопротивление; V — объем изучаемого участка.

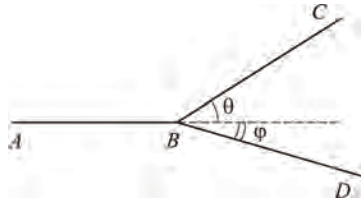


Рис. П2.2. Разветвление сосудов

Полученные оптимальные значения углов разветвления сравнивали с реальными углами системы кровеносных сосудов кошки и получили хорошие совпадения.

Развитие описанных методов позволяет найти оптимальный радиус отходящей ветви, радиус аорты, а также общее число капилляров в предположении, что каждый сосуд (кроме аорты) образуется в результате разветвления более крупного сосуда. Полученные результаты хорошо совпадают с эмпирическими данными.

На основании принципа оптимальной конструкции Р. Розеном также была высказана гипотеза о том, что аллометрические соотношения, имеющие место в живой природе, могут быть выведены из условия минимизации некоторого функционала, и показывается, как эта гипотеза может объяснить теорию трансформации д'Арси Томпсона.

П2.5. Оптимальная жизненная стратегия распределения энергетических ресурсов индивида

П.2.5.1. Принцип максимума жизненного репродуктивного успеха особи

Методы вариационного исчисления применяются в эволюционной экологии. Оптимизационный подход основан на предположении, что в процессе эволюции вида при заданных внешних условиях и физиологических ограничениях оптимизируется удельная скорость роста популяции, которая выступает в качестве критерия дарвиновской приспособленности. Это позволяет формулировать задачу эволюционной оптимизации жизненного цикла в терминах математической теории оптимального управления как задачу нахождения оптимальных жизненных стратегий распределения энергетических ресурсов индивида между ростом, размножением, добыванием пищи, защитой от неблагоприятных влияний внешней среды и репарацией (вклад энергии в репарацию означает вклад в «будущее выживание») [Терехин, 2001].

Общая оптимизационная задача выглядит следующим образом [Terikhin, 1998]:

$$\left\{ \begin{array}{l} R_0 = \int_0^T u(t)l(t)dt \rightarrow \max, \\ \frac{dl}{dt} = -d(t)l(t), \quad l(0) = 1, \\ d(t) = a + bt + p(t) + q(t), \\ p(t) = \frac{c}{v(t)}, \\ \frac{dq}{dt} = \frac{d}{w(t)}, \quad q(0) = 0, \\ u(t) + v(t) + w(t) = 1. \end{array} \right.$$

Здесь $u(t)$ — часть энергии, затраченная на воспроизведение; $l(t)$ — функция выживания; $d(t)$ — смертность, включающая четыре компоненты: две контролируемые и две неконтролируемые индивидом; a — постоянная часть неконтролируемой (внешней) смертности; bt — неконтролируемая смертность, возрастающая с возрастом со скоростью b ; $p(t)$ — текущий уровень смертности, регулируемый вкладом энергии $v(t)$, направленной на выживание; $c \geq 0$, $c = \text{const}$; $q(t)$ — скорость старения, контролируемая вкладом энергии в репарацию $w(t)$. Последнее равенство означает, что никакие другие нужды организма, кроме воспроизводства, выживания и репарации, не включаются в модель.

Целевым функционалом является жизненный репродуктивный успех особи. Этот функционал применим в тех случаях, когда численность популяции меняется не слишком быстро, иначе правильнее было бы использовать удельную скорость роста численности популяции μ , получаемую из уравнения Эйлера–Лотки $1 = \int_0^T e^{-\mu t} u(t) l(t) dt$ [Терехин, 2001]. Однако рас-

сматривая множитель $e^{-\mu t}$ как часть выживания, можно считать, что оптимизация удельной скорости μ эквивалентна оптимизации R_0 в присутствии дополнительной константы внешней смертности μ [Teriokhin, 1998].

Изучение модели идет по пути рассмотрения частных случаев. Задача о распределении энергии между воспроизведением и выживанием описывается исходной системой при условии, что $w(t) \equiv 0$. Вариационная задача решается применением принципа максимума Понтрягина. Оптимальная стратегия задается выражением $u(t) = 1 - \sqrt{c x(t)}$, где функция $x(t)$ — решение уравнения

$$\frac{dx}{dt} = 2\sqrt{c x(t)} + (a + bt)x(t) - 1, \quad x(T) = 0.$$

Численные решения этих уравнений позволяют наблюдать зависимость стратегии от параметров.

Предположение о неопределенности максимальной продолжительности жизни T ($T = \infty$) и постоянстве $u(t) \equiv U$ дает оптимальное значение

$$U = 0,5 \text{ (при } a = b = d = 0); \quad U = (1 + c/a) \left(1 - \sqrt{\frac{c/a}{1 + c/a}} \right) \text{ (при } b = d = 0).$$

Условие $v(t) \equiv 0$ означает распределение затрат энергии между воспроизведением и репарацией. В этом случае гамильтониан выглядит следующим образом:

$$H(l, q, u, t) = u(t)l(t) - x(t)d(t)l(t) + y(t)\frac{d}{1 - u(t)},$$

где

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial l}, & x(T) &= 0, \\ \frac{dy}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial q} = l(t)x(t), & y(T) &= 0. \end{aligned}$$

Для нахождения оптимальной стратегии необходимо решить четыре дифференциальных уравнения, что можно сделать только численными методами. Другой путь — дискретизация задачи и применение динамическо-

го программирования, последнее позволяет построить графики зависимости u от t и q , q от t для разных наборов параметров a , b , c .

Важным результатом решения этой частной задачи является получение увеличения скорости смертности с возрастом. Данная зависимость хорошо согласуется (по крайней мере качественно) с реальными наблюдениями. Обычно ускоренный рост интенсивности смертности с возрастом описывается уравнением Гомпертца–Макехама $d(t) = \alpha e^{\beta t} + \gamma$ (α , β , γ — неотрицательные константы; t — возраст) или уравнением Вейбулла (показательный рост). Получение же такой зависимости из вариационной задачи позволяет объяснить ее требованием эволюционной оптимальности, а именно необходимостью увеличения с возрастом трат энергии на размножение за счет уменьшения трат на репарацию [Терехин, 2001; Teriokhin, 1998].

Задача о распределении энергии между выживанием и репарацией также решается с помощью динамического программирования.

П.2.5.2. Принцип максимальной биомассы потомства

Другой аспект изучения распределения организмом энергетических затрат на рост и размножение заключается в попытке объяснить общую закономерность развития многих животных и растений, которая состоит в том, что размножение начинается тогда, когда рост в основном закончен [Инсаров, 1975]. Предлагается следующий экстремальный принцип: в онтогенезе комбинация между тратами на рост и размножение, оптимальная в отношении естественного отбора организмов, такова, что биомасса потомства одной особи за все время ее жизни достигает максимума. Для формализации этого принципа вводят обозначения: $M(t)$ — масса ассимиляционного аппарата организма в зависимости от времени t ($0 \leq t \leq T$); $\varphi(t)$ — доля $M(t)$, идущая на рост самого организма, $0 \leq \varphi(t) \leq 1$; $\psi(t)$ — средняя вероятность того, что организм доживет до момента времени t , $\psi(0) = 1$, $\psi(T) = 0$.

Предполагается, что за время жизни организм не расходует все свои ресурсы только на рост ($\int_0^T \varphi(t) dt = A < T$), и все, что не тратится на рост, идет на размножение ($1 - \varphi(t)$ — доля $M(t)$, расходуемая на размножение). Функция $f(t)$ считается известной и является коэффициентом пропорциональности между приростом $M(t)$ в константной среде и $(dM(t) = f(t)\varphi(t)M(t)dt)$.

Учитывая принятые обозначения, можно записать выражение для массы ассимилятов, потраченной средним организмом на размножение:

$$F(\varphi) = \int_0^T [1 - \varphi(t)] M(0) \exp\left(\int_0^t f(\xi)\varphi(\xi) d\xi\right) \Psi(t) dt.$$

Итак, задача состоит в следующем: найти такую функцию $\varphi_0(t)$, что $F(\varphi_0) = \sup_{\{\varphi\}} F(\varphi)$, причем множество $\{\varphi\}$ — множество кусочно-непрерывных функций $\varphi(t)$, таких, что $0 \leq \varphi(t) \leq 1$ для всех t . Предположение о том, что организм, «управляемый» функцией $\varphi_0(t)$, обладает максимальной биомассой потомства, делается на основе тесной связи величины $F(\varphi)$ и биомассы потомства.

Решение $\varphi_0(t)$ является ступенчатой функцией, принимающей значения 0 и 1, причем если $\varphi_0(t) = 0$ при $0 \leq t \leq b_1$ (b_1 — первая точка переключения функции $\varphi_0(t)$), то такая функция $\varphi_0(t)$ есть «постороннее» решение, которому не соответствует никакой организм (иначе первое накопление биомассы наступило бы после размножения). Биологический смысл указанного решения заключается в том, что в каждый момент времени организм тратит все ресурсы либо на рост, либо на размножение.

По мнению авторов модели, наиболее адекватно с помощью принципа оптимальности могут быть описаны рост и размножение некоторых растений, в частности однолетних деревьев, некоторых ракообразных и теплокровных животных, а различные несоответствия в описании развития организмов могут быть объяснены неучтенностью влияния изменения внешней среды, инерцией роста и другими причинами.

Основной результат заключается в том, что тенденция резкого разделения во времени роста и размножения выведена из принципа оптимальности.

П2.6. Оптимальная стратегия защиты индивида от патогенов

Для противостояния болезни организм использует различные пути: например, некоторые защитные белки он начинает синтезировать после вторжения инфекции, а другие — производит заранее и хранит в пассивном состоянии, пока не возникнет необходимость их активации [Shudo, Iwasa, 2002]. В каком количестве организму необходимо хранить, активировать и синтезировать новые белки? Для ответа на этот вопрос авторы исследования Э. Шудо и Й. Иваши присвоили ценовой коэффициент каждой из этих трех видов активности организма и предложили считать стратегию защиты оптимальной при минимальных затратах на ее осуществление. Математическая формализация задачи имеет вид

$$\phi = \min_{x \geq 0} [A],$$

$$A \equiv (c_p + c_s)x + q \int_{\substack{0 \leq y \leq x \\ z \geq 0}} \min[B] p(n_0) dn_0,$$

$$B \equiv c_h y + (c_p + c_h)z + w \int_0^{\infty} N(t) dt.$$

В выражениях приняты следующие обозначения: ϕ — общая цена; c_p, c_h, c_s — ценовой коэффициент синтеза, активации и хранения белка соответственно; x, y, z — количество запасенного, активированного и синтезированного белка соответственно; n_0 — количество патогенов в начале болезни (заранее неизвестно организму); w — токсичность единицы патогена; q — вероятность инфицирования, $p(n_0)$ — вероятностное распределение количества патогенов (с вероятностью, равной $1-q$, заражения не произойдет и запасы окажутся напрасными). Количество патогенов $N(t)$ с момента попадания в организм удовлетворяет уравнению

$$\frac{dN(t)}{dt} = \begin{cases} (r - ay)N(t), & \text{если } 0 \leq t \leq L, \\ (r - a(y + z))N(t), & \text{если } t \geq L. \end{cases}$$

Здесь параметр a обозначает эффективность единицы защитного белка, параметр L — время, необходимое для синтеза новых белков, r — скорость роста патогена.

Задача решается в два этапа. Сначала находятся оптимальные уровни активированных y и синтезированных белков z при фиксированном уровне запасов x . Затем, исходя из вероятностного распределения $p(n_0)$, рассчитывается оптимальный уровень хранения защитных белков, обеспечивающий организму минимальные затраты.

В работе подробно изучается зависимость решения от величин параметров модели, описаны возможные варианты стратегии защиты организма от болезней.

П2.7. Принцип выживания

В качестве критерия оптимальности предлагается использовать принцип выживания, полагая, что в диаде выживание – приспособленность первичным является выживание [Ханин, 1982].

Пусть динамику экосистемы, в которую входит рассматриваемый вид, адекватно описывает система уравнений с неизвестными численностями особей всех элементов экосистемы. В качестве параметров уравнений выступают экологические условия, а также структурно-функциональные параметры особей всех элементов экосистемы. Выделяют s -ую популяцию и некоторый структурный или функциональный параметр α_{s_e} этой популяции. Делают предположение о том, что популяция состоит из двух подпопуляций, различающихся величиной фенотипического параметра. Пусть $x_s^{(1)}, x_s^{(2)}, \alpha_{s_e}^{(1)}, \alpha_{s_e}^{(2)}$ — численности и величины фенотипического параметра двух подпопуляций.

Исследование динамической системы, в которую внесены соответствующие изменения, учитывающие различия фенотипического параметра

у особей s -ой популяции, позволяет анализировать асимптотические свойства численностей подпопуляций. Один из возможных вариантов поведения — вытеснение второй подпопуляции первой (фенотипический параметр $\alpha_{s_e}^{(1)}$ имеет селективное преимущество по сравнению с параметром $\alpha_{s_e}^{(2)}$ в заданных экологических условиях). Математически этот вариант описывается выражениями

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_s^{(1)} > 0, \lim_{t \rightarrow \infty} x_s^{(2)} = 0.$$

Оптимальной с точки зрения выживания величиной фенотипического параметра $\alpha_{s_e}^{(1)} = \alpha_{s_e}^*$ является такая величина, при которой для любого отличного от этого значения параметра $\alpha_{s_e}^{(2)} \neq \alpha_{s_e}^*$ выполняются условия $\lim_{t \rightarrow \infty} x_s^{(1)} > 0, \lim_{t \rightarrow \infty} x_s^{(2)} = 0$.

Причем они верны при произвольных начальных условиях. С оптимальной величиной, удовлетворяющей критерию, следует сопоставлять среднее значение фенотипического параметра.

Необходимо отметить, что если популяция не обладает оптимальным значением параметра, то это не значит, что она элиминируется из биоценоза. Однородная популяция может стабильно существовать при любом значении структурно-функционального параметра α_{s_e} , относящемся к области, соответствующей условию стабильного существования популяции, в частности, и при значении, не равном оптимальному $\alpha_{s_e}^*$. Оптимальное же значение устанавливается в результате конкуренции особей с различными значениями рассматриваемого структурно-фенотипического параметра. Именно вследствие этой конкуренции особи с неоптимальными значениями параметра $\alpha_{s_e} \neq \alpha_{s_e}^*$ элиминируются [Ханин и соавт., 1978].

Применение общего критерия оптимальности возможно путем численного интегрирования уравнений динамики экосистемы при различных величинах рассматриваемого фенотипического параметра. Также возможно применение частных критериев оптимальности, справедливых в конкретных случаях и следующих из общего критерия. Используя критерий отбора, необходимо учитывать ограничения, вытекающие из физико-химических или биологических закономерностей процесса.

В ряде исследований в качестве критерия оптимальности выступало требование максимума относительной скорости роста численности популяции:

$$k = \frac{d \ln x}{dt} = \max.$$

Этот критерий может быть применен для определения оптимальных величин структурно-функциональных параметров, если относительная

скорость роста численности представлена в виде функции этих параметров. Причем если рассматриваемый параметр не зависит от возраста особи, то задача нахождения оптимального значения сводится к отысканию параметра, соответствующего максимуму относительной скорости роста; если же рассматриваемый параметр зависит от возраста, то искомая оптимальная зависимость может быть определена путем решения соответствующей вариационной задачи [Ханин и соавт., 1978].

Общий критерий оптимальности применяли к исследованию популяций лосей в лесном биоценозе. Оптимизируемыми параметрами были начальный вес новорожденных и рождаемость. Кроме того, из общего критерия оптимальности выводили требование максимума относительной скорости роста популяции, а затем на основании этого требования оптимизировали функцию роста, определяющую зависимость веса тела особи от возраста. Сравнение теоретических величин, полученных для лосей, и соответствующих биологических данных свидетельствовали об их хорошем согласии.

В теории оптимальных биологических процессов применимы более простые критерии, например, определяющие оптимальность структурно-функциональных параметров органов и систем, роль которых в организме сводится к выполнению определенных функций. Критерием оптимальности такого органа является условие минимума его потребностей при условии выполнения этим органом заданных функций:

$$P_{op} = P_n + P_f = \min, \quad (П2.4)$$

где P_{op} — потребности органа; P_n — потребление пищи в единицу времени, связанное с поддержанием жизненного органа, не несущего функциональную нагрузку; P_f — потребление пищи в единицу времени, связанное с осуществлением органом его функций в организме. Использование критерия (П2.4) требует учитывать условия, определяющие функции, выполняемые органом или системой.

Критерий, определяющий оптимальные функциональные параметры, имеет вид $P_f = \min$. Здесь необходимо сформулировать дополнительные условия, определяющие функции органа.

Если определяющей является энергетическая деятельность органа, то критерий оптимальности может быть сформулирован в виде $\sum_{i=1}^N W_i = \min$, где W_i — мощность, потребляемая i -тым органом.

Авторами цитируемой работы представлено применение общего критерия отбора для определения оптимального в эволюционном смысле начального веса новорожденных (на примере данных биологических исследований для популяции лосей); энергетического критерия оптимально-

сти (П2.4) для определения функционального состояния системы транспорта кислорода при физической нагрузке и при ее отсутствии, а также для нахождения энергетически оптимальной концентрации эритроцитов в крови, парциального давления в артериальной и венозной крови, определения оптимальных функциональных параметров системы внешнего дыхания и др.

П2.8. Принцип максимизации репродуктивных усилий

В качестве общего критерия экологического моделирования предлагается использовать максимизирование репродуктивных усилий [Zeide, 1991]. Рост растительности и все другие процессы должны быть представлены в модели как путь к максимизации усилий направленных на воспроизводство. Вместо простого описания роста или смерти, любой процесс, происходящий в лесу, должен рассматриваться как вклад в конечную цель жизни дерева. Акцентирование внимания на максимизации репродуктивных усилий не обязательно усложняет модель, поскольку для их определения не требуется подсчета каждого семени. Затраты на воспроизведение потомства эквивалентны разнице между усилиями, затраченными на рост, и отдачей в форме ассимиляции. Параметры модели подбираются так, чтобы максимизировать эту разницу.

Результат такого подхода часто оказывается неожиданным. Так, например, рост обычно изображается гладкой кривой, дифференцируемой в каждой точке. Эта гладкость скрывает излом, являющийся индикатором начала репродукции. Как было доказано математически, в предсказуемой среде максимум репродуктивных усилий достигается только с полным переключением от вегетативного роста к производству семян. Недостаточная предсказуемость среды сглаживает переход.

Когда рост рассматривается как путь к максимизации репродуктивных усилий, кривая роста может обеспечить гораздо больше информации, в частности, она может обнаружить интенсивность конкуренции, ответственную за время переключения, ожидаемое время жизни и степень предсказуемости среды.

П2.9. Принцип максимальной неожиданности протекания эволюции

Один из путей исследования динамики популяций — изучение «дарвиновских систем», описывающих динамику естественного отбора в биологических популяциях. Одним из исследователей этих объектов является Е. В. Евдокимов, в работе которого приведено определение и способ описания дарвиновских систем по М. Эйгену [Евдокимов, 1999]. Дарвиновские системы (ДС) являются открытыми системами, состоящими из само-

копирующихся с небольшим количеством ошибок единиц различных видов, использующих для своего размножения вещество и свободную энергию поступающих извне питательных компонентов. Обязательными ограничениями являются либо постоянство суммарной организации системы, либо постоянство потоков. Для описания ДС используют дифференциальное уравнение

$$\dot{x}_i = x_i (A_i Q_i - \Delta_i) + \sum_{j \neq i}^w u_{ij} x_j - F_i, \quad (\text{П2.5})$$

которое можно свести к достаточно простому виду

$$\dot{y}_i = y_i (\mu_i(s) - D), \quad (\text{П2.6})$$

где $i, j = 1, \dots, w$ ($w = \text{const}$) — число квазивидов в системе, $s = (s^1, \dots, s^m)$ — концентрации питательных компонентов, $\mu_i(s)$ — удельная скорость размножения i -того квазивида, D — скорость протока в системе.

В зависимости от наложенных ограничений различают ДС с постоянной организацией (ДСПО), у которых сумма $\sum_{i=1}^w y_i$ и концентрация s постоянны, и ДС с постоянным протоком (ДСПП), характеризующиеся условием $D = \text{const}$.

Изучению ДС посвящено много работ, однако при экспериментальных исследованиях возникает проблема неполноты их описания с помощью систем (П2.5 и П2.6) из-за практической труднодоступности информации на микроуровне [Евдокимов, 1999]. Чтобы избежать подобных трудностей, была предпринята попытка использовать формализм Джейнса. В своей работе Е. В. Евдокимов предложил модификацию этого метода: «в соответствии с общим подходом потребуем, чтобы процесс эволюции ДС протекал наименее неожиданным способом» (принцип минимальной неожиданности протекания эволюции). В качестве целевой функции используется функция неожиданности эволюции ДС:

$$I(P_i(t)/P_{i0}) = \sum_{i=1}^w P_i(t) \log(P_i(t)/P_{i0}),$$

где $P_i(t) = P_{\mu}(\mu = \mu_i, t)$, $\sum_{i=1}^w P_i$, $i = \overline{1, w}$, — вероятность того, что случайно выбранная в момент t особь имеет мальтузианский параметр μ_i ; $P_{i0} = P_i(t)|_{t=0} = y_i / \sum_{k=1}^w y_{k0}$, значения y_{k0} задаются экспериментально.

Итак, вариационная задача формулируется следующим образом:

$$\begin{cases} I(P_i(t)/P_{i0}) \rightarrow \min, \\ \delta[I(P_i(t)/P_{i0})] = 0. \end{cases}$$

Решение было получено методом неопределенных множителей Лагранжа

$$P_i(t) = \frac{P_{i0} e^{\lambda_i t}}{\sum_{k=1}^w P_{k0} e^{\lambda_k t}},$$

причем оно соответствует решению системы уравнений (П2.6).

Большое значение имеет множитель Лагранжа $\lambda_0 = \log \sum_{i=1}^w P_{i0} e^{\lambda_i t}$, поскольку, придавая ему информационный смысл, можно получить «основную теорему естественного отбора» Фишера

$$\frac{d \langle \mu \rangle}{dt} = \sigma_{\mu}^2.$$

Другое важное следствие состоит в том, что множитель λ_0 с точностью до коэффициента пропорциональности равен среднему по популяции числу поколений.

При рассмотрении энергетических трат на эволюцию было получено, что множитель λ_0 пропорционален энергопотреблению популяции.

Таким образом, исходя из эвристического принципа минимальной неожиданности протекания эволюционного процесса, Е. В. Евдокимов получил результаты, «описывающие динамику отбора в дарвиновских системах, которые полностью идентичны уравнениям, выводимым из кинетики размножения и конкуренции саморедуцируемых единиц на микроуровне», а множители Лагранжа, используемые для решения вариационной задачи, имеют биологический смысл и прогностическую ценность.

П2.10. Логистическое уравнение как экстремаль функционала действия

Один из способов применения целевой функции состоит в формулировании общего утверждения относительно поведения системы. Хорошо известные экстремальные принципы относятся к этому случаю. Самый известный из них — принцип Гамильтона, согласно которому каждая механическая система ведет себя так, чтобы действие (интеграл по времени от функции Лагранжа) было минимальным. В экологии предпринимались попытки использования этого подхода для получения уравнения роста популяции, точнее, рассматривалась обратная задача: записать действие, которое приведет к специальному уравнению роста. Одна из наиболее удачных попыток разрешить эту задачу, предложенная М. Гатто с соавторами [Gatto et al., 1988a, b], представлена в работе Дж. Вебба [Webb, 1995].

В качестве функционала действия, который приведет к логистическому уравнению роста популяции численности n , было рассмотрено следующее выражение:

$$S = \int dt \left[\frac{1}{2} \left(\frac{\dot{n}}{n} \right)^2 + \frac{1}{2} r^2 \left(1 - \frac{n}{k} \right)^2 \right].$$

Для упрощения вычисления была сделана замена переменных:

$$\begin{cases} S = \int dt \left[\frac{1}{2} \dot{x}^2 - V(x) \right], & x = \ln \left(\frac{n}{k} \right), \\ V(x) = -\frac{1}{2} r^2 (1 - e^x)^2. \end{cases} \quad (\text{П2.7})$$

Согласно вариационному принципу уравнение эволюции $x(t)$ задается требованием экстремальности действия, т.е. $dS = 0$. После необходимых вычислений было получено динамическое уравнение

$$\ddot{x} = -r^2 e^x (1 - e^x). \quad (\text{П2.8})$$

Чтобы сравнить этот результат с логистическим уравнением $\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{k} \right)$, его переписали в переменных $x = \ln \left(\frac{n}{k} \right)$: $\dot{x} = r(1 - e^x)$, и продифференцировали: $\ddot{x} = -r^2 e^x (1 - e^x)$. Полученное совпадение показывает, что любое решение логистического уравнения является решением динамического уравнения, выведенного из функционала действия. Однако не любое решение уравнения (П2.8) является решением логистического уравнения. Для выявления взаимосвязи между данными уравнениями было проведено исследование полученного уравнения эволюции. После некоторых преобразований и интегрирования было получено выражение

$$\frac{1}{2} \left(\frac{\dot{n}}{n} \right)^2 - \frac{r^2}{2} \left(1 - \frac{n}{k} \right)^2 = R, \quad R = \text{const}.$$

Уравнение эволюции характеризуется константой R : при $R > 0$ популяция неограниченно растет, при $R < 0$ популяция достигает максимального значения, а затем уменьшается до 0. Значение $R = 0$ приводит к логистическому уравнению, тем самым показывая, что логистический рост — это особый случай равновесия между неограниченным ростом и затуханием.

В работе также был рассмотрен вопрос об интерпретации введенного таким образом «биологического» действия. Описание в терминах кинетической и потенциальной энергии неприемлемо, поскольку ведет к неизменности общей энергии системы (экологические системы обычно подразумеваются открытыми). По аналогии с физикой, где действие разделено на свободное движение и взаимодействие, предлагалось рассматривать

действие (П2.7) как сумму члена, описывающего популяцию, которая не подвержена помехам в росте, и члена $V(x)$, описывающего внешнее влияние среды на популяцию. Однако подобная интерпретация хорошо описывает лишь случай $V(x) = 0$, когда применение вариационного принципа приводит к уравнению экспоненциального роста. Сам М. Гатто и его соавторы описывали действие как цену роста.

По мнению Дж. Вебба, применение вариационного принципа позволяет сместить акцент с поведения системы на факторы, которые его определяют, а также делает возможным разделение внутреннего поведения популяции и эффектов внешней среды.

П2.11. Дифференциальные уравнения и принцип максимума Понтрягина в биоэкономической модели

Рассматривается простая модель вылова двух конкурирующих видов рыб, подчиняющихся закону логистического роста [Chaudhuri, 1986]. Система уравнений, описывающая данную ситуацию, записывается следующим образом:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \alpha x y - q_1 E x, \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{L} \right) - \beta x y - q_2 E y. \end{cases}$$

Здесь r, s представляют собой экологический потенциал, K, L — пропускные способности двух видов, члены $-\alpha x y$ и $-\beta x y$ отражают борьбу за общий ресурс, q_1 и q_2 — коэффициенты вылова видов и E — усилия, затраченные на их совместный вылов. Предполагается, что существует внешний ресурс, поддерживающий каждый вид.

В работе исследуют состояние экологического равновесия, динамику поведения, а также оптимальную стратегию вылова. Чистый доход в любой момент времени определяется формулой

$$P(x, y, E) = p_1 q_1 x E + p_2 q_2 y E - C E,$$

где C — цена рыбной ловли, пропорциональная усилиям. Предлагается максимизировать общий дисконтированный доход для $t \geq 0$:

$$J = \int_0^{\infty} P(x, y, E, t) e^{-\delta t} dt,$$

δ — мгновенная годовая скорость дисконтирования. Применяя принцип максимума Понтрягина, максимизируется функционал:

$$J = \int_0^{\infty} (p_1 q_1 x + p_2 q_2 y - C) E(t) e^{-\delta t} dt.$$

Были найдены оптимальные равновесные величины популяций, которые ведут к ситуации, когда общая цена улова на единицу усилий равна дисконтированной величине будущей цены. Согласно полученным результатам при бесконечно большом значении мгновенной годовой скорости дисконтирования δ рыбный промысел должен быть закрыт ввиду полного рассеяния приносимого им дохода, а значение $\delta=0$ ведет к максимуму дохода, непрерывно получаемого от вылова. Однако существование такой биоэкономической стабильности зависит от трофической интенсивности обих видов и неизбежно влечет за собой самоограничение видов.

Проблема оптимального промысла хамсы (N) и кильки (K) в Азовском море исследовалась в работе И. Сениной с соавторами [Senina et al., 1999]. Авторы решали задачу отыскания таких параметров вылова (h_N, h_K), которые позволили бы получить максимальную прибыль $C_{NK} = C_N + C_K$ при условии минимального риска $P_{NK} = P_N + P_K - P_N P_K$ сокращения численности популяций ниже критического уровня. Улов каждого вида, усредненный по временному интервалу имитации T , задается выражениями

$$C_N = \frac{m_N h_N}{T} \sum_{i=1}^T (p_N N_i^t + q_N N_2^t),$$

$$C_K = \frac{m_K h_K}{T} \sum_{i=1}^T (p_K K_1^t + q_K K_2^t).$$

Популяции хамсы и кильки поделены на две возрастные группы (1,2). Рекуррентные соотношения между численностями каждой группы в год t ($N_i^t, K_i^t, i=1,2$) и год $t+1$ зависят от меж- и внутривидовой конкуренции, ежегодного вылова, солёности и потоков впадающих рек. Масса особей обозначена символами m_N и m_K . Доли выживших представителей каждой из групп — p_N, p_K, q_N, q_K .

Оптимальное решение в работе представлено в виде так называемых диаграмм Парето. Авторы отмечают тот факт, что текущая политика рыбного промысла довольно близка к оптимальной.

П2.12. Максимизация функции энтропии

Эффективное применение вариационных принципов в статистической физике и теории информации в виде условной максимизации функции энтропии для характеристики стационарного состояния сложной системы дало толчок к использованию подобного инструмента для решения некоторых биологических проблем. В частности, А. К. Приц рассматривает популяцию как открытую термодинамическую систему, стремящуюся сохранить свою структуру, описываемую функцией энтропии, неизменной во времени [Приц, 1974]. В работах Д. Лурье с соавторами [Lurie et al., 1983] предлагается условная максимизация энтропиеподобной функции для описания адаптивного поведения сложной системы.

П2.12.1. Принцип стационарного состояния открытых систем

А. К. Приц [Приц, 1974], изучая возрастную структуру популяции рыб, видел большое значение подобных исследований для рыболовного промысла (предсказание будущих уловов и предотвращение переуловов).

В качестве статистической характеристики состояния популяции, по которой можно судить об изменениях возрастной структуры, А. К. Приц предложил энтропию S :

$$S = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i,$$

где $p_i = \frac{N_i}{N}$, $N = \sum_{i=1}^n N_i$, $\sum_{i=1}^n p_i = 1$. Эти обозначения соответствуют численности популяции (N), числу особей возраста i лет (N_i), предельному возрасту особей популяции (n). Вклад каждой возрастной группы в общую численность представляет собой вероятность p_i встретить особь возраста i лет среди N особей популяции.

Популяция рассматривается как «открытая термодинамическая система, находящаяся в состоянии непрерывного обмена с окружающей средой, самовоспроизводящаяся и саморегулирующаяся». А. К. Приц предлагает исходить из принципа стационарного состояния открытых систем, согласно которому все живые системы стремятся сохранить свою структуру (и энтропию) неизменной во времени.

$$\text{Энтропия популяции записывается в виде } S = - \sum_{i=1}^n \frac{N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N} = \text{const},$$

общая фиксированная численность задается выражением $N = \sum_{i=1}^n N_i = \text{const}$,

а фиксированная масса популяции — выражением $M = \sum_{i=1}^n m_i N_i = \text{const}$ (m_i — масса одной особи i -того возраста).

Задача нахождения условий, при которых осуществляется стационарное состояние, удовлетворяющее перечисленным выше условиям, решается применением метода неопределенных множителей Лагранжа к системе

$$\begin{cases} \delta N = 0, \\ \delta M = 0, \\ \delta S = - \sum_{i=1}^n \frac{\delta N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N} = 0. \end{cases}$$

В результате была получена формула, определяющая связь между возрастной численностью i -той группы N_i , массой m_i отдельной особи

i -того возраста и общей численностью популяции N :

$$N_i = \frac{Ne^{-\frac{Nm_i}{\theta}}}{\sum_{i=1}^n e^{-\frac{Nm_i}{\theta}}}, \quad (\text{П2.9})$$

где θ — модуль статистического распределения различных особей по возрастам, который определяется из эксперимента на основе физических соображений.

Формула (П2.9) может быть представлена в несколько ином виде, если в качестве фиксированного параметра взять среднее время жизни популяции T , $T = \frac{1}{N} \sum_i t_i N_i$ (t_i — возраст i -той группы популяции):

$$N_i = \frac{Ne^{-\frac{N t_i}{\theta}}}{\sum_i e^{-\frac{N t_i}{\theta}}}. \quad (\text{П2.10})$$

Для практического применения формулы (П2.10) интересным представляется вид параметра θ . А. К. Приц получил соотношение $\theta = Nm_1$, справедливое для долгоживущих рыб. Такой вид параметра θ обеспечивает оптимальности пополнения популяции, т. е. численности N_1 (в условиях интенсивного вылова воспроизводство должно быть максимальным). При выводе указанного соотношения предполагалось, что система находится в стационарном состоянии. Формула (П2.9) может быть теперь запи-

сана как $N_i = \frac{Ne^{-\frac{m_i}{m_1}}}{\sum_{i=1}^n e^{-\frac{m_i}{m_1}}}$. Зная по результатам экспериментального лова массу

m_i особи i -того возраста, а также число особей N_i , можно найти общую численность популяции N и остальные численности N_j , общую массу популяции. Были проведены расчеты для сельди Северного моря с 1947 года по 1971 год. Сравнение расчетных и реальных значений дало совпадение от 70 % и выше за каждый год, кроме одного.

Предсказание численностей различных возрастных групп дает возможность рассчитывать ежегодный прирост биомассы по всей популяции:

$$\Delta M = \sum_{i=1}^n \Delta m_i N_i,$$

что, в свою очередь, позволяет регулировать промысел для поддержания стабильного значения биомассы. Причем найденный прирост z и определяет максимально возможный вылов в соответствии со стратегией оптимального вылова.

П2.12.2. Принцип максимального разнообразия

По мнению Д. Лурье и его коллег [Lurie et al., 1983] живым системам присуще адаптивное поведение, которое обусловлено конкуренцией между двумя тенденциями — тенденцией к большему разнообразию, происходящей из постоянного появления ошибок в генетическом коде, и тенденцией к меньшему разнообразию из-за естественного отбора. Для математического выражения этой конкуренции предлагается ввести понятие удельного разнообразия биомассы ω , которое находится в тесной связи с физическими параметрами экосистемы:

$$\omega = - \int_0^{\infty} p(m) \log_2 p(m) dm,$$

где $p(m)$ — плотность вероятности распределения биомассы. В качестве задачи ставится нахождение функции плотности распределения биомассы, максимизирующей разнообразие ω при ограничении на полную биомассу M , которую может поддерживать эта система $M = N \int_0^{\infty} p(m) m dm = N \bar{m}$, где N — количество особей данной системы, \bar{m} — средняя биомасса особи.

Итак, рассматривается вариационная задача

$$\begin{cases} - \int_0^{\infty} p(m) \ln p(m) dm \rightarrow \max, & (a) \\ \bar{m} = \int_0^{\infty} p(m) m dm, & (b) \\ 1 = \int_0^{\infty} p(m) dm, & (c) \end{cases}$$

здесь в (a) для удобства используется натуральный логарифм, (b) представляет собой запись ограничения в терминах средней биомассы, (c) — условие нормировки распределения $p(m)$.

Решение задачи методом неопределенных множителей Лагранжа дает следующую экспоненциально убывающую функцию биомассы:

$$p(m) = \frac{1}{\bar{m}} \exp\left(-\frac{m}{\bar{m}}\right).$$

Также было предложено дискретное рассмотрение проблемы. Область значений биомассы разделяется на r интервалов размером Δm . В этом случае разнообразие биомассы определяется выражением

$$\mu = - \sum_{i=1}^r \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

где n_i — число особей экосистемы в i -том интервале, независимо от вида

$$N = \sum_{i=1}^r n_i \quad (\text{для больших популяций } \mu = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{n_1! \dots n_r!}).$$

Введя обозначение $p_i = \frac{n_i}{N}$ и записав в дискретной форме ограничение и условие нормировки, получим систему

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^r p_i \ln p_i \rightarrow \max, \\ \frac{M}{N} = \sum_{i=1}^r p_i m_i, \\ \sum_{i=1}^r p_i = 1, \end{cases}$$

где m_i — представительное значение биомассы особей из i -того интервала.

Решение данной вариационной задачи задается формулой $p_i = \frac{e^{-\beta m_i}}{\sum_{i=1}^r e^{-\beta m_i}}$.

Для нахождения множителя Лагранжа β и знаменателя дроби в выражении для относительной численности p_i необходим переход к пределу и интегрирование ($p_i \rightarrow p(m)dm$, $\Delta m \rightarrow dm$). Прделав необходимые операции, получим уже выведенную ранее формулу $p(m) = \frac{1}{m} \exp\left(-\frac{m}{\bar{m}}\right)$.

Описанные теоретические результаты были проверены на различных данных о распределениях рыб по весам в уловах. Коэффициент корреляции изменялся от 0,986 до 0,998. Рассмотрение дискретной записи задачи предполагает зависимость разнообразия ω от разбиения биомассы экосистемы на классы Δm . Для данных одной из экспедиций были проведены расчеты с различными Δm , при этом были получены значения коэффициентов корреляции 0,971; 0,979; 0,986.

Следует отметить недостаток предложенной теории, на который обратил внимание Дж. Розен [Rosen, 1984] в своей работе «Замечание по поводу разнообразия биомассы в экологии»: «... в постулате Лурье–Вагенберга все ячейки биомассы размера Δm *a priori* обладают одинаковым статистическим весом, хотя такое предположение об эквивалентности Δm -ячеек противоречит соображениям эргодичности, основанным на динамике популяции».

В качестве альтернативы Дж. Розен предложил динамический подход. Рассматривается уравнение динамической непрерывности для распределения биомассы в большой популяции рыб:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial m}(\dot{m}n) - \frac{\partial^2}{\partial m^2}(\sigma n) = -\nu n.$$

Здесь m — биомасса индивидуума, $n = n(t, m)$ — число индивидуумов на единичный интервал биомассы, $\dot{m} = \dot{m}(t, m)$ — положительная средняя скорость накопления биомассы, $\sigma = \sigma(t, m)$ — положительная средняя дисперсионная скорость для n , обусловленная генетическими различиями и различиями в условиях окружающей среды, а $v = v(t, m)$ — положительная средняя удельная скорость, с которой индивидуумы удаляются из популяции. Величины \dot{m} , σ , v аппроксимируются усредненными по времени и массе постоянными. Общее решение динамического уравнения с учетом указанных ограничений приводит к асимптотическому стационарному уравнению $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\partial n}{\partial t} = 0$, где численность n удовлетворяет уравнению

$$\left(\dot{m} \frac{\partial}{\partial m} - \sigma \frac{\partial^2}{\partial m^2} + v \right) n = 0. \quad (\text{П2.11})$$

Решение уравнения (П2.11) задается формулой $n = A \exp\left(-\frac{m}{\bar{m}}\right)$, где A — свободная константа, зависящая от начального значения численности $n = n(t, m)$, а значение \bar{m} определяется уравнением

$$\bar{m} = \frac{1}{2} v^{-1} \dot{m} + \sqrt{\left(\frac{1}{4} v^{-2} \dot{m}^2 + v^{-1} \sigma \right)}.$$

Вернемся к теории Лурье–Вагенсберга. Как уже отмечалось выше, результаты, полученные по выведенным формулам, хорошо согласуются с некоторыми опытными данными. Однако это касается только тех популяций, в которых нет прямого взаимодействия между различными классами биомассы, что соответствует использованию в теоретическом выводе независимости вероятностей p_i . В частности, гипотеза оказалась полностью несостоятельной при описании популяций хека, который характеризуется канибалистическим поведением. В работе Дж. Вагенсберга и Дж. Валласа [Wagensberg, Valls, 1987] была предложена модификация принципа максимума энтропии, описывающая внутреннее взаимодействие популяции «хищник–жертва».

Популяция предполагается состоящей из двух взаимодействующих классов, каждый из которых внутренне независим. Пусть $p(\hat{m}_j)$ — вероятность нахождения хищника в j -том классе биомассы, $p(m_i)$ — вероятность нахождения жертвы в i -том классе биомассы, $p\left(\frac{m_i}{\hat{m}_j}\right)$ — условная

вероятность, связанная соотношением $p(m_i) = \sum_{j=0}^{\infty} p\left(\frac{m_i}{\widehat{m}_j}\right) p(\widehat{m}_j)$ Энтропия теперь выглядит следующим образом:

$$D^* = - \sum_{i,j=0}^{\infty} p(m_i, \widehat{m}_j) \log p(m_i, \widehat{m}_j), \text{ где } p(m_i, \widehat{m}_j) = p\left(\frac{m_i}{\widehat{m}_j}\right) p(\widehat{m}_j). \quad (\text{П2.12})$$

Предлагаются следующие гипотезы:

1) внутреннее взаимодействие определенной популяции характеризуется определенной матрицей взаимодействия, для элементов которой выполнено

$$\left\{ \begin{array}{l} 0 < p\left(\frac{m_i}{\widehat{m}_j}\right) < 1, \\ \sum_{i=1}^n p\left(\frac{m_i}{\widehat{m}_j}\right) = 1, \quad i = \overline{1, n}, \quad j = \overline{1, m}, \end{array} \right.$$

2) устойчивая статистическая структура для данной матрицы взаимодействия $\left\{ p\left(\frac{m_i}{\widehat{m}_j}\right) \right\}$ максимизирует объединенную энтропию хищника и жертвы при ограничениях

$$\left\{ \begin{array}{l} \overline{m} = \sum_{j=1}^m p(\widehat{m}_j) \widehat{m}_j; \\ \sum_{j=1}^m p(\widehat{m}_j) = 1. \end{array} \right. \quad (\text{П2.13})$$

При решении методом неопределенных множителей Лагранжа вариационной задачи, составленной из уравнений (П2.12, П2.13) ($D^* \rightarrow \max$), было получено распределение биомассы:

$$p(\widehat{m}_j) = \frac{1}{Z} \left[\prod_{i=1}^n p\left(\frac{m_i}{\widehat{m}_j}\right)^{-p(m_i/\widehat{m}_j)} \right] e^{-\beta \widehat{m}_j}. \quad (\text{П2.14})$$

Значения нормировочного множителя Z и множителя Лагранжа β вычисляются при подстановке выражения (П2.14) в условия (П2.13). Структура «жертвы» вычисляется с помощью формулы для величины $p(m)$.

Для проверки модифицированной гипотезы была рассмотрена популяция хека, состоящая из особей возраста от одного года до 13 лет. Соответственно было выделено 13 классов массы. Особи первых семи классов

предполагались жертвами, остальные, с 8-го по 13-й, — хищниками, т. е. уравнение для $p(m)$ имело вид

$$p(m_i) = \sum_{j=8}^{13} p\left(\frac{m}{\hat{m}_j}\right) p(\hat{m}_j), \quad i=1, \dots, 7$$

(все массы m_i , \hat{m}_j и матрица $\{p(m_i/\hat{m}_j)\}$ — известны).

Сравнение вычисленных и наблюдаемых распределений показало, что различие в коэффициенте β составляет 0,71 % против 70 % для гипотезы, не учитывающей эффект канибализма, а коэффициент корреляции составил 0,999.

П2.13. Экстремальный принцип в описании микробиологических процессов

Математическая модель, основанная на вариационных принципах, была использована для описания явления диауксии (рост бактерий на смеси субстратов разной доступности), а также для нахождения макроскопического показателя выхода биомассы по стехиометрии индивидуальных метаболических реакций [Паников, 1991]. Рассмотрена следующая схема. Рост микроорганизмов представлен как результат совокупности метаболических реакций, в результате которых экзосубстраты превращаются в клеточные компоненты. Каждый из бесконечного множества внутриклеточных путей имеет свою «цену» в виде расхода лимитирующего вещества на построение единицы биомассы, но существует единственный маршрут с наименьшей ценой. В случае хемостата принято, что цена $\frac{Ds_0}{x}$ стремится к минимуму. При заданных скорости потока D и начальной концентрации субстрата s_0 минимальному значению цены соответствует максимальная продуктивность хемостата $\mu x = Dx$ (μ — удельная скорость прироста биомассы). В соответствии с предлагающимся экстремальным принципом клеткой выбирается именно этот маршрут с помощью естественных регуляторных механизмов. В качестве примера рассмотрена модель роста, лимитированного источником азота. Выделено 6 переменных — одна внешняя и пять внутренних: интередиаты L , а также высокомолекулярные соединения, которые синтезируются из интередиатов L , — транспортные белки P_1 , ферменты небелкового синтеза P_2 , рибосомальная РНК R , и прочие каталитически неактивные компоненты биомассы \tilde{x} . Пул низкомолекулярных N -соединений L непрерывно восполняется за счет активного транспорта и расходуется на биосинтез четырех макромолекулярных

компонентов по разветвленной цепочке. В первой точке ветвления разделение потока интередиатов L осуществляется по соотношению внутриклеточных концентраций рибосомальных РНК R и ферментов P_2 . Далее каждый из потоков делится еще раз специальными регуляторными операторами α (распределение потока L между белками P_1 и ферментами P_2) и β (распределение потока L между концентрациями рибосомальных РНК R и биомассой \tilde{x}), $\alpha, \beta \in [0,1]$. Каждой паре операторов α, β отвечает один единственный набор установившихся концентраций всех выделенных переменных. Таким образом, операторы α и β могут быть использованы как инструменты оптимального управления. Модель описывается системой уравнений

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_0 - s) - q_s P_1 x, & q_s = \frac{k_s s}{K_s + s}, \\ \dot{L} = q_s P_1 - q_L (R + P_2) - \mu L, & q_L = \frac{k_L L}{K_L + L}, \\ \dot{P}_1 = \alpha q_L R / \sigma_p - \mu P_1, \\ \dot{P}_2 = (1 - \alpha) q_L R / \sigma_p - \mu P_2, \\ \dot{R} = \beta q_L P_2 / \sigma_R - \mu R, \\ \dot{\tilde{x}} = (1 - \beta) q_L P_2 / \sigma_x - \mu \tilde{x}, \\ \dot{x} = (\mu - D) x, \\ \mu = q_s P_1 - q_L \left[R \left(1 - \frac{1}{\sigma_p} \right) + P_2 \left(1 - \frac{(1 - \beta)}{\sigma_x} - \frac{\beta}{\sigma_R} \right) \right]. \end{cases}$$

Здесь K_s, K_L — константы полунасыщения; q_s, q_L — удельные скорости потребления ресурса; k_s, k_L — максимальные удельные скорости потребления ресурса; σ_x, σ_p — клеточные квоты; параметры $s_0, K_s, K_L, k_s, k_L, \sigma_x, \sigma_p$ — константы.

Для нахождения установившегося состояния в хемостате производные в системе уравнений приравниваются нулю, затем решается получившаяся система алгебраических уравнений. Суть оптимизационной задачи состоит в нахождении таких операторов α и β , при которых минимизируется расход субстрата на синтез единицы биомассы $\frac{Ds_0}{\bar{x}}$ во всей области допустимого варьирования скорости протока D (\bar{x} — значение биомассы в установившемся режиме). Эта задача эквивалентна поиску максимума биомассы \bar{x} для заданных значений D и s_0 .

П2.14. Принцип максимума мальтузианского параметра

Пусть сообщество состоит из w популяций. В каждый момент времени оно может быть описано численностями (или биомассами) составляющих его популяций x_i . Пусть $x = \sum_{i=1}^w x_i$ — суммарная биомасса сообщества. Пусть каждая популяция характеризуется мальтузианским параметром $\mu_i(t)$ из уравнения $\frac{dx_i}{dt} = \mu_i x_i$. Пусть $p_i = \frac{x_i}{x}$ — относительное обилие i -того вида в сообществе. Тогда набор $p = \{p_1, \dots, p_w\}$ называется структурой сообщества; величина $\bar{\mu} = (\mu, p)$ — средним мальтузианским параметром сообщества $(\mu, p) = \mu_1 p_1 + \mu_2 p_2 + \dots + \mu_w p_w$, а динамика общей биомассы описывается уравнением $\frac{dx}{dt} = \bar{\mu} x$.

Постулируется принцип максимума среднего мальтузианского параметра: сообщество взаимодействующих популяций эволюционирует таким образом, что его средний мальтузианский параметр всегда возрастает, достигая в устойчивом равновесии максимума [Свирижев, 1991].

Применение методов математической статистики и теории вероятностей позволяет изучить вопрос о реализации принципа максимума мальтузианского параметра (в предположении, что постулат справедлив) за счет изменения структуры сообщества. Так, в цитируемой работе определены вектор, задающий структуру сообщества в устойчивом равновесии, и вероятность этого равновесия. Кроме того, возможно разделение структур на вероятные и маловероятные. Получены условия, при которых в процессе адаптации из сообщества элиминируются все виды, кроме одного, или ни один вид из сообщества не исключается.

П2.15. Экстремальные свойства сообщества с горизонтальной структурой

В данном разделе описан несколько иной взгляд на применение экстремальных принципов. Заключается он в получении из динамических уравнений соотношений, которые можно интерпретировать как экстремальные принципы [Свирижев, Логофет, 1978]. В основе такого подхода лежит исследование так называемых вольтерровских моделей сообществ, описываемых системой уравнений

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i (\varepsilon_i - \sum_{j=1}^w \gamma_{ij} x_j), \quad i = 1, \dots, w,$$

где ε_i — скорость естественного прироста или смертности i -того вида в отсутствие всех остальных видов, а знак и абсолютная величина γ_{ij} ($i \neq j$)

отражают соответственно характер и интенсивность влияния j -того вида на i -тый вид, γ_{ii} — показатель внутривидового взаимодействия для i -того вида. В терминах частот (относительных численностей) $p_i = x_i / x$, $x = \sum_{i=1}^w x_i$

уравнения динамики сообщества имеют вид

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i(\omega_i - \omega), \quad \omega = \sum_{i=1}^w p_i \omega_i, \quad \sum_{i=1}^w p_i = 1,$$

где $\omega_i = \varepsilon_i - x \sum_{j=1}^w \gamma_{ij} p_j = \sum_{j=1}^w (\varepsilon_i - x \gamma_{ij}) p_j$. Рассматривается сообщество с горизонтальной структурой, т. е. сообщество, состоящее из видов, расположенных на одном трофическом уровне и конкурирующих за один или несколько ресурсов, что означает выполнение равенств $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$.

Вектор $\vec{p} = (p_1, \dots, p_w)$ с координатами $p_i \geq 0$, $p_1 + \dots + p_w = 1$ называется композицией сообщества. Множество возможных композиций — симплекс Σ^n в положительном ортанте n -мерного пространства. Вектор \vec{p}^* — равновесная композиция, определяемая из условия $\omega_i^* = \omega^*$. Показано, что между численностью x и равновесной композицией существует взаимнооднозначное соответствие.

Представление уравнений вольтерровской модели в частотной форме позволяет выделить в общем процессе эволюции сообщества два до известной степени различных, хотя и связанных, процесса: эволюцию композиции и эволюция общей численности. Естественно, что скорости этих процессов могут быть различны.

Вводится функция $F = \frac{\varepsilon^2}{4\Gamma} = \frac{\sum_{i=1}^w \sum_{j=1}^w \varepsilon_i \varepsilon_j p_i p_j}{4 \sum_{i=1}^w \sum_{j=1}^w \gamma_{ij} p_i p_j}$, $p_i \in \Sigma^n$. Здесь ε — сред-

ний коэффициент естественного прироста для всего сообщества в целом, Γ — средний коэффициент конкуренции. Исследование экстремумов функции F дает следующий результат: равновесная композиция $\vec{p}^*(x^*)$ является экстремальной точкой и $F(\vec{p}^*) = \max_{\vec{p} \in \Sigma^n} F(\vec{p})$. Функция F может

быть интерпретирована как мощность сообщества или мера скорости протекания энергии. Таким образом, формулируется экстремальный принцип: сообщество видов, конкурирующих за один или несколько ресурсов, эволюционирует в сторону увеличения мощности или скорости протекания через него энергии, причем в равновесии эта мощность (или скорость) максимальна.

Однако этот принцип не говорит о характере (монотонности) эволюции и ее скорости, он является локальным.

Исследование функции $W = \sum_{i=1}^w \varepsilon_i x_i - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^w \sum_{j=1}^w \gamma_{ij} x_i x_j$ демонстрирует существование глобального максимума и единственного устойчивого состояния равновесия системы $\frac{dx_i}{dt} = x_i(\varepsilon_i - \sum_{j=1}^w \gamma_{ij} x_j)$, $i = 1, \dots, w$, $\gamma_{ij} \geq 0$, $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$,

причем любая начинающаяся внутри положительного ортанта, траектория системы при $t \rightarrow \infty$ стремится к данному равновесию. В том случае, когда максимум функции W не достигается внутри положительного ортанта, он будет достигаться на его границе на соответствующих координатных гиперплоскостях. Это означает, что в процессе эволюции экосистемы один или несколько видов должны элиминироваться, поскольку такое равновесное состояние снова будет устойчивым.

Функция W может быть интерпретирована как разница между репродуктивным потенциалом сообщества $\sum_{i=1}^w \varepsilon_i x_i$ и общими затратами на конкуренцию (на дыхание экосистемы) $\frac{1}{2} \sum_{i=1}^w \sum_{j=1}^w \gamma_{ij} x_i x_j$. Тогда возраста-

ние функции W означает стремление системы максимизировать указанную разницу, что можно сделать, либо максимизируя репродуктивный потенциал при заданных тратах на конкуренцию, либо минимизируя затраты на конкуренцию при ограниченном репродуктивном потенциале (существуют и промежуточные ситуации). В природе этим двум противоположным механизмам соответствуют так называемые r -конкуренция и K -конкуренция.

Привлечение понятия жизненного пространства, в которое включены все важные для особей сообщества факторы среды, и исследование соответствующих функций, формализующих данное понятие, позволило сформулировать следующий принцип. Сообщество конкурирующих за жизненное пространство видов эволюционирует к состоянию с максимальной плотной упаковкой, причем в процессе эволюции плотность упаковки сообщества всегда возрастает, достигая в равновесном состоянии максимально возможного для данной среды значения. (В качестве меры плотности упаковки рассматривается среднеквадратическая разность между реально существующим и необходимым для сообщества жизненным пространством. Чем меньше эта разность, тем плотнее упакованы виды.)

Исследование вольтерровских систем общего вида, т. е. где ε_i могут иметь любой знак, а на коэффициенты γ_{ij} не наложено никаких ограничений, позволило авторам дать следующую интерпретацию результатов: при эволюции сообщества к устойчивому нетривиальному равновесию (x_1^*, \dots, x_w^*) скорость увеличения его равновесного разнообразия $S = \sum_{i=1}^w x_i^* \ln(x_i^* / x_i)$ должна быть по крайней мере не меньше скорости прироста общей численности (или биомассы).

П2.16. Принцип максимума использованной энергии

Н. С. Печуркин [Печуркин, 1982] предложил энергетический принцип экстенсивного развития, согласно которому в процессах биологического развития надорганизменных систем (эволюции, экологических сукцессиях и перестройках) величина использованного биологической системой потока энергии возрастает, достигая локальных максимальных значений в стационарных состояниях.

Обозначив через $H_{\text{пад}}$ величину потока падающей энергии, т. е. потока энергии, который потенциально может быть использован некоторой биологической системой, через $H_{\text{исп}}$ — ту часть потока, которую система захватывает и использует, через $H_{\text{неисп}}$ — неиспользованную часть потока ($H_{\text{пад}} = H_{\text{исп}} + H_{\text{неисп}}$), сформулированный энергетический принцип можно записать в виде

$$H_{\text{исп}} \rightarrow \max, \text{ или } \frac{dH_{\text{исп}}}{dt} \geq 0.$$

Учитывая, что поток энергии, захваченный системой, складывается из доли, связанной с запасами энергии в активной биомассе B , и потерь на дыхание системы R ($H_{\text{исп}} = \mu B + R$, μ — показатель прироста биомассы), критерий для внутреннего распределения энергии запишется в виде $\mu B + R \rightarrow \max$.

Кинетическое обоснование принципа экстенсивного развития было проведено для модели динамики микробных популяций, эволюционирующих в условиях проточного культивирования. Существование отбора показано при введении двух типов селекционных ограничений: постоянной общей организации и постоянного общего потока. Экспериментальной эволюционной системой, соответствующей условию постоянных потоков, является хемостат, в котором развивается генетически неоднородная попу-

ляция микроорганизмов. Система уравнений, описывающих эту ситуацию, имеет вид

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = [\mu_i(1-k_i) - d_i]x_i - Dx_i, \quad i = \overline{1, w}, \\ \frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \sum_{i=1}^w \mu_i \frac{x_i}{Y_i}, \\ D = \text{const}, \\ \mu_i = \frac{\hat{\mu}_i s}{K_i + s}, \end{cases} \quad (\text{П2.15})$$

где $(1-k_i)$ — доля точных копий в поколении i -той формы; μ_i — удельная скорость роста i -той формы микроорганизма; d_i — удельная скорость отмирания i -той формы; x_i — концентрация i -той формы; D — удельная скорость разбавления; s — концентрация лимитирующего субстрата; s_0 — концентрация субстрата во входном потоке; Y_i — коэффициенты, определяющие потребление субстрата на прирост биомассы; K_i — константы полунасыщения.

Второе уравнение системы (П2.15) можно записать на языке потоков энергии:

$$\Delta H = H_{\text{пад}} - H_{\text{несп}} - H_{\text{исп}}.$$

В условиях сильного лимитирования ($D_{\text{эфф}} \ll \hat{\mu}_i$, где $D_{\text{эфф}}$ — все виды элиминации исходной формы) для стационарного состояния выполняется соотношение

$$s = \frac{K_i}{\hat{\mu}_i} \cdot \frac{D + d_i}{1 - k_i}.$$

Появление мутанта с повышенной скоростью роста $\hat{\mu}_m > \hat{\mu}_i$ будет приводить к его накоплению и снижению концентрации лимитирующего субстрата в стационарном состоянии \tilde{s} . Снижение величины \tilde{s} будет вызывать накопление мутантов со сниженной константой полунасыщения $K_m < K_i$, уменьшенной скоростью отмирания $d_m < d_i$ и пониженной частотой мутирования $k_m < k_i$. При появлении следующего, более активного мутанта будет происходить переход к еще более низкой стационарной величине \tilde{s} . Поскольку скорость протока D остается неизменной, будет возрастать степень использования субстрата. В этом можно убедиться, записав стационарное состояние для второго уравнения системы (П2.15)

$Ds_0 - Ds = \mu_i \frac{x_i}{Y_i}$ на языке потоков энергии: $H_{\text{пад}} - H_{\text{несп}} = H_{\text{исп}}$. Таким обра-

зом, величина $H_{\text{неисп}}$ снижается и при неизменном значении $H_{\text{пад}}$ увеличивается величина $H_{\text{исп}}$, т. е. для системы с постоянными потоками выполняется принцип экстенсивного развития.

Для системы с постоянной организацией (типа турбидостата) динамика описывается уравнениями

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x}_i = \mu_i x_i - \mu_T x_i, \quad i = \overline{1, w}, \\ \dot{s} = \mu_T (s_0 - s) - \sum_{i=1}^w \mu_T \frac{x_i}{Y_i}, \\ \sum_{i=1}^w x_i = \text{const}, \\ \mu_i = \overline{\mu}_i = \text{const}, \quad i = \overline{1, w}, \\ \mu_T = \frac{\sum_{i=1}^w \overline{\mu}_i x_i}{\sum_{i=1}^w x_i}. \end{array} \right.$$

Балансовое уравнение потоков имеет вид $\mu_T s_0 - \mu_T s = \sum_{i=1}^w \mu_T x_i / Y_i$, или $H_{\text{пад}} - H_{\text{неисп}} = H_{\text{исп}}$. В результате эволюции системы увеличивается скорость разбавления μ_T при сохранении концентрации биомассы, а значит, и возрастает поток использованной энергии. Хотя поток неиспользованной энергии тоже будет возрастать (значение \dot{s} не меняется согласно уравнению для стационарного состояния $(s - s_0)Y_i = \dot{x}_i = \text{const}$), его прирост будет компенсирован гораздо большим возрастанием потока падающей энергии.

В той же работе Н. С. Печуркин сформулировал энергетический принцип интенсивного развития: любая живая система надорганизменного уровня развивается (эволюционирует) таким образом, что поток использованной энергии на единицу биологической структуры за время ее существования возрастает.

Показатель уровня интенсивного энергетического развития $K_{u.p.}$ может быть записан в виде $K_{u.p.} = \frac{H_{\text{исп}}}{\mu B}$. Если за время генерации принять время удвоения биомассы, то $K_{u.p.} = \frac{H_{\text{исп}} g}{\ln 2B}$ (g — длительность поколения).

Для меняющегося потока $H_{\text{исп}} g = \int_0^g H_{\text{исп}}(t) dt$, где $H_{\text{исп}}(t)$ — мгновенное значение потока энергии.

Для демонстрации выполнения сформулированного принципа приводятся следующие примеры:

- | | |
|------------------------|---------------------------------------|
| 1) для микроорганизмов | $\frac{H_{\text{исп}}}{B} = 1,7-2,3;$ |
| для растений | $\frac{H_{\text{исп}}}{B} = 1,82;$ |
| для насекомых | $\frac{H_{\text{исп}}}{B} = 7-10;$ |
| для млекопитающих | $\frac{H_{\text{исп}}}{B} = 50-100;$ |

2) зависимость интенсивности теплорассеяния Q от веса организма M описывается уравнением $Q = aM^k$, a , k — константы. Коэффициент a , характеризующий интенсивность энергообмена, в процессе эволюции существенно возрастает: для одноклеточных $a = 0,084$ кал/ч, для пойкилотермных животных $a = 0,69$ кал/ч, для гомойотермных — $a = 19,68$ кал/ч.

Для конкретных приложений (например, к классификации в пределах вида или рода) применимость энергетического принципа интенсивного развития как универсального критерия макроэволюции пока разработана недостаточно.

П2.17. Принцип максимального суммарного дыхания

Ф. Вашида [Washida, 1995] предложил гипотезу, согласно которой система стремится организовать свою биологическую конфигурацию так, чтобы максимизировать суммарное дыхание.

Для экосистемы, находящейся в стадии развития, доминирующим является рост как накопление суммарной биомассы, поэтому отношение P/R , где P — суммарная продукция экосистемы, а R — суммарное дыхание, значительно больше 1. При наступлении фазы зрелости, отношение P/R достигает 1. В этой стадии, которая является устойчивым состоянием, продукция достигает своего максимального уровня при данных условиях окружающей среды, а суммарное дыхание достигает максимального значения для данной продукции. Гипотеза максимального дыхания утверждает, что развитие экосистемы происходит так, чтобы как можно раньше достичь конфигурации, при которой дыхание максимально.

Была рассмотрена система, состоящая из двух биологических компонентов (продуцента и редуцента), единственного вида поступающей энергии (солнечная радиация) и одного питательного вещества. Продуцент потребляет солнечную энергию и ресурс, при этом увеличивает собственную биомассу и теряет тепло (дышит). Редуцент поглощает продуцента, при этом увеличивает свою биомассу, производит питательное вещество и дышит. Продуцирование и редуцирование синхронизированы во времени.

В модели приняты обозначения: x_1 — количество биомассы, произведенной за некоторый период времени; x_2 — количество питательного вещества, созданного за тот же период; e_1 , a_{21} — количества солнечной энергии и питательного вещества, необходимые для производства единицы продукции, соответственно; r_1 — количество дыхания, генерируемое единицей продукции; a_{12} — количество биомассы, необходимое для производства единицы питательного вещества; b_{32} и r_2 — соответственно масса редуцента и количество дыхания, созданного им при производстве единицы питательного вещества; p_1 , p_3 — энергия, заключенная в единице биомассы продуцента и редуцента соответственно; E — верхний предел солнечной радиации, которая может быть использована продуцентом; S — солнечная энергия, поступающая в систему q — эффективность удержания этой энергии продуцентом.

Согласно первому закону термодинамики должны выполняться следующие равенства: $e_1 = p_1 + r_1$ и $p_1 a_{12} = p_3 b_{32} + r_2$. Задача ставится следующим образом: максимизировать сумму $R = r_1 x_1 + r_2 x_2$ при условиях $e_1 x_1 \leq E = qS$, $a_{12} x_2 \leq x_1$, $a_{21} x_1 \leq x_2$, $0 \leq b_{32} x_2$ и $x_1, x_2 \geq 0$.

Неравенства определяют область допустимых решений, среди которых ищется оптимальный набор (x_1, x_2) . Условие, при котором существует хотя бы одно допустимое решение, имеет вид $a_{12} a_{21} \leq 1$ — количество биомассы, косвенно необходимое для производства его же, должно быть меньше 1. Если это условие не выполнено, экосистема не может поддерживать состояние равновесия.

Область допустимых решений представлена на рис. П2.3 (треугольник АОВ). Поскольку величины r_1 и r_2 положительны, то требованию максимальности общего дыхания R удовлетворяет набор (x_1, x_2) , соответствующий точке А. Биологически это означает, что редуцент перерабатывает всю биомассу и питательное вещество возмещается в излишке.

Также была рассмотрена более сложная система, в которую входит два редуцента, потребляющих и выделяющих одни и те же вещества, только в разных соотношениях, т. е. их экологические ниши не идентичны, но сильно пересекаются. Питательные вещества, производимые редуцентами, полностью взаимозаменяемы.

Коэффициенты, относящиеся ко второму редуценту, обозначены буквами с верхним индексом «*».

Энергетические соотношения в новой модели записываются равенствами $e_1 = p_1 + r_1$, $p_1 a_{12} = p_3 b_{32} + r_2$, $p_1 a_{12}^* = p_3 b_{32}^* + r_2^*$.

Задача максимального дыхания описывается следующими выражениями: $r_1 x_1 + r_2 x_2 + r_2^* x_2^* \rightarrow \max$, $e_1 x_1 \leq E$, $a_{12} x_2 + a_{12}^* x_2^* \leq x_1$, $a_{21} x_1 \leq x_2 + x_2^*$, $0 \leq b_{32} x_2 + b_{32}^* x_2^*$, $x_1, x_2, x_2^* \geq 0$.

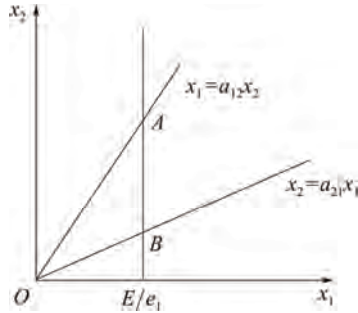


Рис.П2.3. Область допустимых решений (ОАВ) задачи для системы продуцент – редуцент. x_1 — количество биомассы, произведенной за некоторый период времени; x_2 — количество питательного вещества, созданного за тот же период; e_1 , a_{21} — количество солнечной энергии и питательного вещества, необходимые для производства единицы продукции, соответственно; a_{12} — количество биомассы, необходимое для производства единицы питательного вещества; E — верхний предел солнечной радиации, которая может быть использована продуцентом

Задача требует рассмотрения двух случаев.

1) Каждый из редуцентов способен в одиночку поддерживать систему. Математически это означает выполнение двух неравенств:

$$\begin{cases} a_{12}a_{21} \leq 1, \\ a_{12}^*a_{21} \leq 1. \end{cases}$$

В этом случае решение задачи зависит от того, какой из редуцентов дает больший вклад в общее дыхание системы. Если $\frac{r_2^*}{a_{12}^*} > \frac{r_2}{a_{12}}$, то решение:

$x_2 = 0$, $x_2^* > 0$, иначе $-x_2 > 0$, $x_2^* = 0$ (равенство отношений означает эквивалентность редуцентов). После исключения одного из редуцентов задача сводится к предыдущей.

2) Новый редуцент не в состоянии в одиночку поддерживать систему, т. е.

$$\begin{cases} a_{12}a_{21} \leq 1, \\ a_{12}^*a_{21} > 1. \end{cases}$$

Если при этом он менее эффективен в выработке дыхания, то происходит его исключение из экосистемы. Содержательная ситуация имеет место при выполнении условия

$\frac{r_2^*}{a_{12}^*} > \frac{r_2}{a_{12}}$.

Область допустимых решений представляет собой пирамиду ABCO (рис. П2.4). Максимум дыхания достигается при наборе (x_1, x_2, x_2^*) , соответствующем точке A. При таких значениях биомасс x_1, x_2, x_2^* солнечная энергия полностью перерабатывается и уровень производства питательного вещества и биомассы продуцента максимальны. Почему решением является именно точка A, ведь в этом случае первый редуцент должен снизить свой уровень активности «в угоду» новому и «в ущерб» себе? Рассматриваемая модель находится в устойчивом состоянии, согласно гипотезе максимального дыхания система реорганизуется свою конфигурацию для максимизирования дыхания, а это значит, что она стремится увеличить эффективность переработки энергии (на зрелом уровне это уже не накопление биомассы). Низкая эффективность использования энергии идентична уязвимости системы. Естественный отбор экосистем генерирует таких индивидов, которые объединяются для существования экосистемы даже ценой уменьшения численности их собственной популяции. Таким образом, стабильность экосистемы с максимальным уровнем дыхания гарантируется эволюцией.

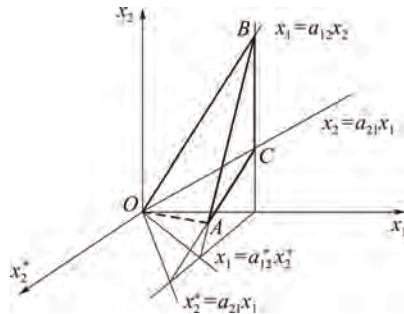


Рис.П2.4. Область допустимых решений (OABC) задачи для системы продуцент – два редуцента. x_1 — количество биомассы, произведенной за некоторый период времени; x_2 — количество питательного вещества, созданного за тот же период; e_1, a_{21} — количества солнечной энергии и питательного вещества, необходимые для производства единицы продукции, соответственно; a_{12} — количество биомассы, необходимое для производства единицы питательного вещества. Коэффициенты, относящиеся ко второму редуценту, обозначены буквами с верхним индексом «*»

На основании принципа максимального суммарного дыхания автор моделирует луговую экосистему. Модель состоит из 19 компонент и 16 видов энергетических и материальных потоков, связанных с компонентами. Компоненты разделены на 3 группы: продуценты, гетеротрофы — 3 вида травоядных и 3 вида плотоядных — и редуценты (12 составляю-

щих). Энергетические и материальные потоки включают солнечную энергию, мертвую материю и другие аналогичные составляющие.

В результате исследования соответствующей вариационной задачи были получены следующие выводы:

1) 6 компонент из 19 имеют нулевой прирост биомассы за год. Причем это именно те компоненты, которые имеют сильного конкурента в экосистеме. Таким образом, автор получает согласие с принципом конкурентного исключения;

2) получается значительное преобладание продуцентов над гетеротрофами (239,1 единиц против 30,9 единиц по биомассе и 78,1 калорий против 13,6 калорий по дыханию), что согласуется с известными результатами о луговых экосистемах, полученными как на стандартных моделях, так и при натуральных наблюдениях.

Автор приходит к выводу, что используемая им модель достаточно адекватно описывает зрелые луговые экосистемы.

П2.18. Задача оптимального управления в моделировании агроэкосистем

Методы оптимального управления применялись для разработки эффективной стратегии возделывания земельных угодий в определенном регионе [Seppelt, 2000]. Основное внимание было уделено установлению наилучших схем севооборота и удобрения почв. Первым шагом стала математическая формализация задачи. Вектор переменных состояния

$\vec{x}(t) = \begin{bmatrix} W(t) \\ N(t) \\ P(t) \end{bmatrix}$ в момент времени t из заданного интервала $[0, T]$ определяется

из общего модельного уравнения $\dot{\vec{x}}(t) = M_t(\vec{x}_0, \vec{u}, \theta)$. Здесь $W(t)$ — вес выращиваемой культуры в расчете на сухое вещество, $W(T)$ — урожай за изучаемый период, $N(t)$ — содержание в почве доступного азота, $P(t)$ — содержание в почве вредителей одного из выращиваемых видов; \vec{x}_0 — начальные условия, переменными управления $\vec{u}(t) = \begin{bmatrix} F(t) \\ \alpha(t_i) \end{bmatrix}$ являются количество вносимых удобрений $F(t)$ и одна из культур, участвующих в севообороте $\alpha(t_i)$; вектор модельных параметров $\vec{\theta}$ зависит от радиус-вектора \vec{z} точки изучаемого региона. Автором предложен следующий критерий для выбора оптимальной стратегии управления агроэкосистемой:

$$J[W, N, F] = \lambda_w W(T) - \lambda_F \sum_{i=1}^q F(t_i) - \lambda_N \int_0^T k_L N(t) dt \rightarrow \max ,$$

где $\sum_{i=1}^q F(t_i)$ — сумма вносимых удобрений, k_L — скорость выщелачивания, λ_W , λ_F , λ_N — весовые множители.

Проблема регионализации задачи оптимального управления была разрешена с помощью выделения в заданной местности однородных участков на основе цифровых карт географической информационной системы. Посредством указанной модели исследовалась область площадью около 16 км², расположенная около северного подножия гор Harz в Нижней Саксонии (Германия).

Похожую задачу исследовали Р. Сэппелт и А. Воинов с экономической точки зрения [Seppelt, Voinov, 2002]. Их целью было найти оптимальное использование участков земли. Аналогично предыдущей работе изучаемая территория была разбита на ячейки z . Урожай культуры c , получаемый с ячейки z , обозначили $H(c, z)$, количество вымываемого из ячейки z азота в момент времени t — $N(z, t)$, количество вносимых для культуры c удобрений в момент времени t — $F(c, t)$. Задача состояла в следующем: найти такую культуру c^* и величину F^* , при которых выражение $J = A - B - \lambda C$ принимает максимальное значение. Слагаемое A обозначает суммарную рыночную стоимость урожая культуры c , символом B обозначена суммарная стоимость вносимых удобрений ($(A - B)$ — «экономическая» часть целевой функции J); «экологическая» часть λC выражается в общем количестве питательных веществ, теряемых почвой (множитель λ необходим для соблюдения размерности).

Сформулированный подход применяли для моделирования водораздела Hunting Creek. Были построены карты для внесения удобрений в зависимости от почвенных свойств.

По мнению авторов работ, применение подобных методов имеет большое значение в создании эффективных схем управления агроэкосистемами

П2.19. Линейное программирование в оценке потоков биомассы экосистемы

Изучение функционирования экосистем в рамках многих концепций и гипотез во многом связано с исследованием природы энергетических потоков в этих системах. Дж. Диффендорфер с коллегами [Diffendorfer et al., 2001] предложили применять линейное программирование (ЛП) в качестве одного из возможных методов оценки потоков. Алгоритм ЛП позволяет находить минимальное или максимальное значение линейной функции при наличии линейных ограничений на значения переменных. Возможности данного метода в работе [Diffendorfer et al., 2001] были продемонстрирова-

ны на примере герпетологического сообщества Национального парка Everglades. Пищевую цепь разделили на 9 функциональных групп, для каждой из которых определили четыре вида потоков: F_{ij} — поток биомассы из функциональной группы i в группу j в единицу времени; F_{i0} — поток группы i , направленный из системы (связан с дыханием, выделениями, метаболическими процессами и смертью, не связанной с выеданием хищниками); $F_{(in)j}$, $F_{i(out)}$ — потоки «из» или «в» некоторую функциональную группу, не входящую в изучаемое сообщество.

Целевой функцией в данной работе является относительная разница между эмпирической и модельной величиной потока биомассы экосистемы, которая минимизируется в процессе работы алгоритма ЛП:

$$\sum_{ij} \frac{|F_{ij} - \hat{F}_{ij}|}{\hat{F}_{ij}} \rightarrow \min.$$

На потоки накладываются следующие ограничения:

$$\sum_i F_{ij} = \sum_k F_{jk} \quad (\text{закон сохранения масс});$$

$(\min X_j \times \min C_j) \leq \sum_i F_{ij} \leq (\max X_j \times \max C_j)$ (X_j — биомасса j -той группы, C_j — биомасса, потребляемая j -той группой в течение года);

$(\sum_i F_{ij}) \times \min R_j \leq F_{i0} \leq (\sum_i F_{ij}) \times \max R_j$ (R_j — часть биомассы, потребленной функциональной группой j и потерянной в результате процессов, не связанных с хищничеством);

$(\sum_i F_{ij}) \times \min e_{ij} \leq F_{ij} \leq (\sum_i F_{ij}) \times \max e_{ij}$ (e_{ij} — доля биомассы группы i в общей биомассе, потребленной группой j).

Первое условие подразумевает, что все части сообщества находятся в стационарном состоянии, второе и третье формулируются для каждой функциональной группы, количества ограничений четвертого типа определяются количеством трофических связей в сообществе.

В качестве эмпирических величин потоков были взяты литературные данные, результаты 11-летних наблюдений одного из авторов данной работы, а также профессиональные мнения в случае недостатка данных. В результате минимизации целевой функции были получены последовательные и более хорошие оценки набора потоков. Проведенное исследование подтвердило мнение, что Everglades является пространственно неоднородной системой, с различными энергетическими потоками, композициями видов и биомассами в зависимости от типа местообитания.

По мнению авторов, применение методов линейного программирования, а также последующий анализ итогов позволяют с привлечением минимального количества данных получать полезные результаты, выдвигать

новые гипотезы относительно структуры энергетических потоков экосистем.

P2.20. Модели динамической структуры

В последнее время широкое распространение получило использование так называемой модели динамической структуры. Необходимость применения такого рода моделей обоснована в работах С. Йоргенсена с соавторами [Jørgensen et al., 1995; Bendoricchio, Jørgensen, 1997]. Экосистемы и их живые компоненты способны изменять свои свойства с изменением внешних условий, причем регулирующие процессы могут проходить на индивидуальном (адаптация) и на экосистемном (изменение видов и структуры) уровне. Поэтому для описания взаимосвязи между состоянием системы и внешними по отношению к ней факторами необходимо заложить в используемые модели соответствующие экологические законы, позволяющие учесть изменения в составе и (или) структуре системы.

Модель динамической структуры определяется как математическая модель, в рамках которой возможно изменение величины параметров, в соответствии с выбранной целевой функцией [Bendoricchio, Jørgensen, 1997]. В отличие от традиционных моделей, в которых имитация действительной ситуации, описываемой экспериментальными данными, идет за счет минимизации суммы разниц между вычисленными и экспериментальными значениями переменных состояния, модели динамической структуры подбираются под реальную картину в результате поиска наилучшей комбинации параметров, которая максимизирует целевую функцию. Ключевой момент такой модели — выбор набора параметров среди большого количества, использующегося в традиционных моделях, и выбор целевой функции, которая наилучшим образом описывает развитие экосистемы. Описание целевых функций, которые в разное время предлагались для применения в экстремальных моделях, приведено в ряде работ [Patten, 1995; Jørgensen, Mejer, 1982; Jørgensen et al., 1995], по которым ведется дальнейшее цитирование.

Общий поток энергии через систему (Total System Throughflow of Energy) — первая из характеристик системы, предложенная в качестве

целевой функции, — задается выражением
$$TST = \sum_{j=1}^n T_j, \quad T_j = \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n f_{ij}, \quad j = 1, \dots, n.$$

T_j представляет собой общий поток энергии (вещества) из j -той части системы, f_{ij} — поток от j к i , значение индекса $i=0$ обозначает внешнюю среду. Согласно принципу максимума мощности, который был развит Х. Одумом и Р. Пинкертоном [Odum, Pinkerton, 1955], функционирование экосистемы происходит так, чтобы максимизировать мощность, т. е., гово-

ря математическим языком, в данной модели требуется максимизировать скорость изменения величины TST . (В случае дискретного времени рассматриваются члены $f_{ij}\Delta t$, $T_j\Delta t$, $TST\Delta t$, где Δt — временной интервал.)

Во всеобъемлющей теории роста и развития экосистемы, предложенной Р. Улановичем [Ulanowicz, 1986], роль целевой функции выполняющей асценденция $ASC = \sum_{j=0}^n \sum_{i=0}^n f_{ij} \log \left(\frac{f_{ij} TST}{T_i T_j} \right)$. Максимизация этой функции

должна описывать автокаталитические тенденции, присущие организации развития экологических сетей.

Эмергентность была предложена на роль целевой функции Х. Одумом [Odum, 1983]. Это качественный фактор энергии, измеряющий удаленность данного типа энергии от первоначальной солнечной энергии. Например, энергия топлива более высокого качества, чем солнечная энергия. 10^4 калорий солнечной энергии производят 10^2 калорий первичных продуцентов, которые, в свою очередь, производят 10 калорий хищников. Если принять качество солнечной энергии за единицу, то качество более высоких трофических уровней соответственно будет 100, 1000, 10000.

В последнее время наиболее широкое распространение получила функция эксергии или энергии перехода (Ex), которую понимают как максимальную свободную энергию, которую система способна выделить в пространство при переходе в состояние термодинамического равновесия [Jørgensen, Mejer, 1982]. Эксергия определяется окружающей систему средой и может быть рассмотрена как мера термодинамического порядка. Кроме того, энергия перехода непосредственно связана с термодинамической информацией I : $Ex = IT$ (T — температура). Для систем с неорганическими потоками и пассивным продуцированием органических веществ энергия перехода задается выражением $Ex = R \cdot T \cdot \sum_{i=0}^n \left[c_i \ln \left(\frac{c_i}{c_i^{eq}} \right) - (c_i - c_i^{eq}) \right]$,

где R — газовая постоянная; T — абсолютная температура; c_i — концентрация в экосистеме i -того компонента; c_i^{eq} — соответствующая концентрация i -го компонента в термодинамическом равновесии; индекс $i=0$ отвечает неорганическим компонентам рассматриваемого химического вещества. С. Йоргенсен и Х. Мэйер предлагают следующую формулировку термодинамического закона экологии: экосистема стремится ответить на изменения внешних факторов путем формирования нового состава (а может быть даже и новой структуры), максимизирующего при определяемых внешними факторами условиях величину энергии перехода [Jørgensen, Mejer, 1982].

К. Паттен [Patten, 1986; 1995] предложил экстремальный принцип, согласно которому процессы самоорганизации в экосистеме происходят в направлении увеличения косвенных эффектов.

Все перечисленные целевые функции описываются в терминах энергии и сложности экосистемы, что натолкнуло на мысль об их тесной взаимосвязи. В частности, К. Паттен в своей работе [Patten, 1995] показал, что эксергия, эмергентность, асценденция и косвенные эффекты имеют взаимосвязанную микроскопическую динамику.

В процессе упорядоченного развития сообщества экосистема достигает зрелой и стабильной стадии. Стабильность — свойство реагировать на внешние воздействия небольшим изменением биомассы и быстро возвращаться к исходному состоянию после окончания воздействия [Pérez-España, Arreguin-Sánchez, 1999].

Авторы статьи предложили индекс зрелости, основанный на мере неопределенности. Неопределенность понимается как невозможность заранее знать, каким будет путь данной единицы вещества или энергии в экосистеме. Было сделано предположение, что стратегия жизни фокусируется в направлении получения как можно более сложной и разнообразной структуры. По этой причине при достижении зрелости экосистема получается более сложной. Сложная система соответствует более высокому разнообразию и большому количеству взаимосвязей, что делает доступным большое количество путей для получения энергии в случае каких-либо изменений. В сложной системе уменьшается возможность определить путь данной единицы вещества, и неопределенность возрастает. Формула, выражающая меру неопределенности H для нескольких независимых событий, была описана Р. Улановичем [Ulanowicz, 1986]:

$$H = -K \sum_{i=1}^n p_i \log p_i,$$

где p_i — вероятность исхода i , n — количество событий, K — константа пропорциональности.

Кроме неопределенности, зрелость должна быть связана с другим параметром, дающим экосистеме независимость от внешних изменений. Авторы полагают, что таким свойством является способность системы использовать ее собственный детрит. Более эффективный цикл использования детрита в системе дает более зрелую, независимую и устойчивую систему. Взяв за основу формулу, выражающую меру неопределенности, и добавив потоки детрита, выводится индекс зрелости:

$$U = \left(\sum_{k=1}^n \frac{t_{D_k}}{T} \right) \sum_{i=0}^{n+2} \sum_{j=0}^{n+2} \frac{t_{ij}}{T} \log_2 \frac{t_{ij}}{T},$$

где t_{ij} — поток вещества от вида i к виду j ; T — сумма всех членов t_{ij} ; t_{D_k} — поток детрита к t_{ij} -тому виду. Чтобы представить все возможные потоки, добавляются импорт (индекс 0, только выход), экспорт и дыхание ($n+1$ и $n+2$, только вход).

П2.21. Принцип наименьшей диссипации энергии и наискорейшего спуска

В основе исследований А. И. Зотина и А. А. Зотина в области макроэволюционных изменений лежит термодинамика, которая является общей феноменологической теорией любых процессов и явлений, протекающих в природе, сопровождающихся диссипацией энергии, т. е. возникновением энтропии [Зотин, Зотин, 1999]. Согласно предложенному принципу наименьшей диссипации энергии в устойчивом состоянии любой термодинамической системы скорость диссипации энергии в ней минимальна. Этот новый термодинамический принцип включает в себя второе начало термодинамики и охватывает практически все явления природы [Зотин, Зотин, 1999].

Указанный принцип является конечной характеристикой равновесного состояния. Для описания самого переходного процесса формулируется принцип наискорейшего спуска: в процессе приближения термодинамической системы к равновесному или стационарному состоянию функция внешней диссипации убывает наискорейшим возможным способом [Зотин, Зотин, 1999].

П2.22. Заключение

Подводя итоги проделанному обзору, следует констатировать огромное разнообразие мнений и подходов в попытках ответить на вопрос «что экстремально в биологических системах?» Это разнообразие обязано как многоуровневости объектов биологии, так и отсутствию методологической унификации в выборе экстремальных принципов и ограничивающих экстремумы условий. Успешное развитие вариационного моделирования требует, по-видимому, решения методологических проблем:

- 1) разработку подходов к выводу, а не угадыванию целевых функций;
- 2) отказ от «домодельного» отбора ограничивающих экстремумы условий и замену его систематическими процедурами выявления реально лимитирующих развитие условий из всех потенциально возможных.

Приложение 3
**ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ТЕОРЕМ
 ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ**

Содержание разделов ПЗ.1–ПЗ.3 следует работам В. Л. Алексеева и А. П. Левича [Левич и соавт., 1993; 1994; Alexeuev, Levich, 1997; Левич, Алексеев, 1997; Алексеев, 1998; Левич, 1980; 1982], разделов ПЗ.4–ПЗ.5 — работам П. В. Фурсовой и А. П. Левича [Левич, Фурсова, 2002; Фурсова, 2003; 2004; Фурсова, Левич, 2004; Fursova, Levich, 2007; Фурсова и соавт., 2008в].

**ПЗ.1. Существование и единственность решения
 вариационной задачи**

Исследуем задачу на условный экстремум с ограничениями в виде неравенств.

$$\left\{ \begin{array}{l} H(x_1, \dots, x_w) = \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) - \sum_{i=1}^w x_i \ln x_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k x_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}, \\ x_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{array} \right. \quad (\text{ПЗ.1.1})$$

Здесь численности видов n_i из (9.1.1) переобозначены как x_i , чтобы подчеркнуть приближение целочисленных переменных n_i действительными числами. Еще раз напомним, что подразумевается выполнение следующих условий для всех $k = \overline{1, m}$:

$$q_i^k \geq 0, \quad i = \overline{1, w}, \quad \vec{q}^k = (q_1^k, \dots, q_w^k) \neq \vec{0}, \quad L^k > 0, \quad w > 1; \quad \text{rank}(q_i^k) = \min(m; w).$$

Если положить, что по определению при $x = 0$ выполняется $x \ln x = 0$, то в (ПЗ.1.1) максимум достигается, т. к. $H(\vec{x})$ — непрерывная функция на компактном множестве, заданном ограничениями в виде неравенств.

Лемма. Для любого $\vec{L} \in \check{IR}_+^m = \{ \vec{L} \in IR^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m} \}$ максимум $H(\vec{x})$ достигается при $x_i > 0, i = \overline{1, w}$.

Доказательство. Предположим противное, т. е. что максимум в (ПЗ.1.1) достигается в точке, где некоторые $x_j = 0$, $j \in \overline{1, w}$. Не ограничивая общности, считаем, что в точке максимума

$$\check{x}_1 > 0, \check{x}_2 > 0, \dots, \check{x}_\ell > 0, \check{x}_{\ell+1} = 0, \dots, \check{x}_w = 0 \quad (\ell < w).$$

Тогда $\sum_{i=1}^w q_i^k \check{x}_i = L_0^k \leq L^k$, $k = \overline{1, m}$. Рассмотрим проходящую через начало координат прямую

$$x_1(t) = \check{x}_1 t, x_2(t) = \check{x}_2 t, \dots, x_\ell(t) = \check{x}_\ell t, x_{\ell+1}(t) = \varepsilon t (\varepsilon > 0), x_{\ell+2}(t) = \dots = x_w(t) = 0.$$

Если теперь $A = \max_{\substack{k=1, m; \\ L_0^k > 0}} \left(\frac{q_{\ell+1}^k}{L_0^k} \right)$, то для любого фиксированного $\varepsilon > 0$, как

только $t \leq \hat{t}(\varepsilon) = \frac{1}{1 + \varepsilon A}$, то $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i(t) \leq L^k$, $k \in \overline{1, m}$, $L_0^k > 0$.

Пусть теперь $C = \left(\sum_{i=1}^w \check{x}_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w \check{x}_i \right) - \sum_{i=1}^w \check{x}_i \ln \check{x}_i$ — максимальное значение функции $H(\vec{x})$ в задаче (ПЗ.1.1). Тогда

$$H(\vec{x}(t)) = t \left(\left(\sum_{i=1}^{\ell} \check{x}_i + \varepsilon \right) \ln \left(\sum_{i=1}^{\ell} \check{x}_i + \varepsilon \right) - \left(\sum_{i=1}^{\ell} \check{x}_i \ln \check{x}_i \right) - \varepsilon \ln \varepsilon \right)$$

и, следовательно, прямая $\vec{x}(t)$ пересекается с множеством уровня $H(\vec{x}) = C$ при

$$t = t(\varepsilon) = \frac{C}{\left(\sum_{i=1}^{\ell} \check{x}_i + \varepsilon \right) \ln \left(\sum_{i=1}^{\ell} \check{x}_i + \varepsilon \right) - \left(\sum_{i=1}^{\ell} \check{x}_i \ln \check{x}_i \right) - \varepsilon \ln \varepsilon},$$

а при $t > t(\varepsilon)$ получим $H(\vec{x}(t)) > C$. Из формулы для функций $\hat{t}(\varepsilon)$ и $t(\varepsilon)$ видно, что при $\varepsilon > 0$

$$0 < \hat{t}(\varepsilon) \leq 1, \quad 0 < t(\varepsilon) < 1 \quad \text{и} \quad \lim_{\varepsilon \rightarrow +0} t(\varepsilon) = \lim_{\varepsilon \rightarrow +0} \hat{t}(\varepsilon) = 1, \quad \lim_{\varepsilon \rightarrow +0} \varepsilon \hat{t}(\varepsilon) = 0.$$

Но, применяя правило Лопиталья, можно показать, что $\lim_{\varepsilon \rightarrow +0} \frac{\hat{t}(\varepsilon) - 1}{t(\varepsilon) - 1} = 0$,

и поэтому существует такое ε_1 , что при любых ε таких, что $0 < \varepsilon < \varepsilon_1$, мы имеем $\hat{t}(\varepsilon) > t(\varepsilon)$. Возьмем некоторое ε_2 такое, что $0 < \varepsilon_2 < \varepsilon_1$

и $\varepsilon_2 \widehat{t}(\varepsilon_2) \leq \min_{\substack{k \in \overline{1, m} \\ L_0^k = 0, q_{i+1}^k > 0}} \left(\frac{L^k}{q_{i+1}^k} \right)$. Следовательно, существует t_0 такое, что $0 < t(\varepsilon_2) < t_0 < \widehat{t}(\varepsilon_2)$. Но теперь если

$$x_1 = \widetilde{x}_1 t_0, x_2 = \widetilde{x}_2 t_0, \dots, x_\ell = \widetilde{x}_\ell t_0, x_{\ell+1} = \varepsilon_2 t_0, x_{\ell+2} = \dots = x_w = 0,$$

то по свойству функций $\widehat{t}(\varepsilon)$ и $t(\varepsilon)$ мы получаем $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i \leq L^k, k = \overline{1, m}$, $H(x_1, \dots, x_w) > C$, и поскольку $x_i \geq 0, i = \overline{1, w}$, то мы нашли точку, в которой удовлетворяются все неравенства-ограничения в (ПЗ.1.1), но $H(x_1, \dots, x_w) > C$ — максимального значения в (ПЗ.1.1). Полученное противоречие доказывает лемму.

Поскольку, согласно лемме, максимум в (ПЗ.1.1) достигается при $x_i > 0, i = \overline{1, w}$, и при таких x_i функция $H(\vec{x})$ гладкая, то необходимое условие максимума в (ПЗ.1.1) имеет вид [Алексеев и соавт., 1979]:

$$\begin{aligned} \text{А)} \lambda^0 \ln \frac{x_i}{\sum_{i=1}^w x_i} + \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k &= 0, i = \overline{1, w}, \\ \text{Б)} \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right) &= 0, k = \overline{1, m}, \\ \text{В)} \lambda^k \geq 0, k = \overline{0, m} \text{ и } (\lambda^0, \lambda^1, \dots, \lambda^m) &\neq \vec{0}. \end{aligned} \tag{ПЗ.1.2}$$

Заметим, что т. к. $\vec{q}^k = (q_1^k, \dots, q_w^k) \neq \vec{0}, k = \overline{1, m}$, то из А) и В) мы получаем $\lambda^0 \neq 0$, и поэтому можно положить $\lambda^0 = 1$.

Из А) мы получаем вид решения задачи (ПЗ.1.1):

$$x_i = n \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right), i = \overline{1, w}, \tag{ПЗ.1.3}$$

где $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, n обозначает $\sum_{i=1}^w x_i$ и вместе с вектором множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ находится из системы уравнений и неравенств, получающихся из (ПЗ.1.2) при подстановке (ПЗ.1.3):

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right) = 1, \\ \lambda^k \left(n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right) - L^k \right) = 0, k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, k = \overline{1, m}. \end{cases} \tag{ПЗ.1.4}$$

Находя из (ПЗ.1.4) n и $\vec{\lambda}$, мы находим x_i (ПЗ.1.3). Заметим, что согласно лемме, решение (ПЗ.1.2), а следовательно, и (ПЗ.1.4), всегда существует.

В дальнейшем мы будем называть решение (ПЗ.1.3) формулой структуры сообщества.

Покажем теперь, что решение (ПЗ.1.3) (формула видовой структуры) действительно дает решение задачи (ПЗ.1.1), т. е., что выполняются достаточные условия максимума. Для этого нужно исследовать вторую квадратичную форму, связанную с гессианом функции Лагранжа нашей задачи

$$L(\vec{x}, \vec{\lambda}) = -H(\vec{x}) + \sum_{k=1}^m \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right).$$

Пусть $\vec{x} = (\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_w)$ есть решение (ПЗ.1.3). Из номеров $k = \overline{1, m}$ выделим те, для которых $\sum_{i=1}^w q_i^k \hat{x}_i = L^k$ (такие номера всегда существуют, т. к. из первого уравнения системы (ПЗ.1.4) следует, что существует $\lambda^j > 0$, $j \in \overline{1, m}$, а из второй группы уравнений системы (2.4) следует, что для этого номера j выполняется $\sum_{i=1}^w q_i^j \hat{x}_i = L^j$). Не ограничивая общности, считаем, что это — номера $j = \overline{1, \ell}$ ($\ell \leq m$). Кроме того, обозначим $\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j$ как $f_j(\vec{x})$, $j = \overline{1, \ell}$, а $-H(\vec{x})$ как $f_0(\vec{x})$. Тогда достаточное условие локального максимума в задаче (ПЗ.1.1) имеет вид [Алексеев и соавт., 1979]: существует $\alpha > 0$ такое, что

$$L_{xx}(\vec{\hat{x}}) [\vec{t}, \vec{t}] \geq \alpha \|\vec{t}\|^2 \quad (\text{ПЗ.1.5})$$

для любого вектора \vec{t} , принадлежащего конусу допустимых вариаций

$$P = \left\{ \vec{t} \in \mathbb{R}^w \mid \left(\vec{f}'_j(\vec{\hat{x}}), \vec{t} \right) \leq 0, j = \overline{0, \ell} \right\}.$$

Здесь $\vec{f}'_j(\vec{\hat{x}}) = \left(\frac{\partial f_j}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial f_j}{\partial x_w} \right)$ — градиент $f_j(\vec{x})$ в $(\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_w)$, $L_{xx}(\vec{\hat{x}}) [\vec{t}, \vec{t}]$ — значение квадратичной формы, связанной с гессианом $L(\vec{x}, \vec{\lambda})$ в $(\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_w)$ на векторе \vec{t} .

Заменяя L_{xx} на $-H_{xx}$, а \vec{t} на $\frac{\vec{t}}{\|\vec{t}\|}$, перепишем (ПЗ.1.5) в виде

$$H_{xx}(\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_w) [\vec{n}, \vec{n}] \leq -\alpha \quad (\text{ПЗ.1.6})$$

для любого $\vec{n} \in S \cap P$, где $S = \{\vec{n} \in \mathbb{R}^w \mid \|\vec{n}\| = 1\}$ — единичная сфера в \mathbb{R}^w .

Но

$$-\frac{\partial^2 H}{\partial x_i \partial x_j} = \begin{pmatrix} \frac{1}{x_1} - \frac{1}{n} & & -\frac{1}{n} & \dots & -\frac{1}{n} \\ & -\frac{1}{n} & \frac{1}{x_2} - \frac{1}{n} & -\frac{1}{n} & \dots -\frac{1}{n} \\ & & \vdots & \ddots & \\ & & & & \frac{1}{x_w} - \frac{1}{n} \\ -\frac{1}{n} & & & & \frac{1}{x_w} - \frac{1}{n} \end{pmatrix}, \quad (\text{ПЗ.1.7})$$

где $n = \sum_{i=1}^w x_i$. (Мы полагаем $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$.)

Считая угловые миноры матрицы (ПЗ.1.7), мы получаем, что угловой

минор порядка k $D_k = \frac{n - \sum_{i=1}^k x_i}{n \prod_{i=1}^k x_i}$. Поэтому ранг матрицы (ПЗ.1.7) равен

$w-1$ и $D_1 > 0, \dots, D_{w-1} > 0, D_w = 0$ (у нас $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$). Применяя правило Якоби для подсчета сигнатуры квадратичной формы [Гантмахер, 1953], мы получаем, что для всех \vec{x} таких, что $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$, квадратичная форма, связанная с гессианом $H(\vec{x})$, имеет $w-1$ отрицательное собственное число и одно нулевое собственное число, причем в некоторой точке $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ собственный вектор, соответствующий этому числу, имеет координаты $t_1 = \mu x_1, \dots, t_w = \mu x_w$ ($\mu \neq 0$).

Вернемся теперь к (ПЗ.1.6). Т. к. множество $S \cap K$ компактно, квадратичная форма H_{xx} достигает на нем своего максимума β . Из свойств H_{xx} получаем, что $\beta \leq 0$. Если $\beta < 0$, то, приняв $\alpha = -\beta$, получаем (ПЗ.1.6). Предположим, что $\beta = 0$. Тогда существует вектор $\vec{m} \in P$ (т. к. $\vec{m} \in P \cap S$) такой, что $\vec{m} = \hat{x} \mu$ ($\mu \neq 0$). Т. к. $\vec{m} \in P$, следовательно,

$$-\sum_{i=1}^w \frac{\partial H}{\partial x_i}(\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_w) m_i = -\mu \sum_{i=1}^w \ln \left(\frac{\sum_{i=1}^w \hat{x}_i}{\hat{x}_i} \right) \hat{x}_i \leq 0,$$

и поэтому $\mu > 0$. Но тогда для $j = \overline{1, \ell}$ $0 < \mu L^j = \mu \sum_{i=1}^w q_i^j \bar{x}_i = \sum_{i=1}^w q_i^j m_i \leq 0$ (по определению P). Полученное противоречие доказывает, что $\beta < 0$. Таким образом, мы получаем, что $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ (ПЗ.1.3) действительно дает решение (ПЗ.1.1).

Докажем, наконец, что (ПЗ.1.1) имеет единственное решение. Предположим, что в результате решения (ПЗ.1.2)–(ПЗ.1.4) мы получаем два значения \vec{x}^1 и \vec{x}^2 ($\vec{x}^1 \neq \vec{x}^2$), каждое из которых есть локальный максимум для задачи (ПЗ.1.1). Из анализа свойств квадратичной формы, связанной с гессианом $H(\vec{x})$, мы видим, что $-H(\vec{x})$ — выпуклая функция, и, таким образом для любых \vec{y}^1 и \vec{y}^2 таких, что $y_i^j > 0$, $i = \overline{1, w}$, $j = 1, 2$, и всех $\alpha \in [0; 1]$ выполняется неравенство $H(\alpha \vec{y}^1 + (1 - \alpha) \vec{y}^2) \geq \alpha H(\vec{y}^1) + (1 - \alpha) H(\vec{y}^2)$. Стандартными методами выпуклого анализа [Алексеев и соавт., 1979] отсюда можно показать, что всякий локальный максимум в (ПЗ.1.1) является глобальным, и поэтому $H(\vec{x}^1) = H(\vec{x}^2) = C = H(\alpha \vec{x}^1 + (1 - \alpha) \vec{x}^2)$, $\alpha \in [0; 1]$, т. е. $H(\vec{x})$ постоянна на отрезке с концами \vec{x}^1 и \vec{x}^2 . Пусть $\vec{t} = \vec{x}^1 - \vec{x}^2$, следовательно $H(\vec{x}^2 - \alpha \vec{t}) = C$. Поэтому $\sum_{i,j=1}^w \frac{\partial^2 H}{\partial x_i \partial x_j}(\vec{x}^2) t^i t^j = 0$. Отсюда мы получаем $\vec{t} = \bar{\mu} \vec{x}^2$ ($\bar{\mu} \neq 0$), и поэтому $\vec{x}^1 = \mu \vec{x}^2$ для некоторого $\mu > 0$. Но тогда $H(\vec{x}^1) = \mu H(\vec{x}^2)$, что вместе с условием $H(\vec{x}^1) = H(\vec{x}^2) = C \neq 0$ дает $\mu = 1$, и поэтому $\vec{x}^1 = \vec{x}^2$.

Суммируя, мы приходим к следующему результату.

Теорема существования и единственности.

Для любого вектора

$$\vec{L} \in \bar{I}R_+^m = \{ \vec{L} \in IR^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m} \}$$

решение задачи (ПЗ.1.1) существует, единственно и дается формулой видовой структуры (ПЗ.1.3)

$$x_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i), \quad i = \overline{1, w},$$

где $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, а n и $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ есть решение системы (ПЗ.1.4):

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \\ \lambda^k \left(n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) - L^k \right) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases}$$

П3.2. Теорема стратификации

Как было показано выше, для любого $\vec{L} \in \check{I}R_+^m$ на решении (П3.1.1) некоторые из неравенств $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i \leq L^k$, $k = \overline{1, m}$, обязательно обращаются в равенства. В принципе, возможно $2^m - 1$ вариантов наборов таких равенств. Все ли эти варианты действительно реализуются, когда \vec{L} пробегает все $\check{I}R_+^m$? Можно ли как-нибудь описать подмножества $\check{I}R_+^m$, соответствующие каждому из возможных вариантов?

Будем пока рассматривать случай $w > m$.

Прежде всего, рассмотрим задачу с ограничениями-равенствами:

$$\left\{ \begin{array}{l} H(x_1, \dots, x_w) = \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) - \sum_{i=1}^w x_i \ln x_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k x_i = L^k, k = \overline{1, m}, \\ x_i \geq 0, i = \overline{1, w}. \end{array} \right. \quad (\text{П3.2.1})$$

Мы считаем, что \vec{L} в (П3.2.1) принадлежит внутренности конуса $K = \left\{ \vec{L} \in IR^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i, x_i \geq 0 \right\}$, где \vec{q}_i — те же, что и в (П3.1.1).

Исследование (П3.2.1) похоже на исследование (П3.1.1). Т. к. $H(\vec{x})$ — непрерывна, а ограничения задают компактное множество, то решение (П3.2.1) существует.

Для \vec{L} , принадлежащих внутренности K , максимум в (П3.2.1) достигается при $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$. Действительно, если мы предположим противное, т. е. что максимум достигается в точке $\check{x}_1 > 0, \check{x}_2 > 0, \dots, \check{x}_\ell > 0, \check{x}_{\ell+1} = 0, \dots, \check{x}_w = 0$ ($\ell < w$) для некоторого \vec{L}_0 из внутренности K , то найдем для этого \vec{L}_0 решение $\vec{x}^1 = (x_1^1, \dots, x_w^1)$ системы

$$\left\{ \begin{array}{l} \sum_{i=1}^w q_i^1 x_i = L_0^1, \\ \dots\dots\dots \\ \sum_{i=1}^w q_i^m x_i = L_0^m, \end{array} \right.$$

такое, что $x_1^1 > 0, \dots, x_w^1 > 0$. Такое решение существует, т. к. если ввести $\vec{q} = \sum_{i=1}^w \vec{q}_i$, то для малых $\delta > 0$ вектор $\vec{L}_1 = \vec{L}_0 - \delta \vec{q}$ по-прежнему принадлежит внутренней K , следовательно, $\vec{L}_1 = \sum_{i=1}^w \widehat{x}_i \vec{q}_i$, $\widehat{x}_i \geq 0$, и поэтому если $x_i^1 = \widehat{x}_i + \delta > 0$, то $\vec{L}_0 = \sum_{i=1}^w x_i^1 \vec{q}_i$. Поэтому если $\alpha_i = x_i^1 - x_i^0$, $i = \overline{1, w}$, то для достаточно малых $\varepsilon > 0$ точка $\vec{x}(\varepsilon) = \vec{x}^0 + \varepsilon \vec{\alpha}$ ($\vec{\alpha} = (\alpha_1, \dots, \alpha_w)$) удовлетворяет всем ограничениям в (П3.2.1). Но если $F(\varepsilon) = H(\vec{x}(\varepsilon))$, то $\frac{\partial F}{\partial \varepsilon} = \sum_{i=1}^{\ell} \ln \left(\frac{\sum_{i=1}^{\ell} x_i^0 + \varepsilon \sum_{i=1}^w \alpha_i}{x_i^0 + \varepsilon \alpha_i} \right) \alpha_i + \sum_{i=\ell+1}^w \ln \left(\frac{\sum_{i=1}^{\ell} x_i^0 + \varepsilon \sum_{i=1}^w \alpha_i}{\varepsilon \alpha_i} \right) \alpha_i > 0$ при малых $\varepsilon > 0$. Но $F(0) = C$ — максимальное значение в (П3.2.1). Таким образом, существует допустимая точка \vec{x} , в которой $H(\vec{x}) > C$. Это противоречие и показывает, что на решении задачи (П3.2.1) $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$.

Выписывая необходимое условие экстремума для гладких задач с ограничениями-равенствами [Алексеев и соавт., 1979], мы получаем, что решение (П3.2.1) должно иметь вид

$$x_i = n \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right), \quad i = \overline{1, w}, \quad (\text{П3.2.2})$$

где n и вектор множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ ищутся из системы

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right) = 1, \\ n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp\left(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i\right) = L^k, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (\text{П3.2.3})$$

Достаточное условие того, чтобы (П3.2.2) было решением (П3.2.1), имеет вид [Алексеев и соавт., 1979]

$$H_{xx}(\vec{x}) [\vec{n}, \vec{n}] \leq -\alpha$$

для некоторого $\alpha > 0$ и для любого $\vec{n} \in S \cap P$, где S — единичная сфера в \mathbb{R}^w , а $P = \left\{ \vec{t} \in \mathbb{R}^w \mid \sum_{i=1}^w q_i^k t_i = 0, k = \overline{1, m} \right\}$. Рассуждая аналогично случаю задачи с неравенствами (П3.1.1), мы получаем, что максимум $H_{xx}(\vec{x})$ на $S \cap P$ равен 0 только в том случае, когда существует $\vec{t} \in P$ такой, что

$\vec{t} = \mu \vec{x}$, где \vec{x} имеет вид (ПЗ.2.2), а $\mu \neq 0$. Но этого быть не может, поскольку $0 = \sum_{i=1}^w q_i^k t_i = \mu \sum_{i=1}^w q_i^k x_i = \mu L^k \neq 0$, $k = \overline{1, m}$. И, таким образом, (ПЗ.2.2) действительно дает решение (ПЗ.2.1).

То, что решение (ПЗ.2.1) единственно, доказывается абсолютно так же, как и единственность решения (ПЗ.1.1).

Суммируя, можно сказать, что решение (ПЗ.2.1) для $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m)$, принадлежащих внутренности конуса $K = \left\{ \vec{L} \in IR^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i, x_i \geq 0 \right\}$, существует, единственно и дается формулой (ПЗ.2.2), где n и $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ ищутся из системы (ПЗ.2.3).

Заметим, что этот вывод сохраняется и для случая $w = m$, хотя в этом случае для любого вектора \vec{L} , принадлежащего внутренности конуса K , система уравнений

$$\sum_{i=1}^w q_i^k x_i = L^k, \quad k = \overline{1, m}$$

однозначно определяет $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ с $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$, и поэтому формально экстремальная задача (ПЗ.2.1) теряет смысл. Но при $w = m$ мы можем рассуждать следующим образом. По заданному \vec{L} мы находим $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$, а потом находим единственное решение $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ системы

$$\left(\vec{\lambda}, \vec{q}_i \right) = -\ln \frac{x_i}{\sum_{i=1}^w x_i}, \quad i = \overline{1, w},$$

и тогда $n = \sum_{i=1}^w x_i$ и $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ удовлетворяют системе (ПЗ.2.3) и x_i , $i = \overline{1, w}$ имеет вид (ПЗ.2.2).

Можно также заметить, что все приведенные рассуждения о задаче (ПЗ.2.1) полностью применимы (при $w \geq m$) к семейству задач вида

$$\begin{cases} H(x_1, \dots, x_w) = \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) - \sum_{i=1}^w x_i \ln x_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j x_i = L^j, \quad j \in J, \\ x_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}, \end{cases} \quad (\text{ПЗ.2.4})$$

где $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$, $J \neq \emptyset$, матрица (q_i^j) , $i = \overline{1, w}$, $j \in J$ получена из матрицы (q_i^j) задачи (ПЗ.1.1) вычеркиванием столбцов с номерами $j \notin J$,

а $\vec{L} = (L^j, j \in J)$ принадлежит внутренности конуса $K_J = \left\{ \vec{L} \in \mathbb{R}^{|\bar{J}|} \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i^j, x_i \geq 0 \right\}$, где \vec{q}_i^j — i -тая вектор-строка матрицы (q_i^j) , $i = \overline{1, w}$, $j \in J$, если соблюдено дополнительное условие: для каждого $i \in \overline{1, w}$ существует такой $j \in J$, что $q_i^j > 0$.

Будем теперь рассматривать взаимосвязь (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.1) при условии $q_i^j > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$ и $w \geq m$.

Прежде всего, отметим, что при $m = 1$ (ПЗ.1.4) и (ПЗ.2.3) совпадают, и поэтому при $m = 1$ задачи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.1) эквивалентны (имеют одинаковые решения для одинаковых L).

Пусть теперь $m \geq 2$. Перейдем от (ПЗ.2.3) к системе только на $\lambda^1, \dots, \lambda^m$

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \\ \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)} = \frac{L^k}{L^m}, k = \overline{1, m-1}. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.2.5})$$

В координатах $t^1 = \frac{L^1}{L^m}, \dots, t^{m-1} = \frac{L^{m-1}}{L^m}$ внутренности конуса K будет соответствовать некоторая ограниченная область T в $\check{\mathbb{R}}_+^m = \{ \vec{t} \in \mathbb{R}^{m-1} \mid t^i > 0, i = \overline{1, m-1} \}$, ибо $0 < \min_{i=1, w} \left\{ \frac{q_i^k}{q_i^m} \right\} \leq \frac{L^k}{L^m} \leq \max_{i=1, w} \left\{ \frac{q_i^k}{q_i^m} \right\} < +\infty$, $k = \overline{1, m-1}$, для \vec{L} из K .

Рассмотрим теперь отображение поверхности N в \mathbb{R}^m с координатами $\lambda^1, \dots, \lambda^m$, задаваемой уравнением $\sum_{i=1}^w \exp(-\lambda^1 q_i^1 - \lambda^2 q_i^2 - \dots - \lambda^m q_i^m) = 1$ в $\check{\mathbb{R}}_+^{m-1}$ с координатами t^1, \dots, t^{m-1} по формулам

$$t^k = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}, k = \overline{1, m-1}. \quad (\text{ПЗ.2.6})$$

Покажем, что функция (ПЗ.2.6) отображает N в T . Для любой $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ из N , если $n = \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) \right)^{-1}$, то для вектора

$\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ с $x_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$, $i = \overline{1, w}$ вектор $\vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i$ принадлежит внутренности конуса K по определению, и поэтому $\frac{L^1}{L^m}, \dots, \frac{L^{m-1}}{L^m}$ принадлежит T . Но $\frac{L^k}{L^m} = t^k$, $k = \overline{1, m-1}$.

С другой стороны, для любой точки $\vec{t} \in T$ мы можем найти некоторый вектор $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m)$ из внутренности конуса K , такой, что $t^k = \frac{L^k}{L^m}$, $k = \overline{1, m-1}$ и для этого вектора \vec{L} решить систему (ПЗ.2.3), т. к. система (ПЗ.2.3) дает по формуле (ПЗ.2.2) решение задачи (ПЗ.2.1), которое существует для этого \vec{L} . Тогда образом полученного при решении (ПЗ.2.3) $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ будет при отображении (ПЗ.2.6) наша точка \vec{t} . Предположим, что для некоторой $\vec{t} \in T$ существуют два вектора $\vec{\lambda}_1 = (\lambda_1^1, \dots, \lambda_1^m)$ и $\vec{\lambda}_2 = (\lambda_2^1, \dots, \lambda_2^m)$, таких, что отображаются в эту выбранную \vec{t} . Тогда, по-прежнему беря для этой \vec{t} некоторый вектор \vec{L} из внутренности K , мы получаем, что $x_i^1 = n^1 \exp(-\vec{\lambda}_1, \vec{q}_i)$, $i = \overline{1, w}$, и $x_i^2 = n^2 \exp(-\vec{\lambda}_2, \vec{q}_i)$, $i = \overline{1, w}$, и $n^j = \frac{L^1}{\sum_{i=1}^w q_i^1 \exp(-\vec{\lambda}_j, \vec{q}_i)}$, $j = \overline{1, 2}$, дают решение (ПЗ.2.1) для данного \vec{L}

(т. к. выполнены необходимые и достаточные условия максимума). Но решение у (ПЗ.2.1) единственно, поэтому

$$n^1 \exp(-\vec{\lambda}_1, \vec{q}_i) = n^2 \exp(-\vec{\lambda}_2, \vec{q}_i), \quad i = \overline{1, w},$$

и поскольку $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}_1, \vec{q}_i) = \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}_2, \vec{q}_i) = 1$, то $n^1 = n^2$, а потому если $\vec{\lambda} = \vec{\lambda}_1 - \vec{\lambda}_2$, то $(\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 0$, $i = \overline{1, w}$, и т. к. $\text{rank}(q_i^j) = m$, то $\vec{\lambda} = 0$ и поэтому $\vec{\lambda}_1 = \vec{\lambda}_2$. Таким образом, мы получаем, что отображение (ПЗ.2.6) задает биекцию N на T .

Утверждение. Биекция поверхности N на область T , задаваемая формулой (ПЗ.2.6), есть C^∞ — диффеоморфизм.

Доказательство. Прежде всего, отметим, что из уравнения поверхности N $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1$, где $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, мы можем определить

функцию $\lambda^m(\lambda^1, \dots, \lambda^m): \mathbb{R}^{m-1} \rightarrow \mathbb{R}$ и по теореме о неявной функции $\lambda^m \in C^\infty(\mathbb{R}^{m-1}; \mathbb{R})$.

Лемма. Квадратичная форма, определяемая гессианом $\lambda^m(\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, положительно определена (т. е. λ^m — строго выпуклая функция).

Доказательство. Пусть $\vec{h} = (h^1, \dots, h^{m-1})$ — произвольный ненулевой вектор. Тогда прямое вычисление дает

$$\sum_{k, \ell=1}^{m-1} \frac{\partial^2 \lambda^m}{\partial \lambda^k \partial \lambda^\ell} h^k h^\ell = \frac{\left(\sum_{i=1}^w \ell_i^2 \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^w \ell_i q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right) + \left(\sum_{i=1}^w (q_i^m)^2 \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right)^2}{\left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right)^3},$$

где $\varphi_i = \exp(-q_i^1 \lambda^1 - \dots - q_i^{m-1} \lambda^{m-1} - q_i^m \lambda^m(\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1}))$ и $\ell_i = \sum_{k=1}^{m-1} h^k q_i^k$, $i = \overline{1, w}$.

Нас интересует случай, когда $\left(\sum_{i=1}^w \ell_i q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right) > 0$, ибо в противоположном случае лемма очевидно верна. Заменяя в случае необходимости \vec{h} на $-\vec{h}$, мы всегда можем считать, что $\sum_{i=1}^w \ell_i q_i^m \varphi_i > 0$ и $\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i > 0$.

Обозначив теперь

$$a = \sqrt{\sum_{i=1}^w \ell_i^2 \varphi_i} \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right), \quad b = \sqrt{\sum_{i=1}^w (q_i^m)^2 \varphi_i} \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right),$$

$$\alpha_i = q_i^m \sqrt{\varphi_i} \quad \text{и} \quad \beta_i = |\ell_i| \sqrt{\varphi_i}, \quad i = \overline{1, w},$$

мы имеем следующую цепочку равенств и неравенств:

$$\begin{aligned} a^2 + b^2 &= \left(\sum_{i=1}^w \ell_i^2 \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^w (q_i^m)^2 \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right)^2 \stackrel{1)}{\geq} 2ab = \\ &= 2 \sqrt{\sum_{i=1}^w \ell_i^2 \varphi_i} \sqrt{\sum_{i=1}^w (q_i^m)^2 \varphi_i} \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right) = \\ &= 2 \sqrt{\sum_{i=1}^w \beta_i^2} \sqrt{\sum_{i=1}^w \alpha_i^2} \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right) \stackrel{2)}{\geq} 2 \left(\sum_{i=1}^w \alpha_i \beta_i \right) \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right) = \\ &= 2 \left(\sum_{i=1}^w (\ell_i (q_i^m \varphi_i)) \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right) \right) \stackrel{3)}{\geq} 2 \left(\sum_{i=1}^w \ell_i q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w q_i^m \varphi_i \right) \left(\sum_{i=1}^w \ell_i \varphi_i \right). \end{aligned}$$

В этой цепочке неравенства 1) и 3) очевидны, а 2) — прямое следствие неравенства Гельдера. Но 3) обращается в равенство тогда и только тогда, когда $\ell_i \geq 0, i = \overline{1, w}$. Но в этом случае 2) обращается в равенство только если $\vec{\ell}$ и $\vec{q}_i^m = (q_i^m, \dots, q_w^m)$ пропорциональны, но это противоречит условию $\text{rank}(q_i^k) = m$. Лемма полностью доказана.

Докажем теперь утверждение. Если $\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1}$ принять за локальные координаты на N и заметить, что t^k в формуле (ПЗ.2.6) есть не что иное, как $-\frac{\partial \lambda^m}{\partial \lambda^k}, k = 1, \dots, m-1$, то отсюда непосредственно получаем, что якобиан (ПЗ.2.6), рассматриваемого как отображение $(\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1}) \mapsto (t^1, \dots, t^{m-1})$, есть не что иное, как гессиан $-\lambda^m = -\lambda^m(\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1})$, и, в частности, не вырожден на IR^{m-1} . Поэтому по теореме об обратной функции отображение (ПЗ.2.6) есть локальный C^∞ диффеоморфизм N на T . Но (ПЗ.2.6) есть биекция, из чего и следует наше утверждение.

Следствие. Для обратного к (ПЗ.2.6) отображения $(t^1, \dots, t^{m-1}) \mapsto (\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1})$ области T на поверхность N выполняется $\frac{\partial \lambda^i}{\partial t^i} < 0$ всюду в $T, i = 1, \dots, m-1$.

Доказательство: По теореме об обратной функции

$$\left(\frac{\partial \lambda^i}{\partial t^i} \right) = \left(\frac{\partial t^i}{\partial \lambda^i} \right)^{-1} = \left(-\frac{\partial^2 \lambda^m}{\partial \lambda^i \partial \lambda^j} \right)^{-1}, i, j = 1, \dots, m-1.$$

Но, как было показано в доказательстве утверждения, $\left(-\frac{\partial^2 \lambda^m}{\partial \lambda^i \partial \lambda^j} \right)$ — положительно определенная квадратичная форма и поэтому имеет положительный определитель, положительные элементы на диагонали и положительные главные миноры (т.е. миноры с одинаковыми номерами строк и столбцов) [Гантмахер, 1953]. После этого наблюдения наше следствие получается из явной формы для диагональных элементов обратной матрицы.

Продолжим исследование взаимосвязи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.1). Обозначив $z^k = \exp(-\lambda^k), k = \overline{1, m}$, мы получаем, что отображение

$$t^k = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k z_1^{q_i^1} z_2^{q_i^2} \dots z_m^{q_i^m}}{\sum_{i=1}^w q_i^m z_1^{q_i^1} z_2^{q_i^2} \dots z_m^{q_i^m}}, k = 1, \dots, m-1 \tag{ПЗ.2.7}$$

задает C^∞ — диффеоморфизм поверхности N_z , задаваемой уравнением $\sum_{i=1}^w z_1^{q_1^i} z_2^{q_2^i} \dots z_m^{q_m^i} = 1$ в $\check{I}R_+^m = \{\vec{z} \in IR_+^m \mid z_k > 0, k = \overline{1, m}\}$ на область T .

Пусть теперь $V = \{\vec{z} \in IR^m \mid 0 \leq z_k \leq 1, k = \overline{1, m}\}$ — единичный куб в IR^m . Рассмотрим некоторые из его открытых граней, а именно множества

$$F(J) = \{\vec{z} \in IR^m \mid 0 < z_j < 1, j \in J; z_j = 1, j \in \{1; 2; \dots; m\} \setminus J\},$$

где J — некоторое непустое подмножество $\{1; 2; \dots; m\}$. Размерность грани $F(J)$ равна $|J|$, число k -мерных граней равно C_m^k ($k = 1, \dots, m$), и если $J = \{1; 2; \dots; m\}$, то $F(J)$ не что иное, как внутренность V , которую мы обозначим \check{V} .

Докажем индукцией по k (размерности грани), что $N_z \cap F(J) \neq \emptyset$ для любого J . Действительно, если $|J| = k = 1$, то уравнение $\sum_{i=1}^w z^{q_i^j} = 1$ всегда имеет решение $0 < z < 1$ при любых $j \in \overline{1, m}$, ибо $w > 1$ и $q_i^\ell > 0$. Пусть, далее, без ограничения общности $J = \{1; 2; \dots; k\}$ ($k \leq m$) и z_1, \dots, z_{k-1} — некоторое решение $\sum_{i=1}^w z_1^{q_1^i} \dots z_{k-1}^{q_{k-1}^i} = 1$. Т. к. $0 < z_\ell < 1$, $\ell = 1, \dots, k-1$, то мы можем найти некоторые \check{z}_ℓ такие, что $z_\ell < \check{z}_\ell < 1$, и, определив $a_i = \check{z}_1^{q_1^i} \dots \check{z}_{k-1}^{q_{k-1}^i}$, рассмотреть функцию $f(z) = \sum_{i=1}^w a_i z^{q_i^k}$. Т. к. $f(0) = 0$, $f(1) = \sum_{i=1}^w a_i > 1$, то существует \check{z} ($0 < \check{z} < 1$) такое, что $f(\check{z}) = 1$. Но тогда $(\check{z}_1, \dots, \check{z}_{k-1}, \check{z})$ — решение $\sum_{i=1}^w z_1^{q_1^i} \dots z_k^{q_k^i} = 1$, удовлетворяющее условиям $0 < z_\ell < 1$, $\ell = 1, \dots, k$.

Рассмотрим теперь $V \cap N_z$ и пусть \widehat{K}_T — образ $V \cap N_z$ при отображении (ПЗ.2.7). Пусть \widehat{K} — конус в $\check{I}R_+^m = \{\vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m}\}$, соответствующий \widehat{K}_T при отображении $t^k = \frac{L^k}{L^m}$, $k = 1, \dots, m-1$.

О конусе \widehat{K} мы можем сказать, что, во-первых, $\widehat{K} \subset K$, т. к. $\widehat{K} \subset T$ по построению и, во-вторых, каждому непустому подмножеству $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$ соответствует некоторая открытая $|J|$ -мерная часть \widehat{K} , отвечающая пересечению грани $F(J)$ куба V с N_z . В частности, внутренность \widehat{K} соответ-

ствуует $\tilde{V} \cap N_z$. Заметим также, что, как следует из формул (ПЗ.2.6) и (ПЗ.2.7), конус \widehat{K} непрерывно зависит от параметров задачи q_i^k , $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$.

Пусть теперь $\vec{L} \in \widehat{K}$. Тогда для λ^k , $k = \overline{1, m}$, полученных из (ПЗ.2.5) для данного \vec{L} , мы имеем $\lambda^k \geq 0$, $k = \overline{1, m}$. Поэтому для $\vec{L} \in \widehat{K}$ n и $\vec{\lambda}$, полученные из (ПЗ.2.5) и (ПЗ.2.3), удовлетворяют (ПЗ.1.4), и, следовательно, формула видовой структуры (ПЗ.1.3), которая дает решения (ПЗ.1.1) для этого \vec{L} , совпадает с (ПЗ.2.2), которая дает решения (ПЗ.2.1) для того же \vec{L} . Используя то, что в силу теорем единственности других решений у (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.1) нет, получаем, что для $\vec{L} \in \widehat{K}$ задачи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.1) эквивалентны.

Рассмотрим теперь задачу с неравенствами (ПЗ.1.1) с некоторым конкретным $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \in \tilde{IR}_+^m$. Пусть на решении (ПЗ.1.3) $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ мы имеем $\sum_{i=1}^w q_i^{j_p} x_i = L^{j_p}$, $j_p \in J$ и $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i < L^k$, $k \notin J$, где J — некоторое (непустое) подмножество $\{1; 2; \dots; m\}$. Тогда для соответствующих этому решению n и $\vec{\lambda}$ мы имеем из (ПЗ.1.4): $\lambda^k = 0$, $k \notin J$, а $\vec{\lambda}_J = \{\lambda^{j_1}, \lambda^{j_2}, \dots, \lambda^{j_\ell}\}$, $j \in J$, $p = \overline{1, \ell}$ и n удовлетворяют

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}_J, \vec{q}_i^J) = 1, \\ n \sum_{i=1}^w q_i^{j_p} \exp(-\vec{\lambda}_J, \vec{q}_i^J) = L^{j_p}, j_p \in J, \end{cases} \quad (\text{ПЗ.2.8})$$

где векторы $\vec{q}_i^J = (q_i^{j_1}, \dots, q_i^{j_\ell})$, $j_p \in J$, $p = \overline{1, \ell}$ получены вычеркиванием из \vec{q}_i элементов q_i^k для $k \notin J$. Из (ПЗ.2.8) мы видим, что решение (ПЗ.1.3) $x_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = n \exp(-\vec{\lambda}_J, \vec{q}_i^J)$, $i = \overline{1, w}$ дает одновременно решение задачи (ПЗ.2.4) с этим J и в силу единственности других решений у задачи (ПЗ.2.4) нет. Таким образом, мы показали, что для каждого данного $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \in \tilde{IR}_+^m$ можно найти такое подмножество J , что задачи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.4) с этим J эквивалентны (имеют одинаковые решения).

Возьмем теперь произвольное непустое $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$. Рассмотрим грань \widehat{K} , соответствующую грани $F(J)$ единичного куба V . Выберем произвольный $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m)$, принадлежащий этой грани. Тогда для него (ПЗ.2.3) имеет единственное решение n и $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, где $\lambda^k = 0$, $k \notin J$,

$\lambda^j > 0$, $j \in J$. Возьмем теперь произвольный $\vec{L}_0 \in \check{R}_+^m$, такой, что $L_0^j = L^j$, $j \in J$, а $L_0^k > L^k$, $k \notin J$. Тогда n и $\vec{\lambda}$, полученные ранее для \vec{L} , дают решение (ПЗ.1.4) для \vec{L}_0 . Поэтому формула видовой структуры (ПЗ.1.3) дает решение (x_1, \dots, x_w) , причем на этом решении $\sum_{i=1}^w q_i^j x_i = L_0^j$, $j \in J$, и $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i < L_0^k$, $k \notin J$. Это решение единственно, и, таким образом, для любого \vec{L}_0 такого, что существует \vec{L} , принадлежащий грани \widehat{K} , соответствующий $F(J)$ с условием, что $L_0^j = L^j$, $j \in J$ и $L_0^k \geq L^k$, $k \notin J$, задача (ПЗ.1.1) эквивалентна (ПЗ.2.4) с этим J .

Рассмотрим теперь взаимосвязь задач (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.1) в случае $w < m$, по-прежнему полагая $q_i^k > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$. Как уже было сказано при рассмотрении случая $w = m$, в случае $w < m$ задача (ПЗ.2.1) формально лишена смысла, т. к. для \vec{L} из внутренней K из системы уравнений

$$\sum_{i=1}^w q_i^k x_i = L^k, \quad k = \overline{1, m}$$

однозначно определяется $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ с $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$. Но мы просто по определению назовем этот \vec{x} решением (ПЗ.2.1).

Несколько подробнее скажем о задаче (ПЗ.2.4). Если для матрицы (q_i^j) , $i = \overline{1, w}$, $j \in J$ выполняется условие $\text{rank}(q_i^j) \geq w$, то однозначно находимый из ограничений вектор $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ с $x_i > 0$, $i = \overline{1, w}$ по-прежнему по определению считаем решением (ПЗ.2.4) с этим J . Если же $\text{rank}(q_i^j) < w$, то мы приходим к обычной экстремальной задаче. И ее единственное решение мы считаем решением (ПЗ.2.4).

При таком понимании решения задачи (ПЗ.2.4) остается совершенно справедливым вывод о том, что для каждого данного $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \in \check{R}_+^m$ существует такое непустое подмножество $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$, что задачи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.4) с этим J эквивалентны.

Покажем теперь, что, когда \vec{L} пробегает все \check{R}_+^m , соответствующее J пробегает все 2^{m-1} варианта.

Полностью аналогично случаю $w \geq m$ можно показать, что поверхность N_z , задаваемая уравнением $\sum_{i=1}^w z_1^{q_i^1} z_2^{q_i^2} \dots z_m^{q_i^m} = 1$, имеет непустое пересечение со всеми гранями единичного куба $V = \left\{ \vec{z} \in \mathbb{R}^m \mid 0 \leq z_k \leq 1, k = \overline{1, m} \right\}$.

Возьмем теперь произвольное непустое $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$. Пусть $\vec{z} = (z_1, \dots, z_m)$ — некоторая точка из $N_z \cap F(J)$, и, следовательно, если $\lambda^k = -\ln z^k$, $k = \overline{1, m}$, то $\lambda^j > 0$, $j \in J$, $\lambda^k = 0$, $k \notin J$, и $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1$ для $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$. Определим теперь

$$\beta_i = \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i), \quad i = \overline{1, w}.$$

Тогда $\sum_{i=1}^w \beta_i = 1$ и $0 < \beta_i < 1$, $i = \overline{1, w}$. Тогда если $x_i = \frac{\beta_i}{\beta_w}$, $i = \overline{1, w-1}$, $x_w = 1$, то определим вектор $\vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i$. Пусть теперь, как и в случае $w \geq m$, $\vec{L}_0 \in iR_+^m$ такой, что $L_0^j = L^j$, $j \in J$, а $L_0^k > L^k$, $k \notin J$. Тогда $n = \frac{1}{\beta_m}$ и $\vec{\lambda}$, полученное ранее, дают решение системы (ПЗ.1.4) для этого \vec{L}_0 , и поэтому формула видовой структуры (ПЗ.1.3) дает решение (x_1, \dots, x_w) задачи (ПЗ.1.1) ($x_i = \frac{\beta_i}{\beta_w}$, $i = \overline{1, w-1}$, $x_w = 1$). Это решение единственно и для него $\sum_{i=1}^w q_i^j x_i = L_0^j$, $j \in J$ и $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i < L_0^k$, $k \notin J$. Заметим, что и в этом случае конус \widehat{K} зависит от q_i^k , $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$ непрерывно (и даже C^∞ -гладко).

Снимем, наконец, ограничение $q_i^k > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$.

Вывод о том, что для каждого данного $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \in \check{I}R_+^m$ существует такое непустое подмножество $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$, что задачи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.4) с этим J эквивалентны, остается по-прежнему справедливым. Важно теперь понять, какие возможны варианты для J , когда \vec{L} пробегает всё $\check{I}R_+^m$.

Из нашего рассмотрения в случае $q_i^k > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$, видно, что надо исследовать вопрос о пересечении поверхности N_z , по-прежнему задаваемой уравнением $\sum_{i=1}^w z_1^{q_i^1} z_2^{q_i^2} \dots z_m^{q_i^m} = 1$, с гранями $F(J)$ единичного куба V .

Пусть $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$ такое, что существует номер $j \in \overline{1, w}$ такой, что

$$\vec{q}_j^J = (q_j^1, \dots, q_j^j) = \vec{0}, \quad j_p \in J, \quad p = \overline{1, \ell}.$$

Тогда в сумме $\sum_{i=1}^w z_{j_1}^{q_i^{j_1}} z_{j_2}^{q_i^{j_2}} \dots z_{j_\ell}^{q_i^{j_\ell}}$ слагаемое с этим номером равно 1 для $0 < z_{j_p} < 1$, $j_p \in J$, $p = \overline{1, \ell}$, а остальные слагаемые положительны и поэтому поверхность N_z не пересекает соответствующую грань $F(J)$, т. к. уравнение $\sum_{i=1}^w z_1^{q_i^1} z_2^{q_i^2} \dots z_m^{q_i^m} = 1$ не имеет таких решений, что $0 < z_{j_p} < 1$, $j_p \in J$, $z_j = 1$, $j \in \{1; 2; \dots; m\} \setminus J$.

Покажем, что для всех остальных непустых подмножеств J

$$N_z \cap F(J) = \emptyset.$$

Назовем непустое подмножество $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$ допустимым, если для любого $i \in \overline{1, w}$

$$\vec{q}_i^J = (q_i^{j_1}, \dots, q_i^{j_\ell}), \quad j_p \in J, \quad p = \overline{1, \ell}.$$

Отметим, что множество допустимых подмножеств не пусто, т. к. по самому смыслу задачи $\{1; 2; \dots; m\}$ — допустимое подмножество.

Пусть J_0 — некоторое допустимое подмножество. Если существует цепочка $J_0 \supset J_1 \supset J_2 \supset \dots \supset J_\ell$ такая, что $|J_p| = |J_{p-1}| - 1$, $p = \overline{1, \ell}$, J_p — допустимые, $p = \overline{0, \ell}$, $|J_\ell| = 1$, то, полностью повторяя доказательство для случая $q_i^k > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$, мы получаем $N_z \cap F(J) \neq \emptyset$. Предположим теперь, что для J_0 такой цепочки нет. Не ограничивая общности, предположим, что $J_0 = \{1; 2; \dots; k\}$ ($k \leq m$) и $J_1 = \{1; 2; \dots; k-1\}$ не являются допустимыми. Если для некоторого номера $j \in \overline{1, w}$ $q_j^k = 0$, то, поскольку J_0 — допустимое, среди потребностей q_j^1, \dots, q_j^{k-1} существуют ненулевые (положительные), и поэтому можно найти $(\check{z}_1, \dots, \check{z}_{k-1})$ такие, что $0 < \check{z}_\ell < 1$, $\ell = \overline{1, k-1}$,

и $\sum_{i=1}^w \check{z}_1^{q_i^1} \check{z}_2^{q_i^2} \dots \check{z}_{k-1}^{q_i^{k-1}} < 1$. Тогда для функции $f(z) = \sum_{i=1}^w a_i z^{q_i^k}$ с $a_i = \check{z}_1^{q_i^1} \check{z}_2^{q_i^2} \dots \check{z}_{k-1}^{q_i^{k-1}} > 0$

мы имеем $f(0) < 1$ и $f(1) > 1$ (поскольку J_1 не является допустимым). И поэтому существует z_0 такое, что $0 < z_0 < 1$ и $f(z_0) = 1$, но тогда точка $(\check{z}_1, \dots, \check{z}_{k-1}, z_0) \in N_z \cap F(J)$.

Суммируя, получаем следующий результат.

Непустое подмножество J множества $\{1; 2; \dots; m\}$ назовем допустимым, если для любого $i \in \overline{1, w}$ имеет место

$$\vec{q}_i^J = (q_i^{j_1}, \dots, q_i^{j_\ell}) \neq \vec{0}, \quad j_p \in J, \quad p = \overline{1, \ell}.$$

Тогда имеет место

Теорема стратификации. Область $\check{R}_+^m = \{\vec{L} \in R^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m}\}$

является объединением непересекающихся конусов S^J , находящихся во взаимнооднозначном соответствии с допустимыми подмножествами J множества $\{1; 2; \dots; m\}$ в том смысле, что если некоторый \vec{L} принадлежит конусу S^J , отвечающему J , то для этого \vec{L} задача (ПЗ.1.1) эквивалентна задаче (ПЗ.2.4) с этим J , т. е. задаче

$$\begin{cases} H(x_1, \dots, x_w) = \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w x_i \right) - \sum_{i=1}^w x_i \ln x_i \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j x_i = L^j, \quad j \in J, \\ x_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{cases}$$

ПЗ.3 Теорема о максимуме видовых обилий

Здесь рассмотрена задача о том, при каких $\vec{L} \in \check{R}_+^m = \{\vec{L} \in R^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m}\}$ относительная (а следовательно, и абсолютная) численность вида с номером $i \in \overline{1, w}$ максимальна. При этом мы будем полагать $q_i^k > 0, i = \overline{1, w}, k = \overline{1, m}$. Как будет видно дальше, это условие естественно при формулировке основного результата. О случае, когда допускаются нулевые квоты, мы сделаем замечание в конце раздела.

Начнем со случая $w \geq m$.

Прежде всего, заметим, что из формулы видовой структуры (ПЗ.1.3) следует, что относительные численности

$$p_i = \frac{x_i}{n} = \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i), \quad i \in \overline{1, w}, \quad (\text{ПЗ.3.1})$$

зависят только от $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, и поэтому из теоремы стратификации и системы (ПЗ.2.5) получается, что p_i из формулы (ПЗ.3.1) зависят лишь от отношений $\frac{L^1}{L^m}, \dots, \frac{L^{m-1}}{L^m}$. (В областях однофакторного лимитирования p_i вообще от \vec{L} не зависят.)

Далее, как было показано при доказательстве теоремы стратификации, если $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m)$ принадлежит грани конуса \bar{K} (см. ПЗ.1 и ПЗ.2), соответствующей некоторому непустому $J \subset \{1; 2; \dots; m\}$, то любому $\vec{L}_0 \in \check{IR}_+^m$, такому, что $L_0^j = L^j$, $j \in J$, $L_0^k \geq L^k$, $k \notin J$ соответствуют те же n и $\lambda^1, \dots, \lambda^m$, что и \vec{L} .

Из этих двух замечаний мы получаем, что значения p_i из формулы (ПЗ.3.1) для всего множества $\vec{L}_0 \in \check{IR}_+^m$ полностью определяются значениями p_i на множестве \bar{K}_i в пространстве с координатами t^1, \dots, t^{m-1} — образе при отображении (ПЗ.2.6):

$$t^k = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}, \quad k = \overline{1, m-1}, \quad (\text{ПЗ.3.2})$$

множества $IR_+^m \cap N$, где $IR_+^m = \{\vec{\lambda} \in IR^m \mid \lambda^k \geq 0, k = \overline{1, m}\}$ и N — поверхность $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = \sum_{i=1}^w \exp\left(-\sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k\right) = 1$.

Вспоминая, что, согласно утверждению из раздела ПЗ.2, отображение (ПЗ.3.2), рассматриваемое на всей поверхности N , есть C^∞ -дiffeоморфизм на образ, мы видим, что задача о максимуме p_i на \bar{K}_i эквивалентна задаче о максимуме $\varphi_i = \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$ на $IR_+^m \cap N$. Т. к. $IR_+^m \cap N$ компактно, а φ_i — непрерывна, то максимум в обеих задачах достигается. Этот максимум для φ_i лежит среди максимумов φ_i на множествах $F(J) \cap N$, где $F(J)$ — открытые грани IR_+^m , т. е. $F(J) = \{\vec{\lambda} \in IR_+^m \mid \lambda^j > 0, j \in J, \lambda^k = 0, k \notin J\}$, где J — непустое подмножество $\{1; 2; \dots; m\}$. Таким образом, мы должны рассмотреть множество задач на условный экстремум вида

$$\begin{cases} \exp\left(-\sum_{p=1}^{\ell} \lambda^{j_p} q_i^{j_p}\right) \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w \exp\left(-\sum_{p=1}^{\ell} \lambda^{j_p} q_i^{j_p}\right) = 1. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.3})$$

В (ПЗ.3.3) $j_p \in J$, $p = \overline{1, \ell}$, J — непустое подмножество $\{1; 2; \dots; m\}$ и $|J| = \ell > 1$. (Если $|J| = 1$, то мы просто находим единственный положи-

тельный корень $\sum_{i=1}^w \exp(-\lambda q_i^i) = 1$ и по нему находим значение ϕ_1 .) Поскольку все задачи типа (ПЗ.3.3) рассматриваются одинаково и \exp — монотонная функция, то рассмотрим задачу (ПЗ.3.3) с $J = \{1; 2; \dots; m\}$, которая эквивалентна

$$\begin{cases} \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \rightarrow \min, \\ \sum_{i=1}^w \exp\left(-\sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k\right) = 1. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.4})$$

Необходимое условие экстремума в (ПЗ.3.4) есть [Алексеев и соавт., 1979]

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = \vec{\lambda} q_i^k, \quad k = \overline{1, m}, \\ \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.5})$$

где $\vec{\lambda} \neq 0$ — неизвестный множитель Лагранжа. От (ПЗ.3.5) мы можем перейти к системе

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \\ \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)} = \frac{q_i^k}{q_i^m}, \quad k = \overline{1, m-1}. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.6})$$

Но система (ПЗ.3.6) — это система (ПЗ.2.5) для $\frac{L^k}{L^m} = \frac{q_i^k}{q_i^m}$, $k = \overline{1, m-1}$, и поэтому (ПЗ.3.6) имеет не более одного решения. (Чтобы решение (ПЗ.3.6) существовало, необходимо и достаточно, чтобы вектор $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$ принадлежал внутренности конуса $K = \left\{ \vec{L} \in IR^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i, x_i \geq 0 \right\}$, $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, $i = \overline{1, w}$, — см. раздел ПЗ.2.) Если решение (ПЗ.3.6) существует, то по нему находим из (ПЗ.3.5) $\vec{\lambda} > 0$.

Покажем, что решение (ПЗ.3.6), если оно существует, действительно дает минимум в задаче (ПЗ.3.4). Для этого проверим достаточные условия.

Если $L = \hat{\lambda} \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k + \left(\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) - 1 \right)$ — функция Лагранжа задачи (ПЗ.3.4), то рассмотрим вторую квадратичную форму

$$\sum_{k, \ell=1}^m \frac{\partial^2 L}{\partial \lambda^k \partial \lambda^\ell} (\lambda_\circ^1, \dots, \lambda_\circ^m) \xi^k \xi^\ell, \quad (\text{ПЗ.3.7})$$

где $(\lambda_\circ^1, \dots, \lambda_\circ^m)$ — решение (ПЗ.3.6). Тогда прямой счет дает, что (ПЗ.3.7) равно

$$\sum_{i=1}^w (\vec{\xi}, \vec{q}_i)^2 \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i), \quad (\text{ПЗ.3.8})$$

и поскольку $\text{rank}(q_i^k) = m$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$, то для любого ненулевого $\vec{\xi}$ значение (ПЗ.3.8) больше w . И поэтому квадратичная форма (ПЗ.3.7) положительно определена на касательных вектора $\vec{\xi}$ к поверхности N в точке решения (ПЗ.3.6). А это и есть [Алексеев и соавт., 1979] достаточные условия минимума.

Мы приходим к следующей лемме.

Лемма 1. Функция $\varphi_i = \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$ имеет максимум на $F(J) \cap N$ с $|J| > 1$ тогда и только тогда, когда система

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp\left(-\sum_{p=1}^{\ell} \lambda^{j_p} q_i^{j_p}\right) = 1, \\ \frac{\sum_{i=1}^w q_i^{j_p} \exp\left(-\sum_{p=1}^{\ell} \lambda^{j_p} q_i^{j_p}\right)}{\sum_{i=1}^w q_i^{j_\ell} \exp\left(-\sum_{p=1}^{\ell} \lambda^{j_p} q_i^{j_p}\right)} = \frac{q_i^{j_p}}{q_i^{j_\ell}}, p = \overline{1, \ell-1}, \end{cases}$$

в которой $j_p \in J$, $p = \overline{1, \ell}$, имеет решение $\lambda^{j_1} > 0, \dots, \lambda^{j_\ell} > 0$. Причем это решение единственно (если существует) и дает искомую точку максимума.

Вернемся теперь к отображению (ПЗ.3.2), множеству \widehat{K}_i и функции p_i на нем. Каждому множеству $F(J) \cap N$ отображение (ПЗ.3.2) ставит в соответствие $(|J|-1)$ -мерную часть \widehat{K}_i (открытую в индуцированной топологии), которую мы будем обозначать $F_i(J)$. В частности, $F_i(\{1; 2; \dots; m\})$ есть просто внутренность \widehat{K}_i . Пусть теперь

$t_\circ^1 = \frac{q_i^1}{q_i^m}, \dots, t_\circ^{m-1} = \frac{q_i^{m-1}}{q_i^m}$. Тогда из леммы 1 выводится

Следствие: функция p_i на $F_{\bar{i}}(J)$, ($|J| > 1$) имеет единственный максимум в точке пересечения плоскости $t^k = t_o^k$, $k \in J$, $k \neq m$, в случае $m \in J$ или плоскости $\frac{t^k}{t^\ell} = \frac{t_o^k}{t_o^\ell}$, $k, \ell \in J$, ℓ — фиксировано, $k \neq \ell$, в случае $m \notin J$ с $F_{\bar{i}}(J)$. Если это пересечение отсутствует, то p_i на $F_{\bar{i}}(J)$ максимума не имеет. В частности, p_i имеет (единственный) максимум во внутренности $\widehat{K}_{\bar{i}}$ в том и только том случае, когда $(t_o^1, \dots, t_o^{m-1})$ принадлежит этой внутренности.

Следствие получается из того факта, что точка пересечения с $F_{\bar{i}}(J)$, о которой в нем говорится, есть не что иное, как образ $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, где $\lambda^k = 0$, $k \notin J$, а $\lambda^j - j \in J$ — решение системы (ПЗ.3.9) из леммы 1, при отображении (ПЗ.3.2).

Вернемся теперь к отображению (ПЗ.3.2). Как уже было показано, это отображение есть C^∞ -диффеоморфизм поверхности N на образ, который в разделах ПЗ.1 и ПЗ.2 был обозначен как открытая область T — внутренность конуса $K = \left\{ \vec{L} \in IR^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i, x_i \geq 0 \right\}$ в координатах

$t^1 = \frac{L^1}{L^m}, \dots, t^{m-1} = \frac{L^{m-1}}{L^m}$. Поскольку на поверхности N мы можем в качестве координат рассматривать $\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1}$, то их же можно рассматривать как координаты на T .

Пусть x_i , $i = \overline{1, w}$ — решение (ПЗ.2.2) задачи (ПЗ.2.1). В дальнейшем нам понадобится рассмотреть задачу о нахождении максимума функции $\widehat{p}_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^w x_i}$, $i = \overline{1, w}$, рассматриваемой как функции от $\vec{t} = (t^1, \dots, t^{m-1})$, на поверхностях вида $\lambda^{j_p} = \lambda_o^{j_p}$, $p = \overline{1, \ell}$, где $\{j_1, \dots, j_\ell\} \subset \{1; 2; \dots; m-1\}$ и $\lambda_o^{j_p}$ — некоторые постоянные.

Полностью аналогично лемме 1 и следствию из нее получаем следующее

Утверждение 1. Функция \widehat{p}_i имеет единственный максимум на поверхности $\lambda^{j_p} = \lambda_o^{j_p}$, $p = \overline{1, \ell}$, в точке пересечения плоскости $t^k = t_o^k = \frac{q_i^k}{q_i^m}$, $k \notin \{j_1; \dots; j_\ell\}$, с этой поверхностью.

Если мы обозначим $c_i = \exp\left(-\sum_{p=1}^{\ell} \lambda_o^{j_p} q_i^{j_p}\right)$, то аналогично доказательству леммы 1 мы видим, что функция $\sum_{i=1}^w c_i \exp\left(-\sum_k \lambda^k q_i^k\right)$ с $k \notin \{j_1; \dots; j_\ell\}$ строго выпукла и поэтому максимум функции \bar{p}_i , о котором говорится в утверждении 1, будет строгим глобальным максимумом.

Замечание. Полностью аналогично лемме 1 и следствию из нее можно также показать, что функция \bar{p}_i имеет единственный максимум на поверхности $\lambda^{j_p} = \lambda_o^{j_p}$, $\lambda^m(\lambda^1, \dots, \lambda^{m-1}) = \lambda_o^m$, где $\{j_1, \dots, j_\ell\} \subset \{1; 2; \dots; m-1\}$, $\ell \leq m-3$, а λ^m ищется из уравнения поверхности $N: \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1$ в точке пересечения плоскости $\frac{t^k}{t^n} = \frac{t_o^k}{t_o^n} = \frac{q_i^k}{q_i^n}$, $k, n \notin \{j_1, \dots, j_\ell\}$, n — фиксировано, $k \neq n$ с этой поверхностью.

Лемма 2. Пусть A — максимум p_i на $F_{\vec{t}}(J_1)$ и B — максимум p_i на $F_{\vec{t}}(J_2)$. Тогда если $J_2 \subset J_1$, то $A > B$.

Доказательство. Прежде всего опять введем функцию $\bar{p}_i = \frac{x_i}{n}$, где x_i , $i = \overline{1, w}$ — решение (ПЗ.2.2) задачи с ограничениями в виде равенств (ПЗ.2.1). На $\bar{K}_{\vec{t}}$ $\bar{p}_i \equiv p_i$, поэтому лемма будет доказана, если мы докажем ее для \bar{p}_i .

После этого лемма 2 сразу следует из утверждения 1 и замечания к нему, поскольку точка A есть не что иное, как точка строгого глобального максимума \bar{p}_i на поверхности $\lambda^k = 0$, $k \notin J_1$.

Учитывая, что для данного J совокупность всех $F_{\vec{t}}(J')$ таких, что $J' \subset J$ есть замыкание (в индуцированной топологии) $F_{\vec{t}}(J)$, мы получаем

Следствие: максимум p_i на $F_{\vec{t}}(J)$ есть одновременно максимум p_i на замыкании (в индуцированной топологии) $F_{\vec{t}}(J)$.

Кроме того, лемма 2 позволяет нам исключить из рассмотрения максимума p_i на некоторых $F_{\vec{t}}(J)$. А именно: если существует максимум p_i на $F_{\vec{t}}(J'')$ для $J'' \supset J$, то максимум p_i на $F_{\vec{t}}(J)$ можно не рассматривать, т. к. он заведомо меньше.

Утверждение 2. Пусть $w \geq m$. Функция p_i (ПЗ.3.1) достигает максимума при $\vec{L} = \alpha \vec{q}_i$, $\alpha > 0$, $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, $i \in \overline{1, w}$.

Доказательство. Если \vec{q}_i лежит в S^J и $J = \{1; 2; \dots; m\}$ (см. теорему стратификации), то это соответствует тому, что точка $t^1 = \frac{q_i^1}{q_i^m}, \dots, t^{m-1} = \frac{q_i^{m-1}}{q_i^m}$ лежит во внутренности \widehat{K}_i , и в этом случае теорема о максимуме видовых обилий прямо следует из леммы 2. Поэтому предположим, что J_0 , для которого $\vec{q}_i \in S^{J_0}$, не совпадает с $\{1; 2; \dots; m\}$, и пока считаем, что $m \notin J_0$.

Предположим, не ограничивая общности, что $J_0 = \{1; 2; \dots; \tilde{m}\}$. Отсюда непосредственно следует, что прямая $\frac{t^k}{t^{m-1}} = \frac{t^k}{t^{m-1}}$, $k = 1, \dots, m-2$, пересекает $F_i(J_0)$ и в этой точке пересечения, которую мы обозначим A , p_i имеет максимум на всей замкнутой $F_i(J_0)$. Т. к. наша прямая проходит через (t^1, \dots, t^{m-1}) и p_i на ней постоянно, то теорема будет доказана, если мы докажем, что $p_i(A) > p_i(B)$, где B — любая из \widehat{K}_i . Это будет доказано, если мы установим, что $p_i(A) > p_i(B_\ell)$, $\ell = 1, \dots, n$ ($n < 2^m - 1$), где B_ℓ — точки, оставшиеся после отбрасывания на основании леммы 2 некоторых из точек максимума p_i на всевозможных $F_i(J)$, где они существуют (см. следствие из леммы 1).

Пусть B_1 — одна из таких точек ($B_1 \neq A$). $B_1 \in F_i(J')$. Тогда $J' \subset \{1; 2; \dots; m\}$ и $m \in J'$, т. к. все J такие, что $m \notin J$ принадлежат J_0 , и поэтому соответствующие точки отброшены согласно лемме 2. Пусть $J' = \{d; \dots; m\}$, $d \geq 2$, и поэтому B_1 имеет координаты $\widehat{t}^1, \dots, \widehat{t}^{d-1}, t^d, \dots, t^{m-1}$. Весь конус $t^1 \geq \widehat{t}^1, \dots, t^{d-1} \geq \widehat{t}^{d-1}, t^d = t^d, \dots, t^{m-1} = t^{m-1}$ лежит во множестве, которое является множеством $S^{J'}$, записанным в $t^1 = \frac{L^1}{L^m}, \dots, t^{m-1} = \frac{L^{m-1}}{L^m}$, и поэтому (t^1, \dots, t^{m-1}) не может ему принадлежать, ибо $S^{J'} \cap S^{J_0} = \emptyset$. Поэтому существует $j \in \overline{1, d-1}$ такой, что $\widehat{t}^j > t^j$. Пусть $j = d-1$. Далее мы движемся вдоль сечения $F_i(\{d-1; \dots; m\})$ плоскостью $t^d = t^d, \dots, t^{m-1} = t^{m-1}$, уменьшая t^{d-1} , и смотрим, что происходит с p_i . Отметим при этом, что плоскость $t^{d-1} = t^{d-1}, t^d = t^d, \dots, t^{m-1} = t^{m-1}$ не пересекает $F_i(\{d-1; \dots; m\})$, т. к. в противном случае мы бы отбросили B_1 .

Тогда, обозначив $J = \{d-1; \dots; m\}$, введем $M_J = \{\vec{\lambda} \in IR^m \mid \lambda^j = 0, j \notin J\}$. Рассмотрим поверхность L — образ $M_J \cap N$ при отображении (ПЗ.3.2)

(N , как и раньше, — поверхность $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1$). На $M_J \cap N$ за координаты можно принять $\lambda^{d-1}, \dots, \lambda^{m-1}$. Но если мы рассмотрим задачу с равенствами (ПЗ.2.4) с нашим J , то для нее система уравнений для поиска множителей Лагранжа имеет вид

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\lambda^{d-1} q_i^{d-1} - \dots - \lambda^m q_i^m) = 1, \\ \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\lambda^{d-1} q_i^{d-1} - \dots - \lambda^m q_i^m)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\lambda^{d-1} q_i^{d-1} - \dots - \lambda^m q_i^m)} = \frac{L^k}{L^m} = t^k, \quad k = d-1, \dots, m-1, \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.10})$$

и поэтому полностью аналогично задаче (ПЗ.2.1) мы получаем, что последние $m-d+1$ уравнений системы (ПЗ.3.10) задают C^∞ -диффеоморфизм $M_J \cap N$ на L . Поэтому мы получаем, что $\lambda^{d-1}, \dots, \lambda^{m-1}$, точно так же как и t^{d-1}, \dots, t^{m-1} , служат координатами на L и при этом $\frac{\partial \lambda^i}{\partial t^i} < 0$, $i = d-1, \dots, m$ (см. следствие из утверждения раздела ПЗ.2).

Но $F_{\vec{t}}(\{d-1; \dots; m\})$ есть часть L , и поэтому при движении вдоль сечения плоскостью $t^d = t_o^d, \dots, t^{m-1} = t_o^{m-1}$ мы имеем

$$\begin{aligned} \frac{\partial p_i}{\partial t^{d-1}} &= \frac{\partial}{\partial t^{d-1}} \exp(-\lambda^{d-1} (t^{d-1}, \dots, t^{m-1}) q_i^{d-1} - \dots - \lambda^m (t^{d-1}, \dots, t^{m-1}) q_i^m) = \\ &= p_i \left(-q_i^{d-1} \frac{\partial \lambda^{d-1}}{\partial t^{d-1}} - \dots - q_i^{m-1} \frac{\partial \lambda^{m-1}}{\partial t^{d-1}} - q_i^m \sum_{k=d-1}^{m-1} \frac{\partial \lambda^m}{\partial \lambda^k} \frac{\partial \lambda^k}{\partial t^{d-1}} \right) = p_i \sum_{k=d-1}^{m-1} \frac{\partial \lambda^k}{\partial t^{d-1}} (-q_i^k + t^k q_i^m). \end{aligned}$$

В этом вычислении $\lambda^m = \lambda^m(\lambda^{d-1}, \dots, \lambda^{m-1})$ находится из первого уравнения системы (ПЗ.3.10), и поэтому по теореме о неявной функции $\frac{\partial \lambda^m}{\partial \lambda^k} = -t^k$, $k = d-1, \dots, m-1$.

Но вдоль нашего сечения $t^k = t_o^k = \frac{q_i^k}{q_i^m}$, $k = d, \dots, m-1$, и поэтому

$$\frac{\partial p_i}{\partial t^{d-1}} = p_i \frac{\partial \lambda^{d-1}}{\partial t^{d-1}} (-q_i^{d-1} + t^{d-1} q_i^m).$$

Но у нас $t^{d-1} > t_o^{d-1} = \frac{q_i^{d-1}}{q_i^m}$ и $\frac{\partial \lambda^{d-1}}{\partial t^{d-1}} < 0$, и поэтому при движении вдоль сечения p_i строго монотонно убывает.

В конце концов из-за ограниченности \widehat{K}_T мы «натыкаемся» на некоторую $C \in F_T(J'')$, такую, что $J'' \subset \{d-1; \dots; m\}$ и $p_i(C) > p_i(B_1)$. Если $m \in J''$, то мы получили $p_i(A) > p_i(C) > p_i(B_1)$.

Если же $m \in J''$, то мы берем B_2 из набора B_n такую, что $B_2 \in F_T(J''')$ с $J''' \supseteq J''$. Может вполне быть, что $B_2 = C$, но в любом случае $p_i(B_2) > p_i(B_1)$. С B_2 мы поступаем так же, как и с B_1 , и делаем так дальше. Цикла в этом процессе быть не может, т. к. точек B_n конечное число и $p_i(B_1) < p_i(B_2) < \dots$. Процесс завершается, когда мы приходим к некоторой $D \in F_T(\bar{J})$, где $m \notin \bar{J}$. Мы получаем $p_i(B_1) < p_i(B_2) < \dots < p_i(B_j) \leq p_i(D) < p_i(A)$.

После этого мы удаляем из множества точек B_n те, которые мы обошли, и для любой из оставшихся применяем ту же процедуру.

Итого мы получаем $p_i(A) > p_i(B_\ell)$ для $i, \ell = 1, \dots, n$.

Если же $m \in J_0$, то, возможно, на некотором этапе обхода мы должны будем двигаться вдоль сечения вида $\frac{t^k}{t^\ell} = \frac{t_0^k}{t_0^\ell}$ для некоторых k и ℓ . В остальном построение полностью аналогично.

Утверждение полностью доказано.

Замечание. Из вышеприведенного рассмотрения следует, что максимум p_i строгий только в том случае, когда \vec{q}_i лежит во внутренности \widehat{K} или,

что эквивалентно, когда $t_o^1 = \frac{q_i^1}{q_i^m}, \dots, t_o^{m-1} = \frac{q_i^{m-1}}{q_i^m}$ лежит во внутренности \widehat{K}_T .

Рассмотрим теперь случай $w < m$. При этом будем предполагать, что матрица квот (q_i^k) , $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$, подчиняется следующему условию «общего положения»: при вычеркивании из матрицы любого количества строк (столбцов) она остается матрицей максимально возможного ранга.

И в случае $w < m$ существует конус \widehat{K} такой, что для любого вектора $\vec{L} \in \widetilde{IR}_+^m = \{\vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid L^k > 0, k = \overline{1, m}\}$ существует единственный вектор \vec{L}_o из \widehat{K} ($L^k \geq L_o^k, k = \overline{1, m}$) с тем свойством, что решение \vec{x} (П3.1.3) задачи (П3.1.1), отвечающее вектору \vec{L} , однозначно находится из линейной системы

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^1 x_i = L_o^1, \\ \dots\dots\dots \\ \sum_{i=1}^w q_i^m x_i = L_o^m. \end{cases} \quad (\text{П3.3.11})$$

Утверждение 3. Утверждение 2 справедливо при $w < m$.

Доказательство. Возьмем $\vec{L} = \vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$, $i \in \overline{1, w}$ и найдем для него \vec{L}_o из \widehat{K} . Пусть среди неравенств $q_i^k \geq L_o$, $k = \overline{1, m}$, ℓ равенств и $m - \ell$ строгих неравенств. Покажем, что $\ell < w$.

Предположим противное, т. е. что $\ell \geq w$, и пусть номера равенств $1, 2, \dots, w, \dots, w + p$ ($p \geq 0$, $w + p = \ell$). Тогда, беря первые w из них, мы получаем, что для решения $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ задачи (ПЗ.1.1) выполняется

$$\left\{ \begin{array}{l} \sum_{j=1}^w q_j^1 x_j = q_i^1, \\ \dots\dots\dots \\ \sum_{j=1}^w q_j^w x_j = q_i^w. \end{array} \right. \quad (\text{ПЗ.3.12})$$

Но из (ПЗ.3.12) \vec{x} находится однозначно: $x_i = 1$, $x_j = 0$, $j \neq i$. Но такое \vec{x} не может быть решением задачи (ПЗ.1.1), т. к. для решений должно выполняться $x_i > 0$, $i \in \overline{1, w}$ (см. раздел ПЗ.1). Поэтому $\ell < w$.

Не ограничивая общности, считаем, что имеет место

$$\left\{ \begin{array}{l} \sum_{j=1}^w q_j^1 x_j = L_o^1 < q_i^1, \\ \sum_{j=1}^w q_j^2 x_j = L_o^2 = q_i^2, \\ \dots\dots\dots \\ \sum_{j=1}^w q_j^w x_j = L_o^w = q_i^w, \\ \sum_{j=1}^w q_j^{w+1} x_j = L_o^{w+1} < q_i^{w+1}, \\ \dots\dots\dots \\ \sum_{j=1}^w q_j^m x_j = L_o^m < q_i^m. \end{array} \right. \quad (\text{ПЗ.3.13})$$

Поскольку \vec{x} имеет вид (ПЗ.1.3): $x_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$, где n и $\vec{\lambda} = (\widehat{\lambda}^1, \dots, \widehat{\lambda}^m)$ находятся из системы (ПЗ.1.2), то из (ПЗ.3.13) мы имеем $\widehat{\lambda}^1 = 0, \widehat{\lambda}^2 \geq 0, \dots, \widehat{\lambda}^w \geq 0, \widehat{\lambda}^{w+1} = 0, \dots, \widehat{\lambda}^m = 0$.

В дальнейшем для каждого $\vec{L} \in \widehat{K}$ ($\vec{L} = (L^1, \dots, L^w)$) будем рассматривать его проекцию $\vec{L}_w = (L^1, \dots, L^w)$, и множество всех проекций образуют некоторый конус \widehat{K}_w . Тогда для каждого $\vec{L} \in \widehat{K}_w$ можно однозначно найти $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ из системы

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^1 x_i = L^1, \\ \dots\dots\dots \\ \sum_{i=1}^w q_i^w x_i = L^w. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.14})$$

При этом $p_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^w x_i}$, $i = \overline{1, w}$, будут функциями лишь от $t^1 = \frac{L^1}{L^w}, \dots, t^{w-1} = \frac{L^{w-1}}{L^w}$.

Утверждение 3 будет доказано, если мы докажем, что $p_i, i = \overline{1, w}$, максимально при $\hat{t}^1 = \frac{L_0^1}{L_0^w}, \dots, \hat{t}^{w-1} = \frac{L_0^{w-1}}{L_0^w}$.

Чтобы сделать это, еще раз вспомним, что $p_i, i = \overline{1, w}$ можно единственным образом представить в виде $p_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)$, $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^w)$. При этом отображение

$$\frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)} = t^k, \quad k = \overline{1, w-1},$$

задает C^∞ -диффеоморфизм поверхности N , определяемой уравнением $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1$, на свой образ T . В нашем случае этот образ есть не что

иное, как проекция K_w внутренности конуса $K = \left\{ \vec{L} \in \mathbb{R}^m \mid \vec{L} = \sum_{i=1}^w x_i \vec{q}_i, x_i \geq 0 \right\}$, записанная в координатах t^1, \dots, t^{w-1} .

Т. к. $\widehat{K} \subset K$, то и $\widehat{K}_w \subset K_w$, и поэтому, если $\vec{L} \in \widehat{K}_w$, то соответствующая точка $t^1 = \frac{L^1}{L^w}, \dots, t^{w-1} = \frac{L^{w-1}}{L^w}$ лежит в T . Обозначим часть T , соот-

ветствующую \widehat{K}_w , как \widehat{T} и отметим, что в T , а следовательно, и в \widehat{T} , наряду с t^1, \dots, t^{w-1} , можно в качестве координат рассматривать $\lambda^1, \dots, \lambda^{w-1}$.

Лемма. Для любой точки из \widehat{T} выполнено $\lambda^1 \geq 0$.

Доказательство. Пусть $\vec{t} = (t^1, \dots, t^{w-1})$ лежит в \widehat{T} . Тогда по \vec{t} мы можем построить некоторый $\vec{L}_o \in \widehat{K}_w$, а по нему найти $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ такой, что выполняется (ПЗ.3.14) и $x_i = n \exp(-\vec{\lambda}_w, \vec{q}_i^w)$, $i = \overline{1, w}$, $\vec{\lambda}_w = (\lambda^1, \dots, \lambda^w)$, $\vec{q}_i^w = (q_i^1, \dots, q_i^w)$. Компоненты x_i можно представить в виде $x_i = n \exp(-\vec{\lambda}_1, \vec{q}_i)$, $\vec{\lambda}_1 = (\lambda_1^1, \dots, \lambda_1^w, \lambda_1^{w+1}, \dots, \lambda_1^m)$, где $\lambda_1^1 = \lambda^1, \dots, \lambda_1^w = \lambda^w, \lambda_1^{w+1} = \dots = \lambda_1^m = 0$, $\vec{q}_i = (q_i^1, \dots, q_i^m)$. Но если мы теперь возьмем вектор $\vec{L} = (L^1, \dots, L^m)$ из \widehat{K} , при проектировании которого мы получили \vec{L}_o , то можем для него решить задачу (ПЗ.1.1) и решение будет иметь вид $\vec{x}_o = (x_o^1, \dots, x_o^m)$ с $x_o^i = n_o \exp(-\vec{\lambda}_2, \vec{q}_i)$, $\vec{\lambda}_2 = (\lambda_2^1, \dots, \lambda_2^m)$, причем $\lambda_o^k \geq 0, k = \overline{1, m}$. Поскольку $\vec{L} \in \widehat{K}$, то $\sum_{i=1}^w x_i^o q_i^k = L^k, k = \overline{1, m}$. Беря из этих равенств первые w , мы немедленно получаем, что $\vec{x}_o = \vec{x}$, и поскольку $n = \sum_{i=1}^w x_i = \sum_{i=1}^w x_o^i = n_o$, то мы получаем $\exp(-\vec{\lambda}_1, \vec{q}_i) = \exp(-\vec{\lambda}_2, \vec{q}_i), i = \overline{1, w}$, или если $\exp(-\vec{\lambda}_1, \vec{q}_i) = \exp(-\vec{\lambda}_2, \vec{q}_i), i = \overline{1, w}$, то $\lambda_o^k = \lambda_2^k - \lambda_1^k, k = \overline{1, m}$, удовлетворяет однородной системе

$$\begin{cases} q_1^1 \lambda^1 + \dots + q_1^m \lambda^m = 0, \\ \dots \\ q_w^1 \lambda^1 + \dots + q_w^m \lambda^m = 0. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.3.15})$$

Теперь умножим j -тое уравнение этой системы с $j \neq i$ (i — тот индекс, который мы фиксировали вначале, см. правую часть системы (ПЗ.3.13)) на x_j , а i -тое уравнение — на $x_i - 1$, где $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ — единственное решение (ПЗ.3.13). После такого умножения сложим строчки системы. Мы получим

$$\sum_{k=1}^m \lambda^k \left(\sum_{j \neq i} x_j q_j^k - (1 - x_i) q_i^k \right) = 0,$$

или

$$\sum_{k=1}^m \lambda^k \left(q_i^k - \sum_{j=1}^w x_j q_j^k \right) = 0.$$

Тогда из системы (ПЗ.3.13) мы видим, что любое решение $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$ однородной системы (ПЗ.3.15) должно удовлетворять равенству

$$\lambda^1 \alpha_1 + \lambda^{w+1} \alpha_{w+1} \dots + \lambda^m \alpha_m = 0 \quad (\text{ПЗ.3.16})$$

с $\alpha_1 > 0, \alpha_{w+1} > 0, \dots, \alpha_m > 0$.

Этому равенству должно удовлетворять и $\vec{\lambda}_o = (\lambda_o^1, \dots, \lambda_o^m)$. Но поскольку $\lambda_k^k = 0, k = w+1, m$, а $\lambda_k^k \geq 0, k = \overline{1, m}$, то $\lambda_o^k \geq 0, k = w+1, m$, и если мы предположим, что $\lambda_o^1 = \lambda_1 < 0$, то $\lambda_o^1 > 0$, и поэтому (ПЗ.3.16) не будет выполняться.

Полученное противоречие и показывает, что $\lambda^1 \geq 0$. Лемма доказана.

Вернемся теперь к доказательству утверждения 3. У нас есть точка $\hat{t}^1 = \frac{L_o^1}{L_o^w} < \frac{q_i^1}{q_i^w}, \hat{t}^2 = \frac{q_i^2}{q_i^w}, \dots, \hat{t}^{w-1} = \frac{q_i^{w-1}}{q_i^w}$, и ей соответствует $\lambda^1 = 0, \lambda^2 \geq 0, \dots, \lambda^{w-1} \geq 0$. Пусть $\vec{t} = (t^1, \dots, t^{w-1})$ — произвольная точка из \hat{T} и в λ -координатах ей соответствует $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^{w-1})$ с $\lambda^1 = \lambda_o^1 \geq 0$. Рассмотрим теперь поверхность $\lambda^1 = \lambda_o^1$ в T . Как было показано выше, максимум p_i на этой поверхности достигается в точке пересечения прямой $t^2 = \hat{t}^2, \dots, t^{w-1} = \hat{t}^{w-1}$ с этой поверхностью. Но поскольку $\frac{\partial \lambda^1}{\partial t^1} < 0$, то в этой точке пересечения $t^1 < \hat{t}^1$.

Вычисления, аналогичные использованным при доказательстве утверждения 2, показывают, что вдоль прямой $t^2 = \hat{t}^2, \dots, t^{w-1} = \hat{t}^{w-1}$ выполняется

$$\frac{\partial p_i}{\partial t^1} = p_i \frac{\partial \lambda^1}{\partial t^1} (-q_i^1 + t^1 q_i^w),$$

и поскольку $\frac{\partial \lambda^1}{\partial t^1} < 0, t^1 < \hat{t}^1 < \frac{q_i^1}{q_i^w}$, то $\frac{\partial p_i}{\partial t^1} > 0$ и следовательно строго монотонно убывает при уменьшении t^1 . Поэтому максимумы p_i на поверхностях $\lambda^1 = \text{const}$, соответствующие точкам из \hat{T} меньше, чем значение p_i в $\hat{t}^1, \dots, \hat{t}^{w-1}$.

Это и доказывает утверждение 3.

Суммируя, мы приходим к основному результату данного раздела.

Теорема о максимуме видовых обилий. Пусть $q_i^k > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$. Тогда функция p_i (ПЗ.3.1) достигает максимума при $\vec{L} = \alpha \vec{q}_i$, $\alpha > 0$, $\vec{q}_i = (q_1^i, \dots, q_m^i)$, $i \in \overline{1, w}$.

В заключение рассмотрим частный случай ситуации, когда некоторые q_i^k равны нулю. Предположим, что $w > m$, $q_1^1 = 0$, а все остальные $q_i^k > 0$. В этом случае $\vec{L} = \alpha \vec{q}_1 \notin \check{R}_+^m$ и поэтому формально не удовлетворяет ограничениям, при которых мы исследовали задачу (ПЗ.1.1). Посмотрим, однако, как ведут себя решения (ПЗ.1.3) задачи (ПЗ.1.1) при $\vec{L} \in \check{R}_+^m$ и достаточно близких к $\alpha \vec{q}_1$.

Рассмотрим уравнение поверхности N : $\sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1$. Из этого уравнения видно, что при $\lambda^2 \rightarrow +0, \dots, \lambda^m \rightarrow +0$ должно быть $\lambda^1 \rightarrow +\infty$ ($q_1^1 = 0$). При таком стремлении

$$t^k = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)} \rightarrow \frac{q_1^k}{q_1^m}, \quad k = \overline{1, m-1}.$$

Вспоминая, что система

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i) = 1, \\ \frac{\sum_{i=1}^w q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)}{\sum_{i=1}^w q_i^m \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q}_i)} = \frac{L^k}{L^m}, \quad k = \overline{1, m-1}, \end{cases}$$

есть система (ПЗ.2.5) для поиска множителей Лагранжа в задаче с равенствами (ПЗ.2.1), мы видим, что можем приближать \vec{L} к \vec{q}_1 таким образом, чтобы $\lambda^2 \rightarrow +0, \dots, \lambda^m \rightarrow +0, \lambda^1 \rightarrow +\infty$, т. е. находясь все время в конусе \bar{K} , в котором задача с равенствами (ПЗ.2.1) эквивалентна задаче с неравенствами (ПЗ.1.1).

Потому для задачи (ПЗ.1.1) мы получаем, что при $\vec{L} \rightarrow \alpha \vec{q}_1$ $p_1 \rightarrow 1$, $p_2 \rightarrow 0, \dots, p_w \rightarrow 0$.

Эту ситуацию можно рассматривать как предельный случай теоремы о максимуме видовых обилий: при $\vec{L} = \alpha \vec{q}_i$ $p_i = 1$, т. е. максимально возможное.

Из рассмотрения этого частного случая видно также, что теорема о максимуме видовых обилий не противоречит нашей интуиции. Действительно, если у какого-нибудь вида сообщества нет потребности в некотором факторе среды, а у остальных она есть, то естественно ожидать, что на среде, где количество данного фактора очень мало, сможет выжить лишь вид, у которого потребность в этом ресурсе отсутствует, а остальные виды будут близки к вымиранию. Именно этот результат мы формально и получили.

П3.4. «Теорема Гиббса»

Пусть имеется вектор множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, соответствующий решению (ПЗ.1.3) вариационной задачи (ПЗ.1.1), и пусть $c = \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k$, где вектор ресурсов с данными компонентами L^k принадлежит некоторому страту S^J ($\lambda^k > 0$ для $k \in J$, $\lambda^k = 0$ для $k \notin J$). Рассмотрим следующую экстремальную задачу:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^j x_i \rightarrow \min, j \in J, \\ H(\vec{x}) \geq c, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k x_i \leq L^k, k = \overline{1, m}, k \neq j. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.4.1})$$

Тогда решение (ПЗ.1.3) задачи (ПЗ.1.1) является одновременно решением системы (ПЗ.4.1). Верно и обратное утверждение: если вектор $\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$ — решение системы (ПЗ.4.1), то вектор \vec{x} будет и решением задачи (ПЗ.1.1) с $L^j = \sum_{i=1}^w q_i^j x_i$.

Поскольку в термодинамике аналогичное утверждение об эквивалентности задачи на максимум энтропии при фиксированном уровне энергии задаче на минимум энергии при фиксированном уровне энтропии ввел Д. Гиббс [Gibbs, 1902], то сформулированное утверждение было названо «теоремой Гиббса» [Левич, Алексеев, 1997].

Доказательство. Запишем функции Лагранжа и необходимые условия экстремума задач (ПЗ.1.1) и (ПЗ.4.1).

Для задачи (ПЗ.1.1):

$$J^1 = \lambda_0 (-H(\vec{x})) + \sum_{k=1}^m \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right),$$

$$\begin{cases} -\lambda_0 \frac{\partial H(\vec{x})}{\partial x_i} + \sum_{k=1}^m q_i^k \lambda^k = 0, \quad i = \overline{1, w}, \\ \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, \quad k = \overline{0, m}. \end{cases}$$

Если множитель λ_0 равен 0, то и все остальные множители Лагранжа λ^k , $k = \overline{1, m}$ должны быть нулевыми, что противоречит существованию ненулевого вектора Лагранжа. Поэтому примем $\lambda_0 = 1$. Тогда необходимые условия экстремума задачи (ПЗ.1.1) имеют вид

$$\begin{cases} -\frac{\partial H(\vec{x})}{\partial x_i} + \sum_{k=1}^m q_i^k \lambda^k = 0, \quad i = \overline{1, w}, \\ \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.4.2})$$

Для задачи (ПЗ.4.1) функция Лагранжа имеет вид

$$J^2 = v^0 \sum_{i=1}^w q_i^j x_i + v^l \left(\sum_{k=1}^m \lambda^k L^k - H(\vec{x}) \right) + \sum_{k \neq j}^m v^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right).$$

Аналогичные рассуждения приводят к возможности принять $v^l = 1$. В этом случае необходимые условия экстремума задачи (ПЗ.4.1) задаются системой уравнений

$$\begin{cases} -\frac{\partial H(\vec{x})}{\partial x_i} + \sum_{k \neq j}^m q_i^k v^k + v^0 q_i^j = 0, \quad i = \overline{1, w}, \\ \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k - H(\vec{x}) = 0, \\ v^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k x_i - L^k \right) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \quad k \neq j, \\ v^k \geq 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.4.3})$$

Заметим, что при подстановке формулы видовой структуры (ПЗ.1.3) в формулу для $H(\vec{x})$ получаем $H(\vec{x}) = \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k$, т. е. второе уравнение системы (ПЗ.4.3) верно, а остальные уравнения систем (ПЗ.4.3) и (ПЗ.4.2) совпадают с точностью до обозначения множителей Лагранжа (исключая из системы (ПЗ.4.2) уравнение для $k = j$). Таким образом, решение задачи (ПЗ.1.1) является экстремалью задачи (ПЗ.4.1). Кроме того, при выполнении равенства $L^j = \sum_{i=1}^w q_i^j x_i$ получаем, что выражение $\lambda^j \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j \right)$ равно нулю для всех значений λ^j , а остальные необходимые условия экстремума задачи (ПЗ.1.1) совпадают с соответствующими условиями задачи (ПЗ.4.1) с точностью до обозначения множителей Лагранжа $\vec{\nu}$ и $\vec{\lambda}$.

Поскольку линейные комбинации $\sum_{i=1}^w q_i^k x_i$, $k = \overline{1, m}$, и функция $H(\vec{x})$ являются выпуклыми функциями, а множители Лагранжа при экстремизируемых функциях задач (ПЗ.1.1) и (ПЗ.4.1) отличны от нуля (множитель $\nu^0 \neq 0$, т. к. ему соответствует множитель $\lambda^j > 0$, $j \in J$), то, согласно теореме Куна–Таккера [Галеев, Тихомиров, 1989]; см. также раздел ПЗ.6), найденные экстремали являются решениями соответствующих вариационных задач.

ПЗ.5. Теорема о монотонном возрастании энтропии («теорема Больцмана»)

Теорема. Для функционала $H(\vec{x})$ ($\vec{x} = \vec{x}(\vec{L})$) выполняется свойство

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} \geq 0, \quad k = \overline{1, m}.$$

Доказательство. Согласно теореме стратификации (см. раздел ПЗ.2) все пространство $R_+^m = \left\{ \vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \mid L^k > 0, k = \overline{1, m} \right\}$ распадается на $2^m - 1$ непересекающихся подмножеств S^J , $J \subset \{1, \dots, m\}$. В каждом страте S^J задача с неравенствами (ПЗ.1.1) эквивалентна задаче с равенствами (ПЗ.2.4). Рассмотрим \dot{S}^J — внутренность страта S^J , которая выделяется условием $\lambda^j > 0$, $j \in J$ [Левич и соавт., 1994]. Для экстремальной задачи с ограничениями в виде равенств (ПЗ.2.4) в \dot{S}^J выполнено

$$\frac{\partial H}{\partial L^j} = \lambda^j, \quad j \in J, \quad \text{и} \quad \frac{\partial H}{\partial L^k} = 0, \quad k \notin J,$$

где λ^j — соответствующий множитель Лагранжа. Приведем доказательство этого факта согласно теореме о дифференцировании экстремизируемых функций [Бертсекас, 1987].

Рассмотрим систему уравнений

$$\begin{cases} \frac{\partial(-H(\vec{x}))}{\partial x_i} + \sum_{j \in J} \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j \right)}{\partial x_i} \lambda^j = 0, \quad i = \overline{1, w}, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j x_i = L^j + l^j, \quad j \in J. \end{cases} \quad (\text{П3.5.1})$$

Пусть \vec{x}^* — решение задачи (П3.2.4), а $\vec{\lambda}^*$ — множитель Лагранжа, соответствующий этому решению. Тогда решением системы уравнений (П3.5.1) относительно переменных $(\vec{x}, \vec{\lambda}, \vec{l})$ является точка $(\vec{x}^*, \vec{\lambda}^*, 0)$ ($\vec{x} = (x_1, \dots, x_w)$), а компоненты векторов $\vec{\lambda}$ и \vec{l} есть λ^j и l^j , $j \in J$, соответственно), поскольку в этом случае система (П3.5.1) превращается в необходимые условия экстремума задачи (П3.2.4).

Применение теоремы о неявной функции к системе (П3.5.1) (обоснование возможности применения данной теоремы можно найти в цитируемой работе [Бертсекас, 1987]) дает следующий результат: существует $\delta > 0$ и функции $x_i(\vec{l})$ и $\lambda_i(\vec{l})$, $i = \overline{1, w}$ ($x_i(\vec{l}) \in C^1, \lambda_i(\vec{l}) \in C^1$ на $S(0, \delta)$), такие, что

$$\frac{\partial(-H[\vec{x}(\vec{l})])}{\partial x_i} + \sum_{j \in J} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i(\vec{l}) - L^j \right)}{\partial x_i} = 0, \quad i = \overline{1, w}, \quad (\text{П3.5.2})$$

и

$$\sum_{i=1}^w q_i^j x_i(\vec{l}) - L^j = l^j, \quad j \in J. \quad (\text{П3.5.3})$$

При этом $\vec{x}(0) = \vec{x}^*$, $\vec{\lambda}(0) = \vec{\lambda}^*$.

Используя (П3.5.2), можно записать выражение

$$\frac{\partial x_i(\vec{l})}{\partial l^k} \frac{\partial(-H(\vec{x}))}{\partial x_i} + \sum_{j \in J} \frac{\partial x_i(\vec{l})}{\partial l^k} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j \right)}{\partial x_i} = 0, \quad i = \overline{1, w}, \quad k \in J,$$

или

$$\frac{\partial(-H[\vec{x}(\vec{l})])}{\partial l^k} = - \sum_{j \in J} \frac{\partial x_i(\vec{l})}{\partial l^k} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j \right)}{\partial x_i} = 0, \quad i = \overline{1, w}, \quad k \in J. \quad (\text{П3.5.4})$$

С другой стороны, дифференцируя (ПЗ.5.3), получим

$$\begin{cases} I = \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i(\vec{l}) - L^j \right)}{\partial l^k} = \frac{\partial x_i}{\partial l^k} \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j \right)}{\partial x_i}, \quad j \in J, \quad j = k, \\ 0 = \frac{\partial x_i}{\partial l^k} \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j x_i - L^j \right)}{\partial x_i}, \quad j \in J, \quad j \neq k. \end{cases} \quad (\text{ПЗ.5.5})$$

Объединяя (ПЗ.5.4) и (ПЗ.5.5), получаем

$$\frac{\partial}{\partial l^k} (-H[\vec{x}(\vec{l})]) = -\lambda^k(\vec{l}).$$

Рассмотрим переменную $z^k = L^k + l^k$. Имеют место следующие соотношения:

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} = \frac{\partial H}{\partial z^k} \frac{\partial z^k}{\partial L^k}, \quad \frac{\partial H}{\partial l^k} = \frac{\partial H}{\partial z^k} \frac{\partial z^k}{\partial l^k}, \quad \frac{\partial H}{\partial L^k} = \frac{\partial H / \partial l^k}{\partial z^k / \partial l^k} \frac{\partial z^k}{\partial L^k} = \lambda^k.$$

Поскольку в \tilde{S}^J множители Лагранжа решения задачи (ПЗ.2.4) положительны, $\lambda^j > 0$, $j \in J$, а в S^J задачи (ПЗ.1.1) и (ПЗ.2.4) эквивалентны, то имеем $\partial H / \partial L^k \geq 0$, $k = \overline{1, m}$, в $\bigcup_j \tilde{S}^j$ для задачи с ограничениями в виде неравенств (ПЗ.1.1).

Отмечу, что при интерпретации ресурсов L^k как метаболического времени системы [Левич, 1996а; Левич, 2009в]; см. также главу 16) доказанная теорема становится аналогом H -теоремы Больцмана о возрастании энтропии статистической системы монотонно параметру времени.

ПЗ.6. Формулировки используемых теорем из теории экстремальных задач

Формулировки теорем приведены по книге Э. М. Галеева, В. М. Тихомирова (1989).

Необходимые условия экстремума в задачах с равенствами и неравенствами. Пусть $f_i: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$, $i = \overline{0, m}$, — функции n переменных. Конечномерной экстремальной задачей с ограничениями типа равенств и неравенств называется следующая задача в \mathbb{R}^n :

$$f_0(x) \rightarrow \inf; \quad f_i(x) \leq 0, \quad i = 1, \dots, m'; \quad f_i(x) = 0, \quad i = m' + 1, \dots, m. \quad (\text{ПЗ.6.1})$$

Теорема. Пусть \hat{x} — точка локального минимума в задаче (3), а функции f_i , $i = \overline{0, m}$ непрерывно дифференцируемы в некоторой окрестности точки \hat{x} (условие гладкости). Тогда существует ненулевой вектор множителей Лагранжа задачи (П3.6.1)

$$L(x, \lambda) = \sum_{i=0}^m \lambda_i f_i(x),$$

выполняются условия:

а) стационарности:

$$L_x(\hat{x}, \lambda) = 0 \Leftrightarrow \sum_{i=0}^m \lambda_i f'_i(\hat{x}) = 0 \Leftrightarrow \frac{\partial L(\hat{x}, \lambda)}{\partial x_j} = 0, \quad j = \overline{1, n};$$

б) дополняющей нежесткости:

$$\lambda_i f_i(\hat{x}) = 0, \quad i = 1, \dots, m';$$

в) неотрицательности:

$$\lambda_i \geq 0, \quad i = 0, \dots, m'.$$

Задачи выпуклого программирования. Задачей выпуклого программирования (или выпуклой задачей) называется следующая экстремальная задача:

$$f_0(x) \rightarrow \inf; \quad f_i(x) \leq 0, \quad i = \overline{1, m}, \quad x \in A.$$

Здесь $f_i: X \rightarrow \overline{R}$, $i = \overline{0, m}$ — выпуклые функции (функционалы), отображающие некоторое линейное (не обязательно нормированное) пространство X в расширенную прямую, A — выпуклое подмножество в X .

Точка x называется допустимой, если $x \in A$ и $f_i(x) \leq 0$, $i = \overline{1, m}$.

Теорема Куна-Такера. Пусть X — линейное пространство, $f_i: X \rightarrow \overline{R}$, $i = \overline{0, m}$, — выпуклые функции на X , A — выпуклое подмножество X .

1. Тогда, если \hat{x} — решение задачи выпуклого программирования, найдется ненулевой вектор множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_m)$, такой,

что для функции Лагранжа $L(x, \lambda) = \sum_{i=0}^m \lambda_i f_i(x)$ выполняется:

а) принцип минимума для функции Лагранжа

$$\min_{x \in A} L(x, \lambda) = L(\hat{x}, \lambda);$$

б) условие дополняющей нежесткости:

$$\lambda_i f_i(\bar{x}) = 0, i = \overline{1, m};$$

в) условие неотрицательности:

$$\lambda_i \geq 0, i = \overline{0, m}.$$

2. Если $\lambda_0 \neq 0$, то условия а) – в) достаточны для того, чтобы допустимая точка \bar{x} была решением задачи.

3. Для того чтобы $\lambda_0 \neq 0$, достаточно выполнения условия Слейтера, т. е. существования точки $\bar{x} \in A$, для которой $f_i(\bar{x}) < 0, i = \overline{1, m}$.

Приложение 4

ПЕРВИЧНЫЕ ДАННЫЕ ПО ЛАБОРАТОРНЫМ ЦЕНОЗАМ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

П4.1. Культивирование моно- и смешанных культур диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa*

Концентрации углерода, азота, фосфора (мг/мл; обозначение: [C], [N], [P]), оптическая плотность (единицы нефелометра x 100; обозначение: Оп. пл.), возраст культуры (ч; обозначение: Возр. к.), pH среды (pH).

* — в конце опыта в популяции обнаружены другие диссоцианты.

R-диссоциант

№	Начальный состав среды по прописи			Возр. к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28
	[C]	[N]	[P]															
1	7,98	1,81	0,11	[C]	1,3					1,25	1,19		0,73		0,63			
	7,98	1,81	0,11	[N]	1,95					1,69	1,72		1,71		1,71			
	7,98	1,81	0,11	[P]	0,27					0,25	0,25		0,23		0,22			
	7,98	1,81	0,11	Оп. пл.	0					36	62		110		140			
2	4	0,9	0,056	[C]	0,67						0,52		0,44		0,069			
	4	0,9	0,056	[N]	0,76						0,57		0,48		0,42			
	4	0,9	0,056	[P]	0,076						0,055		0,053		0,048			
	4	0,9	0,056	Оп. пл.	0						93		180		312			
	4	0,9	0,056	pH														
3	4	0,9	0,056	[C]	0,77						0,69		0,63		0,57			
	4	0,9	0,056	[N]	0,71						0,62		0,39		0,25			
	4	0,9	0,056	[P]														
	4	0,9	0,056	Оп. пл.	0						56		123		162			
	4	0,9	0,056	pH	7,3						7,0		7,1		7,3			
4	7,8	0,72	0,056	[C]	0,96						0,91				0,95			
	7,8	0,72	0,056	[N]	0,57						0,27				0,035			
	7,8	0,72	0,056	[P]	0,055						0,022				0,023			
	7,8	0,72	0,056	Оп. пл.	0						58		84		148			
	7,8	0,72	0,056	pH	7,0						7,0		7,5		7,5			
5	7,8	0,72	0,056	[C]	1,21						1,22				0,76			
	7,8	0,72	0,056	[N]	0,57						0,27				0,17			
	7,8	0,72	0,056	[P]	0,056						0,038				0,026			
	7,8	0,72	0,056	Оп. пл.	0						105		136		152			
	7,8	0,72	0,056	pH	7,5						7,4		7,7		7,7			

6	7,8	0,9	0,056	[C]	1,04						0,67						0,64		
	7,8	0,9	0,056	[N]	0,72						0,62						0,53		
	7,8	0,9	0,056	[P]	0,051						0,019						0,026		
	7,8	0,9	0,056	Оп. пл.	0						59		111				140		
	7,8	0,9	0,056	pH	7,8						7,1		7,3				7,0		
7	0,78	0,4	0,028	Оп. пл.	0						11		40				71		
	0,78	0,4	0,028	pH	7,6						7,2		7,2				7,4		
8*	3,18	0,1	0,028	Оп. пл.	0						10		40				83		
	3,18	0,1	0,028	pH	7,6						7,1		7,2				7,5		
9*	3,18	0,4	0,007	Оп. пл.	0						9		25				65		
	3,18	0,4	0,007	pH	8,3						7,3		7,2				7,1		
10	0,282	0,1	0,008	[C]	0,043												0,025		
	0,282	0,1	0,008	[N]	0,048												0,011		
	0,282	0,1	0,008	[P]	0,012												0,008		
	0,282	0,1	0,008	Оп. пл.	0						7		9				14		
	0,282	0,1	0,008	pH	7,5						7,3		7,1				7,3		
11	1,6	0,03	0,008	[C]	0,277												0,167		
	1,6	0,03	0,008	[N]	0,002												0		
	1,6	0,03	0,008	[P]	0,012												0,008		
	1,6	0,03	0,008	Оп. пл.	0						8		9				14		
	1,6	0,03	0,008	pH	7,3						7,2		7,1				7,2		
12	1,6	0,1	0,002	[C]	0,277												0,25		
	1,6	0,1	0,002	[N]	0,04												0,006		
	1,6	0,1	0,002	[P]	0,006												0,009		
	1,6	0,1	0,002	Оп. пл.	0						2		5				13		
	1,6	0,1	0,002	pH	7,5						7,5		7,4				7,1		
13*	0,4	0,035	0,01	Оп. пл.									12				13		
	0,4	0,035	0,01	pH									7,7				7,2		
14	1,6	0,14	0,04	Оп. пл.	0												27		
	1,6	0,14	0,04	pH													7,0		
15	0,4	0,015	0,01	Оп. пл.	0							12						18	
	0,4	0,015	0,01	pH	8,2						7,9							7,2	
16*	1,6	0,06	0,04	Оп. пл.	0												34		
	1,6	0,06	0,04	pH	7,9												7,1		
17*	0,12	0,035	0,01	Оп. пл.	0							9						17	
	0,12	0,035	0,01	pH							7,9							7,1	
18	0,48	0,14	0,04	Оп. пл.	0								19		24			31	
	0,48	0,14	0,04	pH									7,4		7,4			7,2	
19*	0,12	0,015	0,01	Оп. пл.	0								9		12			14	
	0,12	0,015	0,01	pH	8,2								7,9		7,6			7,5	
20*	0,48	0,06	0,04	Оп. пл.	0										23			41	
	0,48	0,06	0,04	pH	7,8										7,1			7,2	
21	0,78	0,1	0,01	Оп. пл.	0										10				
	0,78	0,1	0,01	pH	7,8										7,8				
22	3,24	0,4	0,04	Оп. пл.	0										47				
	3,24	0,4	0,04	pH	7,6										6,9				
23*	1,6	0,2	0,01	Оп. пл.	0										26				
	1,6	0,2	0,01	pH	7,9										7,0				

24	6 6	0,8 0,8	0,04 0,04	Оп. пл. рН	0 7,8												44 6,8			
25	1,2 1,2	0,035 0,035	0,01 0,01	Оп. пл. рН	0 7,9												10 7,6			
26	4,8 4,8	0,14 0,14	0,04 0,04	Оп. пл. рН	0 7,7												18 7,5			
27	0,9 0,9	0,05 0,05	0,008 0,008	Оп. пл. рН	1,5 7,5	1,5 7,7	3 7,5	4 7,4	6 7,3								35 7,2			
28	0,9 0,9	0,05 0,05	0,008 0,008	Оп. пл. рН	3 7,4	3 7,7	4 7,5	5 7,4	6 7,2								44 7,2		51 6,6	
29	0,76 0,76	0,165 0,165	0,02 0,02	Оп. пл. рН	2 7,4												31 7,2			
30	0,76 0,76	0,165 0,165	0,02 0,02	Оп. пл. рН	7,4												27 7,1			60 7,5
31	2,4 2,4	0,04 0,04	0,02 0,02	Оп. пл. рН	7,5												25 7,3		34 6,9	
32	1,6 1,6	0,08 0,08	0,006 0,006	Оп. пл. рН	7,4												8 7,2			20 7
33	4,8 4,8	0,25 0,25	0,006 0,006	Оп. пл. рН	7,4												23 7,3			
34	0,76 0,76	0,04 0,04	0,006 0,006	Оп. пл. рН	7,5												15 7			50 7,2
35	0,76 0,76	0,04 0,04	0,006 0,006	Оп. пл. рН	7,3												5 7,9			5 7,5

S-диссоциант

№	Начальный состав среды по прописи			Возр.к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28	
	[C]	[N]	[P]																
1	7,98	1,81	0,11	[C]						0,97	0,9		0,83		0,71				
	7,98	1,81	0,11	[N]	1,74					1,37	1,27		1,19		1,18				
	7,98	1,81	0,11	[P]	0,21					0,2	0,2		0,17		0,15				
	7,98	1,81	0,11	Оп. пл.	0					38	96		118		177				
2	7,98	1,81	0,11	[C]	1,37					1,24	1,23		1,18		0,77				
	7,98	1,81	0,11	[N]	2,08					1,96	1,88		1,65		1,39				
	7,98	1,81	0,11	[P]	0,11					0,1	0,1		0,1		0,1				
	7,98	1,81	0,11	Оп. пл.	0					25	53		104		158				
3	4	0,9	0,056	[C]	0,85					0,73			0,68		0,47				
	4	0,9	0,056	[N]	0,68					0,51			0,6		0,4				
	4	0,9	0,056	[P]	0,083					0,081			0,072		0,064				
	4	0,9	0,056	Оп. пл.	0					60			120		191				
4	4	0,9	0,056	[C]	0,99					0,71			0,42		0,38				
	4	0,9	0,056	[N]	0,79					0,54			0,49		0,44				
	4	0,9	0,056	[P]															
	4	0,9	0,056	Оп. пл.	0						67		118		160				
5	7,8	0,72	0,056	[C]	1,57								0,36		0,21				
	7,8	0,72	0,056	[N]	0,54								0,28		0,17				
	7,8	0,72	0,056	[P]	0,054								0,05		0,03				

165 8,1								200 8,0		205 7,8		220 6,8							225 8,4
49 7,1								45 4,5		44 4,4		49 7,0							
36 7,1								33 8,1				99 3,6		100 4,1					
60 7,3	60 7,6		61 7,6						55 8,3										
		54 7,2		56 7,3					50 7,7										47 8,3
				58 8,6	60 8,8														
	8,2			51 8,7			48												
42 4,5			36 5,1					35 5											
			55 7,1					88 6,8		91 7,2			115 7,8						
						76 4,2		101 4,1		125 4,2		93 4,4							90 4,1
	54 7,9			46 8,3			43		39										
				26 7,4					40 7,5										

30	32	33	34	36	40	42	44	46	48	50	51	54	55	56	58	60	64	66	72
					0,53 1,0 0,14 310		376		0,25 1,0 0,07 400										
					0,49 1,36 0,06 372		0,40 1,49 0,05 286		0,38 0,04 261										
					0,013 0,24 0,029 376		360		325								243		
					0,024 0,27 334 7,7				0,007 0,128 290 8,9								270 9,0		
					0,4 0,13 0,019				0,46 0,023 0,019								0,38 0 0,003		

	7,8	0,72	0,056	Оп. пл.	0						69	112	180			
	7,8	0,72	0,056	pH	7,2						6,7	6,7	6,7			
6	7,8	0,72	0,056	[C]	1,32						1,01		1,24			
	7,8	0,72	0,056	[N]	0,51						0,3		0,22			
	7,8	0,72	0,056	[P]	0,055						0,052		0,022			
	7,8	0,72	0,056	Оп. пл.	0						26	77	139			
	7,8	0,72	0,056	pH	7,2						6,2	6,5	6,9			
7	7,8	0,9	0,056	[C]	1,31							0,83				
	7,8	0,9	0,056	[N]	0,77						0,59	0,51	0,6			
	7,8	0,9	0,056	[P]	0,074							0,068				
	7,8	0,9	0,056	Оп. пл.	0						18	48	76			
	7,8	0,9	0,056	pH	7,4						6,9	6,7	7,3			
8	7,8	0,9	0,056	[C]	1,31						1,28		0,75			
	7,8	0,9	0,056	[N]	0,773						0,715		0,52			
	7,8	0,9	0,056	[P]	0,044						0,042		0,035			
	7,8	0,9	0,056	Оп. пл.	0						18	56	110			
	7,8	0,9	0,056	pH	7,3						7,0	7,1	7,5			
9	0,78	0,4	0,028	Оп. пл.	0						3	9	19			
	0,78	0,4	0,028	pH	7,6						7,5	7,4	7,0			
10	0,78	0,4	0,028	Оп. пл.	0											
	0,78	0,4	0,028	pH												
11*	3,18	0,1	0,028	Оп. пл.	0						3	18	35			
	3,18	0,1	0,028	pH	7,6						7,6	7,1	7,0			
12	3,18	0,1	0,028	Оп. пл.	0											
	3,18	0,1	0,028	pH												
13*	3,18	0,4	0,007	Оп. пл.	0						2	12	32			
	3,18	0,4	0,007	pH	8,3						8,1	7,4	6,9			
14*	3,18	0,4	0,007	Оп. пл.	0											
	3,18	0,4	0,007	pH												
15	0,282	0,1	0,008	[C]	0,056											
	0,282	0,1	0,008	[N]	0,081											
	0,282	0,1	0,008	[P]	0,013											
	0,282	0,1	0,008	Оп. пл.	0						7	9	7			
	0,282	0,1	0,008	pH	7,5						7,4	7,3	7,2			
16	0,282	0,1	0,008	[C]	0,056									0,009		
	0,282	0,1	0,008	[N]	0,037									0,021		
	0,282	0,1	0,008	[P]	0,011									0,008		
	0,282	0,1	0,008	Оп. пл.	0						7	7	16			
	0,282	0,1	0,008	pH	7,5						7,5	7,4	7,0			
17	7,8	0,03	0,008	[C]	0,14											
	7,8	0,03	0,008	[N]	0,008											
	7,8	0,03	0,008	[P]	0,012											
	7,8	0,03	0,008	Оп. пл.	0						7	8	10			
	7,8	0,03	0,008	pH	7,4						7,6	7,3	6,9			
18	7,8	0,03	0,008	[C]	0,16									0,083		
	7,8	0,03	0,008	[N]	0,004									0		
	7,8	0,03	0,008	[P]	0,01									0,008		

	7,8	0,03	0,008	Оп. пл.	0						7		6		13			
	7,8	0,03	0,008	pH	7,4						7,4		7,4		6,8			
19	7,8	0,1	0,002	[C]	0,15													
	7,8	0,1	0,002	[N]	0,057													
	7,8	0,1	0,002	[P]	0,009													
	7,8	0,1	0,002	Оп. пл.	0						3		6		7			
	7,8	0,1	0,002	pH	7,3						7,3		7,1		7,0			
20	7,8	0,1	0,002	[C]	0,156										0,087			
	7,8	0,1	0,002	[N]	0,033										0,014			
	7,8	0,1	0,002	[P]	0,007										0,007			
	7,8	0,1	0,002	Оп. пл.	0						6		8		11			
	7,8	0,1	0,002	pH	7,3						7,3		7,1		6,8			
21	0,4	0,035	0,01	Оп. пл.	0										11		10	
	0,4	0,035	0,01	pH											7,7		7,1	
22	1,6	0,14	0,04	Оп. пл.	0										25			
	1,6	0,14	0,04	pH											6,9			
23	0,4	0,015	0,01	Оп. пл.	0							11					20	
	0,4	0,015	0,01	pH	8,2						7,8						7,0	
24	1,6	0,06	0,04	Оп. пл.	0										24			
	1,6	0,06	0,04	pH	7,9										6,9			
25	0,12	0,035	0,01	Оп. пл.	0							11					9	
	0,12	0,035	0,01	pH							8,1						7,2	
26	0,48	0,14	0,04	Оп. пл.	0							28		17			23	
	0,48	0,14	0,04	pH							7,5		7,2				7,1	
27	0,12	0,015	0,01	Оп. пл.	0							11		11			14	
	0,12	0,015	0,01	pH	8,2						7,9		7,6				7,2	
28	0,48	0,06	0,04	Оп. пл.	0									13			32	
	0,48	0,06	0,04	pH	7,8									7,2			7,1	
29	0,78	0,1	0,01	Оп. пл.	0										8			
	0,78	0,1	0,01	pH	7,8										7,7			
30	3,24	0,4	0,04	Оп. пл.	0										30			
	3,24	0,4	0,04	pH	7,6										6,3			
31*	1,6	0,2	0,01	Оп. пл.	0										26			
	1,6	0,2	0,01	pH	7,9										6,8			
32	6	0,8	0,04	Оп. пл.	0													
	6	0,8	0,04	pH	7,8													
33*	1,2	0,035	0,01	Оп. пл.	0										8			
	1,2	0,035	0,01	pH	7,9										7,7			
34	4,8	0,14	0,04	Оп. пл.	0										27			
	4,8	0,14	0,04	pH	7,7										8,0			
35	0,9	0,05	0,008	Оп. пл.	0,1	0	0	7	9						32			
	0,9	0,05	0,008	pH	7,6	7,7	7,8	7,6	7,2						6,7			
36	0,76	0,165	0,02	Оп. пл.	3												48	
	0,76	0,165	0,02	pH	7,4												7,2	
37	0,76	0,165	0,02	Оп. пл.											24			60
	0,76	0,165	0,02	pH											6,9			7,5
38	2,4	0,04	0,02	Оп. пл.											21		33	
	2,4	0,04	0,02	pH											7,1		6,8	

39	1,6	0,08	0,006	Оп. пл.	0												10		28		
	1,6	0,08	0,006	pH	7,2												6,9		6,8		
40	4,8	0,25	0,006	Оп. пл.															26		
	4,8	0,25	0,006	pH															7,1		
41	0,76	0,04	0,006	Оп. пл.															16		21
	0,76	0,04	0,006	pH															6,9		7
42	0,76	0,04	0,006	Оп. пл.															3		4
	0,76	0,04	0,006	pH															8,1		7,5

M-диссоциант

№	Начальный состав среды по прописи			Возр,к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28			
	[C]	[N]	[P]																		
1	4	0,9	0,056	[C]	0,6						0,58		0,6		0,5						
	4	0,9	0,056	[N]	0,57						0,32		0,4		0,37						
	4	0,9	0,056	[P]	0,056						0,038		0,043		0,051						
	4	0,9	0,056	Оп. пл.	0						36		64		72						
	4	0,9	0,056	pH	7,0						4,7		3,5		3,3						
2	4	0,9	0,056	[C]	0,88						0,56		0,47		0,33						
	4	0,9	0,056	[N]	0,65						0,48		0,49		0,45						
	4	0,9	0,056	[P]	0,059						0,052		0,049		0,053						
	4	0,9	0,056	Оп. пл.	0						30		61		68						
	4	0,9	0,056	pH	7,4						5,1		4,4		3,4						
3	1,6	0,9	0,056	[C]	0,3						0,27		0,07		0,02						
	1,6	0,9	0,056	[N]	0,8						0,61		0,56		0,63						
	1,6	0,9	0,056	[P]	0,055						0,046				0,051						
	1,6	0,9	0,056	Оп. пл.	0						27		86		77						
	1,6	0,9	0,056	pH	7,8						5,6		5,5		3,9						
4	1,6	0,9	0,056	[C]	0,27						0,15		0,14		0,06						
	1,6	0,9	0,056	[N]	0,71						0,68		0,73		0,71						
	1,6	0,9	0,056	[P]	0,058						0,055		0,05		0,053						
	1,6	0,9	0,056	Оп. пл.	0						25		62		73						
	1,6	0,9	0,056	pH	7,7						5,7		4,9		3,6						
5	7,8	0,2	0,056	[C]	1,21						0,99		0,96		0,95						
	7,8	0,2	0,056	[N]	0,11						0,04		0,02								
	7,8	0,2	0,056	[P]	0,056						0,056		0,057								
	7,8	0,2	0,056	Оп. пл.	0						33		37		36						
	7,8	0,2	0,056	pH	7,6						4,7		4,0		3,9						
6	7,8	0,2	0,056	[C]	1,37						1,32		1,38		1,48						
	7,8	0,2	0,056	[N]	0,12						0,03		0,04		0,03						
	7,8	0,2	0,056	[P]	0,055						0,052		0,051		0,05						
	7,8	0,2	0,056	Оп. пл.	0						26		32		41						
	7,8	0,2	0,056	pH	7,6						5,3		4,1		3,9						
7	7,8	0,9	0,01	[C]	1,32						0,93		1,27		1,23						
	7,8	0,9	0,01	[N]	0,773						0,558		0,585		0,495						
	7,8	0,9	0,01	[P]	0,016						0,017		0,010		0,011						
	7,8	0,9	0,01	Оп. пл.	0						29		53		67						
	7,8	0,9	0,01	pH	7,8						6,7		5,5		4,1						

8	7,8	0,9	0,01	[C]	0,96						0,67		0,79		1,12			
	7,8	0,9	0,01	[N]	0,608						0,595				0,551			
	7,8	0,9	0,01	[P]	0,018						0,013				0,012			
	7,8	0,9	0,01	Оп. пл.	0						40		44		42			
	7,8	0,9	0,01	pH	7,7						5,2		4,2		3,9			
9	0,78	0,4	0,028	Оп. пл.	0						2		8		30			
	0,78	0,4	0,028	pH	7,6						7,0		6,7		6,3			
10	3,18	0,1	0,028	Оп. пл.	0						4		14		47			
	3,18	0,1	0,028	pH	7,6						7,1		6,1		6,2			
11	3,18	0,4	0,007	Оп. пл.	0						2		6		30			
	3,18	0,4	0,007	pH	8,3						7,4		7,0		6,3			
12	0,282	0,1	0,008	[C]	0,06										0,009			
	0,282	0,1	0,008	[N]	0,07										0,025			
	0,282	0,1	0,008	[P]	0,015										0,014			
	0,282	0,1	0,008	Оп. пл.	0						5		7		15			
	0,282	0,1	0,008	pH	7,5						7,3		7,2		6,9			
13	0,78	0,03	0,008	[C]	0,126										1			
	0,78	0,03	0,008	[N]	0,006										0,003			
	0,78	0,03	0,008	[P]	0,015										0,014			
	0,78	0,03	0,008	Оп. пл.	0						6		6		25			
	0,78	0,03	0,008	pH	7,3						7,3		7,2		6,4			
14	0,78	0,1	0,002	[C]	0,126										0,097			
	0,78	0,1	0,002	[N]	0,056										0,022			
	0,78	0,1	0,002	[P]	0,007										0,012			
	0,78	0,1	0,002	Оп. пл.	0						2		9		14			
	0,78	0,1	0,002	pH	7,5						7,3		7,0		6,1			
15	0,4	0,035	0,01	Оп. пл.	0							11		12		13		
	0,4	0,035	0,01	pH							8,0		7,7		7,1			
16	1,6	0,14	0,04	Оп. пл.	0									25				
	1,6	0,14	0,04	pH										7,2				
17	0,4	0,015	0,01	Оп. пл.	0							10				21		
	0,4	0,015	0,01	pH	8,2						7,8				6,8			
18	1,6	0,06	0,04	Оп. пл.	0									28				
	1,6	0,06	0,04	pH	7,9													
19	0,12	0,035	0,01	Оп. пл.	0							10				8		
	0,12	0,035	0,01	pH							8,0				7,3			
20	0,48	0,14	0,04	Оп. пл.	0							31		30		22		
	0,48	0,14	0,04	pH							7,6		7,4		7,3			
21	0,12	0,015	0,01	Оп. пл.	0							11		12		15		
	0,12	0,015	0,01	pH	8,2						7,9		7,7		7,0			
22	0,48	0,06	0,04	Оп. пл.	0									21		37		
	0,48	0,06	0,04	pH	7,8									7,0		6,7		
23	0,78	0,1	0,01	Оп. пл.	0									9				
	0,78	0,1	0,01	pH	7,8									7,7				
24	3,24	0,4	0,04	Оп. пл.	0									18				
	3,24	0,4	0,04	pH	7,6									5,6				
25	1,6	0,2	0,01	Оп. пл.	0									25				
	1,6	0,2	0,01	pH	7,9									6,6				

26	6 6	0,8 0,8	0,04 0,04	Оп. пл. рН	0 7,8											24 5,7			
27	1,2 1,2	0,035 0,035	0,01 0,01	Оп. пл. рН	0 7,9											10 7,7			
28	4,8 4,8	0,14 0,14	0,04 0,04	Оп. пл. рН	0 7,7											17 7,0			
29*	0,9 0,9	0,05 0,05	0,008 0,008	Оп. пл. рН	1 7,5	1 7,8	1 7,7	1 7,7	3 7,4							45 6,7		60 6,8	
30*	0,76 0,76	0,165 0,165	0,02 0,02	Оп. пл. рН	1 7,4											8 7		19 6,9	
31	0,76 0,76	0,165 0,165	0,02 0,02	Оп. пл. рН	5 7,4											58 7,2		69 7	
32	0,76 0,76	0,165 0,165	0,02 0,02	Оп. пл. рН												21 6,3			42 7,1
33	2,4 2,4	0,04 0,04	0,02 0,02	Оп. пл. рН												25 6,8		32 6,5	
34	1,6 1,6	0,08 0,08	0,006 0,006	Оп. пл. рН												17 6,7		31 6,4	
35	4,8 4,8	0,25 0,25	0,006 0,006	Оп. пл. рН												22 6,9			
36	0,76 0,76	0,04 0,04	0,006 0,006	Оп. пл. рН												12 6,9			20 6,7
37	0,76 0,76	0,04 0,04	0,006 0,006	Оп. пл. рН												3 8			4 7,4

RS-диссоцианты

№	Начальный состав среды по прописи			Возр. к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28
	[C]	[N]	[P]															
1	0,067	0,035	0,01	Оп. пл.									10	11		12		
	0,067	0,035	0,01	pH									7,9	7,7		7,2		
2	0,27	0,14	0,04	Оп. пл.										20				
	0,27	0,14	0,04	pH										7,0				
3	0,066	0,015	0,01	Оп. пл.									10			22		
	0,066	0,015	0,01	pH	8,2								8,0			7,0		
4	0,267	0,06	0,04	Оп. пл.										33				
	0,267	0,06	0,04	pH	7,9									7,0				
5	0,02	0,035	0,01	Оп. пл.												9		
	0,02	0,035	0,01	pH												7,2		
6	0,08	0,14	0,04	Оп. пл.									25	20		23		
	0,08	0,14	0,04	pH									7,5	7,2		7,1		
7	0,02	0,015	0,01	Оп. пл.									12	11		14		
	0,02	0,015	0,01	pH	8,2								8,0	7,7		7,2		
8	0,08	0,06	0,04	Оп. пл.										20				
	0,08	0,06	0,04	pH	7,8									7,2				
9	0,13	0,1	0,01	Оп. пл.										10				
	0,13	0,1	0,01	pH	7,8									7,8				
10	0,54	0,4	0,04	Оп. пл.										33				
	0,54	0,4	0,04	pH	7,6									6,6				
11	0,267	0,2	0,01	Оп. пл.										11				
	0,267	0,2	0,01	pH	7,9									8,3				
12	1,0	0,8	0,04	Оп. пл.										38				
	1,0	0,8	0,04	pH	7,8									6,5				
13	0,2	0,035	0,01	Оп. пл.										12				
	0,2	0,035	0,01	pH	7,9									7,6				
14	0,8	0,14	0,04	Оп. пл.										18				
	0,8	0,14	0,04	pH	7,7									7,2				
15	0,76	0,165	0,02	Оп. пл.	1,5									35		60		
	0,76	0,165	0,02	pH	7,6									7,1		7,3		
16	1,6	0,04	0,006	Оп. пл.	0									17		35		
	1,6	0,04	0,006	pH	7,2									6,6		4,9		
17	1,6	0,08	0,006	Оп. пл.										11				30
	1,6	0,08	0,006	pH										7,1				7
18	0,76	0,04	0,006	Оп. пл.											5			5
	0,76	0,04	0,006	pH										7,4				7,1

RM-диссоцианты

№	Начальный состав среды по прописи			Возр. к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28
	[C]	[N]	[P]															
1	0,067	0,035	0,01	Оп. пл.								10		8		12		
	0,067	0,035	0,01	pH								7,7		7,6		7,2		
2	0,27	0,14	0,04	Оп. пл.										25				
	0,27	0,14	0,04	pH										7,2				
3	0,066	0,015	0,01	Оп. пл.								10				18		
	0,066	0,015	0,01	pH								7,8				6,9		
4	0,267	0,06	0,04	Оп. пл.										33				
	0,267	0,06	0,04	pH	7,9									6,9				
5	0,02	0,035	0,01	Оп. пл.														
	0,02	0,035	0,01	pH														
6	0,08	0,14	0,04	Оп. пл.								11				11		
	0,08	0,14	0,04	pH								7,7				7,4		
7	0,02	0,015	0,01	Оп. пл.								12		13		13		
	0,02	0,015	0,01	pH	8,2							8,1		7,8		7,2		
8	0,08	0,06	0,04	Оп. пл.										26		45		
	0,08	0,06	0,04	pH	7,8									7,2		7,2		
9	0,13	0,1	0,01	Оп. пл.										11				
	0,13	0,1	0,01	pH	7,8									7,5				
10	0,54	0,4	0,04	Оп. пл.										37				
	0,54	0,4	0,04	pH	7,6									6,4				
11	0,267	0,2	0,01	Оп. пл.										28				
	0,267	0,2	0,01	pH	7,9									7,0				
12	1,0	0,8	0,04	Оп. пл.										36				
	1,0	0,8	0,04	pH	7,8									6,6				
13	0,2	0,035	0,01	Оп. пл.										10				
	0,2	0,035	0,01	pH	7,9									7,8				
14	0,8	0,14	0,04	Оп. пл.										19				
	0,8	0,14	0,04	pH	7,7									7,0				
15	0,76	0,165	0,02	Оп. пл.	1									50		46		
	0,76	0,165	0,02	pH	7,6									7,1		7,3		
16	0,76	0,165	0,02	Оп. пл.	1									31		59		
	0,76	0,165	0,02	pH	7,6									7,1		7,3		
17	1,6	0,04	0,006	Оп. пл.	0									22		40		
	1,6	0,04	0,006	pH										6,7		4,9		
18	1,6	0,08	0,006	Оп. пл.										10				21
	1,6	0,08	0,006	pH										7,2				6,9
19	0,76	0,04	0,006	Оп. пл.											5			5
	0,76	0,04	0,006	pH										7,8				7,4

SM-диссоцианты

№	Начальный состав среды по прописи			Возр. к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28
	[C]	[N]	[P]															
1	0,067	0,035	0,01	Оп. пл.								10		11		10		
	0,067	0,035	0,01	pH								8,0		7,8		7,0		
2	0,27	0,14	0,04	Оп. пл.										27				
	0,27	0,14	0,04	pH										7,0				
3	0,066	0,015	0,01	Оп. пл.								11				22		
	0,066	0,015	0,01	pH	8,2							7,9				6,9		
4	0,267	0,06	0,04	Оп. пл.										17				
	0,267	0,06	0,04	pH	7,9									6,7				
5	0,02	0,035	0,01	Оп. пл.								10				7		
	0,02	0,035	0,01	pH								8,0				7,2		
6	0,08	0,14	0,04	Оп. пл.								30		24		24		
	0,08	0,14	0,04	pH								7,6		7,3		7,2		
7	0,02	0,015	0,01	Оп. пл.								14		13				
	0,02	0,015	0,01	pH	8,2							8,0		7,7				
8	0,08	0,06	0,04	Оп. пл.										25				
	0,08	0,06	0,04	pH	7,8									7,1				
9	0,13	0,1	0,01	Оп. пл.										9				
	0,13	0,1	0,01	pH	7,8									7,6				
10	0,54	0,4	0,04	Оп. пл.										22				
	0,54	0,4	0,04	pH	7,6									6,2				
11	0,267	0,2	0,01	Оп. пл.										16				
	0,267	0,2	0,01	pH	7,9									6,8				
12	1,0	0,8	0,04	Оп. пл.										24				
	1,0	0,8	0,04	pH	7,8									6,6				
13	0,2	0,035	0,01	Оп. пл.										8				
	0,2	0,035	0,01	pH	7,9									7,6				
14	0,8	0,14	0,04	Оп. пл.										20				
	0,8	0,14	0,04	pH	7,7									6,7				
15	0,76	0,165	0,02	Оп. пл.	1,5									29		47		
	0,76	0,165	0,02	pH	7,6									7		7,1		
16	1,6	0,04	0,006	Оп. пл.	0									13		41		
	1,6	0,04	0,006	pH										6,4		4,6		
17	1,6	0,08	0,006	Оп. пл.										9				28
	1,6	0,08	0,006	pH										7,2				6,8
18	0,76	0,04	0,006	Оп. пл.											5			5
	0,76	0,04	0,006	pH										8				7,4

30	32	33	34	36	40	42	44	46	48	50	51	54	55	56	58	60	64	66	72
								29 8,5											
59 6,8								142 7,9		138 7,8		132 8,9							
						25 7,6		26 7,5											
105 7,2								157 8,5				118 8,9			105 8,5				
10 7,3						8 8,4													
29 7,0																			
14 7,8																			
41 7,6								41 8,7		39 7,7									
35 7,0								78 8,6		68 8,9		59 8,9			58 8,5				
105 7,1								202 7,2		180 8,7		160 8,8			102 8,3				
97 7,2								90 8,7		82 8,2									
115 7,2								203 7,1		215 7,0		220 7,7			225 7,7				
34 7,1								66 4,5		67 4,5		74 4,0							
69 6,6								109 4,2		3,3		120 4,4			123 3,7				
63 7,6			65 8,3					54 8,8											
50 4,1			44 3,8																
			66 6,7					99 4,3		105 7,4			105 7,6						
				28 7					53 7,5							56			

RSM-диссоцианты

№	Начальный состав среды по прописи			Возр. к.	0	3	6	9	12	14	16	18	20	22	24	26	27	28		
	[C]	[N]	[P]																	
1	0,067	0,035	0,01	Оп. пл. рН								10		9		11				
	0,067	0,035	0,01																	7,9
2	0,27	0,14	0,04	Оп. пл. рН										26						
	0,27	0,14	0,04																	
3	0,066	0,015	0,01	Оп. пл. рН	8,2							13				19				
	0,066	0,015	0,01																	
4	0,267	0,06	0,04	Оп. пл. рН	7,9									27						
	0,267	0,06	0,04																	
5	0,02	0,035	0,01	Оп. пл. рН								10				9				
	0,02	0,035	0,01																	
6	0,08	0,14	0,04	Оп. пл. рН								27	26	7,3		23				
	0,08	0,14	0,04																	
7	0,02	0,015	0,01	Оп. пл. рН	8,2							9		12		15				
	0,02	0,015	0,01																	
8	0,08	0,06	0,04	Оп. пл. рН	7,8									30						
	0,08	0,06	0,04																	
9	0,13	0,1	0,01	Оп. пл. рН	7,8									8						
	0,13	0,1	0,01																	
10	0,54	0,4	0,04	Оп. пл. рН	7,6									27						
	0,54	0,4	0,04																	
11	0,267	0,2	0,01	Оп. пл. рН	7,9									21						
	0,267	0,2	0,01																	
12	1,0	0,8	0,04	Оп. пл. рН	7,8									30						
	1,0	0,8	0,04																	
13	0,2	0,035	0,01	Оп. пл. рН	7,9									9						
	0,2	0,035	0,01																	
14	0,8	0,14	0,04	Оп. пл. рН	7,7									22						
	0,8	0,14	0,04																	
15	0,76	0,165	0,02	Оп. пл. рН	1									18		31				
	0,76	0,165	0,02																	
16	0,76	0,165	0,02	Оп. пл. рН											43					52
	0,76	0,165	0,02																	
17	2,4	0,04	0,02	Оп. пл. рН										26		32				
	2,4	0,04	0,02																	
18	1,6	0,04	0,006	Оп. пл. рН	0									15		39				
	1,6	0,04	0,006																	
19	1,6	0,08	0,006	Оп. пл. рН										15		41				
	1,6	0,08	0,006																	
20	4,8	0,25	0,006	Оп. пл. рН											22					
	4,8	0,25	0,006																	
21	0,76	0,04	0,006	Оп. пл. рН										22						40
	0,76	0,04	0,006																	
22	0,76	0,04	0,006	Оп. пл. рН										5						5
	0,76	0,04	0,006																	

П4.2. Первичные данные по лабораторным альгоценозам

П4.2.1. Результаты серии опытов № 1

Концентрации азота и фосфора измерены в мг/л, освещенность — в Вт/мх2
численность — 10^5 кл/мл, биомасса — 10^{-2} мг/мл.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 195
Начальная концентрация фосфора (P) 5,2
Отношение начальных концентраций N/P 37,5
Освещенность 4,4
Температура 25 °С

ВИД	монокультуры			поликультуры				
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>							N	P
	0	0,07	0,8	0	0,07	0,8	261	6
	3	0,15	1,7	3	0,1	1,2	255	5,3
	11	0,33	3,6	11	0,13	1,4	226	2,7
	25	0,51	5,1	25	0,2	2,2	242	1,4
	39	2	10	39	1,2	13,2	229	0
	59	6,8	34	59	1,2	13,2	226	0
	68	14	70	68	2	22	—*)	—*)

*) прочерк означает отсутствие определения.

*) прочерк означает отсутствие определения.

<i>Ankistrodesmus braunii</i>	0	0,07	0,8	195	5,1	0	0,07	0	0,07	0,8	261	6
	3	0,1	1,2	214	4,5	3	0,1	3	0,1	1,1	255	5,3
	11	0,22	2,4	214	5	11	0,12	11	0,12	1,3	226	2,7
	25	0,46	5,1	214	2,9	25	0,18	25	0,18	2	242	1,4
	39	1	6	186	0,9	39	2	39	2	22	229	0
	59	9	54	195	0,7	59	2,3	59	2,3	25,3	226	0
	68	10,5	63	—	—	68	1,5	68	1,5	16,5	—	0
	<i>Chlamydomonas humicola</i>	0	0,07	1,1	195	5,2	0	0,07	0	0,07	1,1	261
3		0,06	0,8	214	5,2	3	0,02	3	0,02	0,4	255	5,3
11		0,45	6,8	204	5,2	11	0,03	11	0,03	0,4	226	2,7
25		0,86	13	218	5	25	0,04	25	0,04	0,6	242	1,4
39		1,7	13,6	186	3,9	39	0,09	39	0,09	0,7	229	0
59		5,1	40,8	204	1,6	59	0,03	59	0,03	0,2	226	0
68		4,3	34,4	—	—	68	0,03	68	0,03	0,2	—	0
<i>Chlorella vulgaris</i>		0	0,22	2,2	195	5,1	0	0,22	0	0,22	2,2	261
	3	0,82	8,2	214	5,2	3	0,24	3	0,24	2,4	255	5,3
	11	1,2	12	214	5,2	11	0,24	11	0,24	2,4	226	2,7
	25	1,5	15	214	8,2	25	0,24	25	0,24	2,4	242	1,4
	39	3,6	126	204	1,9	39	0,27	39	0,27	2,7	229	0
	59	12,3	430,5	214	0,4	59	0,34	59	0,34	3,4	226	0
	68	11,5	403	—	—	68	0,42	68	0,42	4,4	—	0
	<i>Chromochloris cinnoborina</i>	0	0,03	2,2	193	5,2	0	0,06	0	0,06	2,2	261
3		0,09	3,4	—	—	3	0,04	3	0,04	1,6	255	5,3
11		0,22	8,8	214	5,4	11	0,05	11	0,05	1,9	226	2,7

<i>Chromochloris cinnoborina</i>	25	0,35	13	204	4	25	0,07	1,6	242	1,4
	39	0,62	14,3	195	2,9	39	0,03	1,7	229	0
	59	1,5	34,5	204	0,5	59	0,08	1,8	226	0
	68	1,65	38	—	—	68	0,11	2,3	—	0
<i>Scenedesmus bijugatus</i>	0	0,04	1,8	257	6,2	0	0,04	1,8	261	6
	3	0,09	4,5	269	6,3	3	0,04	2,2	255	5,3
	11	0,1	5	269	6,6	11	0,04	2,3	226	2,7
	25	0,08	5	246	5,2	25	0,05	2,5	242	1,4
	39	1,1	72,6	245	5	39	0,43	21,5	229	0
	59	1,1	271	257	0,9	59	0,3	15	226	0
	68	5,5	363	—	—	68	0,4	20	—	0
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,07	0,9	195	5,2	0	0,07	0,9	261	6
	3	0,2	2	214	5,2	3	0,08	1	255	5,3
	11	0,2	2,4	204	4,7	11	0,11	1,3	226	2,7
	25	0,27	2,7	204	3,3	25	0,19	1,9	242	1,4
	39	1,1	5,4	195	1,1	39	1,5	18	229	0
	59	9,1	44,6	191	0,4	59	2	24	226	0
	68	14,5	71,1	—	—	68	2,5	30	—	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,02	1,1	195	5,2	0	0,02	1,1	261	6
	3	0,41	22,6	214	5,2	3	0,07	4	255	5,3
	11	0,22	12,1	204	5,2	11	0,12	6,6	226	2,7
	25	0,17	8,3	214	3,3	25	0,33	14,9	242	1,4
	39	0,25	12,3	214	0,4	39	1,5	67,5	229	0
	59	8,1	97	191	0	59	1,9	85,5	226	0
	68	11,5	564	—	—	68	2,5	113	—	0

<i>Scottiella nivalis</i>	0	0,03	2,1	214	5,2	0	0,03	2,1	261	6
	3	0,21	1,7	234	5,8	3	0,43	3,4	255	5,3
	11	0,04	3	224	5,8	11	0,03	2,6	226	2,7
	25	0,08	22,4	228	4,9	25	0,03	0,4	242	1,4
	39	0,19	51,8	214	3,1	39	0,09	25,2	229	0
	59	0,65	182	204	1,1	59	0,05	14	226	0
<i>Stichococcus mirabilis</i>	68	1,8	504	—	—	68	0,04	11,9	—	0
	0	0,08	1,3	204	5,3	0	0,08	1,3	261	6
	3	0,09	1,4	204	4,9	3	0,04	0,7	255	5,3
	11	0,19	2,9	214	5,8	11	0,05	0,7	226	2,7
	25	0,69	3,1	204	4,9	25	0,06	0,8	242	1,4
	39	1,3	5,6	214	2,5	39	0,11	1,7	229	0
<i>Stichococcus mirabilis</i>	59	3,3	14,9	191	0,9	59	0,06	0,9	226	0
	68	5,5	24,8	—	—	68	0,07	1,1	—	0

СРЕДА № 2

Начальная концентрация азота (N) 195
 Начальная концентрация фосфора (P) 5,2
 Отношение начальных концентраций N/P 37,5
 Освещенность 0,15
 Температура 25°С

ВИД	монокультуры			пошкультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>						
<i>Ankistrodesmus braunii</i>						
<i>Chlamydomonas humicola</i>						

						25	0,02	0,3	218	5
						39	0,01	0,1	208	4,9
						59	0,03	0,2	225	5,4
						68	0,02	0,1	—	—
<i>Chlorella vulgaris</i>						0	0,22	2,2	269	6
						3	0,22	2,2	229	4,8
						11	0,23	2,3	205	3
						25	0,26	2,6	218	5
						39	0,28	2,8	208	4,9
						59	0,35	3,5	225	5,4
						68	0,19	1,9	—	—
<i>Chromochloris cinnoborina</i>						0	0,03	2,2	269	6
						3	0,06	2,4	229	4,8
						11	0,05	2,2	205	3
						25	0,04	1,7	218	5
						39	0,03	1,2	208	4,9
						59	0,08	3,2	225	5,4
						68	0,07	2,9	—	—
<i>Scenedesmus bijugatus</i>						0	0,04	1,8	269	6
						3	0,05	2,3	229	4,8
						11	0,03	1,5	205	3
						25	0,02	1	218	5
						39	0,02	0,9	208	4,9
						59	0,02	0,8	225	5,4
						68	0,01	0,4	—	—

<i>Scenedesmus obliquus</i>					0	0,07	0,9	269	6
					3	0,08	1	229	4,8
					11	0,08	1	205	3
					25	0,1	1	218	5
					39	0,11	1,3	208	4,9
					59	0,18	2,2	225	5,4
					68	0,17	2	—	—
<i>Scenedesmus quadricauda</i>					0	0,02	1,1	269	6
					3	0,02	1,1	229	4,8
					11	0,03	1,9	205	3
					25	0,09	4,1	218	5
					39	0,1	4,9	208	4,9
					59	0,13	6,4	225	5,4
					68	0,12	5,9	—	—
<i>Scotella nivalis</i>					0	0,03	2,1	269	6
					3	0,27	2,2	229	4,8
					11	0,02	1,8	205	3
					25	0,02	5,9	218	5
					39	0,03	7,6	208	4,9
					59	0,03	7,3	225	5,4
					68	0,01	3,8	—	—
<i>Stichococcus mirabilis</i>					0	0,08	1,3	269	6
					3	0,08	1,3	229	4,8
					11	0,08	1,3	205	3

<i>Anacystis nidulans</i>	26	259				0,3	<i>Anacystis nidulans</i>	26	77			0
	29	261				0,3		29	60			0
	33	246				0		33	90			0
	36	287				0		36	98			0
	40	308				0						
	42	315				0						
	47	440				0						
	56	–				0						
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	1	0,4				6	<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	1	0,05			6
	5	0,73				5		5	0,07			1,5
	8	1,9				3,5		8	0,08			0,8
	12	11,4				4,5		12	0,09			0,3
	15	27,95				2,5		15	0,07			0
	19	31,34				2,5		19	0,13			0
	22	35				3		22	0,06			0
	26	36,56				2		26	0,06			0
	29	37,18				2		29	0,11			0
	33	36,87				1,5		33	0,04			0
	36	42,22				0,9		36	0,08			0
	40	46,63				0						
	42	49,17				0						
	47	65,73				0						
	56	–				0						
<i>Ankistrodesmus falcaus</i>	1	0,2				6	<i>Ankistrodesmus falcaus</i>	1	0,15			6
	5	0,4				5,5		5	0,35			1,5
	8	1,7				4		8	0,36			0,8

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	12	2,8			4			12	0,26		0,3
	15	3,8			4			15	0,23		0
	19	2,7			4			19	0,21		0
	22	5,7			4			22	0,22		0
	26	8,9			3,5			26	0,13		0
	29	13,4			4			29	0,29		0
	33	13			3,5			33	0,27		0
	36	8,6			3			36	0,21		0
	40	15			0						
	42	14,3			0						
	47	17,6			0						
56	–			0							
<i>Chlorella vulgaris</i>	1	0,19			6			1	0,13		6
	5	1,2			5			5	0,41		1,5
	8	2,2			3,5			8	0,22		0,8
	12	3,8			3			12	0,2		0,3
	15	4,1			3,5			15	0,22		0
	19	4,7			3			19	0,43		0
	22	5,2			2,5			22	0,22		0
	26	9,3			3			26	0,35		0
	29	6			1			29	0,47		0
	33	14,2			0,4			33	0,2		0
	36	13,7			0			36	0,46		0
40	14,7			0							
42	15,5			0							
47	18			0							
56	–			0							

<i>Pleurochloris magna</i>	1	0,01	6	1	0,01	6
	5	0,06	4,5	5	0,04	1,5
	8	0,17	4	8	0,04	0,8
	12	0,33	4	12	0,04	0,3
	15	0,51	3,5	15	0,02	0
	19	4,51	3,5	19	0,07	0
	22	0,64	4	22	0,09	0
	26	0,67	4	26	0,26	0
	29	0,89	4	29	0,18	0
	33	1,41	3	33	0,1	0
	36	1,54	2,5	36	0,22	0
	40	1,6	0			
	42	2,02	0			
47	2,5	0				
56	1,8	0				
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	1	0,05	6	1	0,04	6
	5	0,2	3	5	0,2	1,5
	8	0,5	3,5	8	0,5	0,8
	12	1,1	0,8	12	0,5	0,3
	15	1,35	0	15	0,7	0
	19	2,2	0	19	1,5	0
	22	3,1	0	22	1	0
	26	4	0	26	1,4	0
	29	5	0	29	1,8	0
	33	5,7	0	33	1,9	0
	36	7,6	0	36	3,5	0

<i>Stichococcus mirabilis</i>	26	7,6			0,5	<i>Stichococcus mirabilis</i>	26	—			0
	29	7,8			0		29	0,06			0
	33	10,3			0		33	0,02			0
	36	13,7			0		36	0,03			0
	40	16,8			0						
	42	28,2			0						
	47	26,4			0						
	56	26,3			0						

ВИД		2-я повторность (разбавленная)			поликультуры		
		сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	N	P
<i>Anacystis nidulans</i>		1	0,4				6
		5	0,5				1,5
		8	2				0,8
		12	5,5				0,3
		15	22				0
		19	20				0
		22	50				0
		26	33				0
		29	35				0
		33	43				0
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>		36	28				0
		1	0,04				6
		5	0,09				1,5
		8	0,07				0,8

<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	12	0,08			0,3
	15	0,08			0
	19	0,08			0
	22	0,03			0
	26	0,06			0
	29	0,08			0
	33	0,07			0
36	0,04			0	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	1	0,13			6
	5	0,35			1,5
	8	0,33			0,8
	12	0,29			0,3
	15	0,28			0
	19	0,19			0
	22	0,26			0
	26	0,25			0
	29	0,46			0
	33	0,32			0
	36	0,35			0
<i>Chlorella vulgaris</i>	1	0,17			6
	5	0,37			1,5
	8	0,27			0,8
	12	0,31			0,3
	15	0,41			0
	19	0,23			0
	22	0,41			0

<i>Chlorella vulgaris</i>	26	0,37			0
	29	0,39			0
	33	0,35			0
	36	0,38			0
<i>Pleurochloris magna</i>	1	0,01			6
	5	0,02			1,5
	8	0,07			0,8
	12	0,06			0,3
	15	0,05			0
	19	0,13			0
	22	0,07			0
	26	0,06			0
	29	0,15			0
	33	0,1			0
	36	0,22			0
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	1	0,03		
5		0,2			1,5
8		0,3			0,8
12		0,6			0,3
15		1,1			0
19		1,9			0
22		1,4			0
26		2,2			0
29		3,2			0
33		5,1			0
36		3,8			0

<i>Scottiella mivalis</i>	1	0,01			6
	5	0,03			1,5
	8	0,06			0,8
	12	0,06			0,3
	15	0,04			0
	19	0,06			0
	22	0,04			0
	26	0,1			0
	29	0,11			0
	33	0,1			0
36	0,13			0	
<i>Sitochoccus mirabilis</i>	1	0,12			6
	5	0,11			1,5
	8	0,05			0,8
	12	0,02			0,3
	15	0,04			0
	19	0,03			0
	22	-			0
	26	0,03			0
	29	0,06			0
	33	0,01			0
36				0	

3-я повторность (разбавленная)

ВИД	популяторы			концентрация
	сутки опыта	численность	биомасса	
<i>Anacystis nidulans</i>	1	0,01		6
	5	1,4		3
	8	4		1
	12	6		0,5
	15	30		0
	19	65		0
	22	76		0
	26	76		0
	29	61		0
	33	69		0
	36	72		0
	<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	1	0,01	
5		0,04		3
8		0,06		1
12		0,05		0,5
15		0,05		0
19		0,08		0
22		0,06		0
26		0,06		0
29		0,06		0
33		0,07		0
36		0,06		0

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	1	0,03			6
	5	0,12			3
	8	0,15			1
	12	0,11			0,5
	15	0,11			0
	19	0,14			0
	22	0,18			0
	26	0,15			0
	29	0,18			0
	33	0,26			0
	36	0,2			0
<i>Chlorella vulgaris</i>	1	0,04			6
	5	0,43			3
	8	0,38			1
	12	0,27			0,5
	15	0,32			0
	19	0,53			0
	22	0,42			0
	26	1,1			0
	29	0,36			0
	33	0,66			0
	36	0,49			0
<i>Pleurochloris magna</i>	1	0			6
	5	0,03			3
	8	0,02			1

	12	0,03			0,5
	15	0,03			0
	19	0,05			0
	22	0,05			0
	26	0,09			0
	29	0,08			0
	33	0,07			0
	36	0,11			0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	1	0			6
	5	0,09			3
	8	0,3			1
	12	0,4			0,5
	15	0,7			0
	19	1,9			0
	22	1,6			0
	26	2,9			0
	29	3,1			0
	33	5,2			0
	36	4,4			0
<i>Scitella nivalis</i>	1	0,01			6
	5	0,02			3
	8	0,04			1
	12	0,04			0,5
	15	0,04			0
	19	0,07			0
	22	0,08			0

<i>Scotella nivalis</i>	26	0,06			0
	29	0,09			0
	33	0,11			0
	36	0,1			0
<i>Sitochoccus mirabilis</i>	1	0,04			6
	5	–			3
	8	0,02			1
	12	0,02			0,5
	15	0,04			0
	19	0,01			0
	22	0,01			0
	26	0,06			0
	29	0,01			0
	33	0,1			0
	36	0,03			0

П4.2.3. Результаты серии опытов № 3*)

*) концентрацию азота не определяли.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 30

Начальная концентрация фосфора (P) 1

Отношение начальных концентраций N/P 30

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,12		0	0,03	
	1	0,12		1	0,03	
	2	0,4		2	0,1	
	4	1,06		4	0,2	
	7	3,3		7	0,28	
	9	4,9		9	0,3	
	11	6,2		11	0,33	
	16	13,4		16	0,36	
	23	15,2		23	0,29	
	30	15,8		30	0,32	
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,5		0	0,09	
	1	0,5		1	0,09	
	2	1		2	0,16	
	4	2,7		4	0,08	
	7	3,3		7	0,13	

<i>Scottella nivalis</i>	9	5,5						9	0,2		0
	11	6,6						11	0,4		0
	16	6,6						16	0,9		0
	23	23						23	0,95		0
	30	17						30	0,34		0
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,06						0	0,02		1
	1	0,06						1	0,02		0,3
	2	0,22						2	0,06		0
	4	0,74						4	0,27		0
	7	1,2						7	0,48		0
	9	1,6						9	0,9		0
	11	3,1						11	1,4		0
	16	2,9						16	1,9		0
	23	2,5						23	2,1		0
	30	2,5						30	2,7		0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,03						0	0,01		1
	1	0,03						1	0,01		0,3
	2	0,12						2	0,02		0
	4	0,65						4	0,08		0
	7	1,4						7	0,27		0
	9	2,2						9	0,39		0
	11	2,5						11	0,55		0
	16	3,3						16	0,77		0
	23	3						23	0,85		0
	30	3						30	1,01		0

<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,07				0	0,02			2
	1	0,07				1	0,02			1
	2	0,2				2	0,06			1
	4	0,56				4	0,06			0,3
	7	0,89				7	0,42			0
	9	1,45				9	0,81			0
	11	1,63				11	1,2			0
	16	2,56				16	1,79			0
	23	4,2				23	1,75			0
	30	2,9				30	2,64			0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,06				0	0,01			2
	1	0,06				1	0,01			1
	2	0,14				2	0,02			1
	4	0,67				4	0,11			0,3
	7	1,7				7	0,28			0
	9	2,27				9	0,46			0
	11	2,73				11	0,47			0
	16	3,82				16	0,65			0
	23	3,69				23	0,66			0
	30	4,1				30	0,9			0

<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,05				0	0,02		3
	1	0,05				1	0,02		2
	2	0,22				2	0,08		2
	4	0,74				4	0,34		2
	7	0,74				7	0,46		0
	9	0,74				9	1,08		0
	11	2,15				11	1,48		0
	16	2,97				16	1,75		0
	23	4,8				23	1,91		0
	30	4,9				30	2,15		0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,04				0	0,02		3
	1	0,04			3	1	0,02		2
	2	0,12			2,5	2	0,02		2
	4	0,58			2	4	0,1		2
	7	0,82			0,3	7	0,23		0
	9	2,04			0	9	0,35		0
	11	2,79			0	11	0,55		0
	16	3,63			0	16	0,76		0
	23	3,28			0	23	0,89		0
	30	4,03			0	30	1,08		0

СРЕДА № 4

Начальная концентрация азота (N) 30
 Начальная концентрация фосфора (P) 4
 Отношение начальных концентраций N/P 7,5

ВИД	Монокультуры				Поликультуры			
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,16		N	0	0,14		N
	1	0,16		P	1	0,14		P
	2	0,44			2	0,14		
	4	0,89			4	0,24		
	7	2,54			7	0,27		
	9	3,29			9	0,28		
	11	4,27			11	0,21		
	16	8,3			16	0,29		
	23	7,5			23	0,27		
	30	7,6			30	0,42		
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	1,14		N	0	0,2		N
	1	1,14		P	1	0,2		P
	2	1,04			2	0,1		
	4	1,04			4	0,08		
	7	2,89			7	0,14		
	9	10,1			9	0,12		
	11	11			11	0,19		
	16	16			16	0,51		
	23	16			23	0,34		
	30	13,4			30			

<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,06	4	0	0,06	0	0,06	4
	1	0,06	3,5	1	0,06	1	0,06	3
	2	0,24	2,5	2	0,06	2	0,06	3
	4	0,82	0,3	4	0,31	4	0,31	1,5
	7	1,42	0	7	0,54	7	0,54	0
	9	1,72	0	9	0,86	9	0,86	0
	11	2,23	0	11	1,22	11	1,22	0
	16	2,84	0	16	1,75	16	1,75	0
	23	3,28	0	23	2,6	23	2,6	0
	30	3,1	0	30	3,16	30	3,16	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,04	4	0	0,03	0	0,03	4
	1	0,04	3,5	1	0,03	1	0,03	3
	2	0,12	3	2	0,03	2	0,03	3
	4	0,63	0,5	4	0,06	4	0,06	1,5
	7	1,66	0	7	0,28	7	0,28	0
	9	1,94	0	9	0,28	9	0,28	0
	11	2,38	0	11	0,47	11	0,47	0
	16	4,37	0	16	0,82	16	0,82	0
	23	4,1	0	23	0,99	23	0,99	0
	30	4,45	0	30	1,16	30	1,16	0

СРЕДА № 5

Начальная концентрация азота (N) 30
 Начальная концентрация фосфора (P) 5
 Отношение начальных концентраций N/P 6

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,09		0	0,08	
	1	0,09		1	0,08	
	2	0,34		2	0,08	
	4	0,87		4	0,17	
	7	2,33		7	0,23	
	9	3,58		9	0,22	
	11	5,02		11	0,2	
	16	9,9		16	0,27	
	23	11		23	0,27	
	30	13,3		30	0,25	
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,87		0	0,14	
	1	0,87		1	0,14	
	2	0,95		2	0,14	
	4	0,95		4	0,13	
	7	4,02		7	0,28	
	9	7,7		9	0,14	
	11	12,9		11	0,26	
	16	15,8		16	0,25	
	23	17,3		23	0,59	
	30	14,4		30	0,63	
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	N	P		N	P	
	5	4,5		5	305	
<i>Chlorella vulgaris</i>	N	P		N	P	
	4,2	4,2		305	305	
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	N	P		N	P	
	2,5	2		2	0,2	
<i>Chlorella vulgaris</i>	N	P		N	P	
	1	0,6		0	0	
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	N	P		N	P	
	0,2	0,1		0	0	
<i>Chlorella vulgaris</i>	N	P		N	P	
	0	0		0	0	

<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,24	5	0	0,05	0	5
	1	0,24	4	1	0,05	1	305
	2	0,24	4	2	0,05	2	305
	4	0,92	1	4	0,39	4	2
	7	1,34	0,1	7	0,57	7	0,2
	9	1,3	0	9	0,87	9	0
	11	2	0	11	1,82	11	0
	16	2,43	0	16	2,3	16	0
	23	3,85	0	23	2,51	23	0
	30	3,6	0	30	2,84	30	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,04	5	0	0,02	0	5
	1	0,04	3,7	1	0,02	1	305
	2	0,12	3,4	2	0,02	2	305
	4	0,59	1	4	0,08	4	2
	7	1,44	0,1	7	0,27	7	0,2
	9	2,18	0	9	0,33	9	0
	11	2,44	0	11	0,59	11	0
	16	3,93	0	16	0,84	16	0
	23	3,77	0	23	0,83	23	0
	30	4,62	0	30	0,94	30	0

<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,26	11	3,5	<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,08	10	3,2
	1	0,6	11	3,5		1	0,08	10,7	3,5
	2	0,56	-	3,5		2	0,15	7,9	2,2
	3	0,55	7,6	3		3	0,18	4,8	2
	4	1,25	6,9	2,5		4	0,17	2,8	1,2
	5	1,65	4,6	2		5	0,15	0,9	0,3
	8	2,35	1,9	1,2		8	0,13	0,4	0,1
	10	4,19	1,3	0,8		10	0,13	1	0
	14	5,74	0	0,4		14	0,17	1,2	0
	19	6,65	0	0,7		19	0,16	1,2	0
	23	7,28	0	0		23	0,23	1,2	0
	37	6,25	0	0		37	0,62	0,5	0
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,55	10,7	3,5	<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,1	10	3,2
	1	1,42	10,7	3		1	0,11	10,7	3,5
	2	1,83	-	3		2	0,13	7,9	2,2
	3	2,08	8,4	3		3	0,13	4,8	2
	4	2,08	4,7	1,2		4	0,1	2,8	1,2
	5	2,69	5	1,5		5	0,2	0,9	0,3
	8	3,96	2,5	1		8	0,2	0,4	0,1
	10	4,63	2,1	0,6		10	0,21	1	0
	14	6,58	0,9	0,2		14	0,34	1,2	0
	19	10,1	0,9	2		19	0,45	1,2	0
	23	14,07	0,9	0,4		23	0,87	1,2	0
	37	13,83	0,7	0,1		37	1,59	0,5	0
<i>Coelastrum sp.</i>	0	0,01	10,5	3,2	<i>Coelastrum sp.</i>	0	0	10	3,2

<i>Coelastrum</i> sp.	1	0,01	10,5	3,5	<i>Coelastrum</i> sp.	1	0		10,7	3,5
	2	0,01	8,1	3,2		2	0		7,9	2,2
	3	0,01	6,7	3,5		3	0		4,8	2
	4	0,01	5,5	2,7		4	0		2,8	1,2
	5	0,03	3,2	1,2		5	0		0,9	0,3
	8	0,02	0,8	0,7		8	0		0,4	0,1
	10	0,04	1,1	0,5		10	0		1	0
	14	0,04	0,6	0,3		14	0		1,2	0
	19	0,03	0,6	0,7		19	0		1,2	0
	23	0,03	0,6	0,1		23	0		1,2	0
37	0,04	1,6	0	37	0	0,5	0			
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	1,6	10,7	3,5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,19		10	3,2
	1	5,1	9,3	2,5		1	0,2		10,7	3,5
	2	6,5	9,6	1,5		2	0,49		7,9	2,2
	3	8,1	5,5	0,8		3	0,73		4,8	2
	4	11,4	1,3	0,2		4	1,15		2,8	1,2
	5	14,9	1	0,2		5	1,31		0,9	0,3
	8	18,1	0,6	0		8	1,46		0,4	0,1
	10	20,4	1,5	0		10	1,38		1	0
	14	19	1	0		14	1,83		1,2	0
	19	23,3	1	0		19	1,72		1,2	0
23	21,2	1	0	23	2,11	1,2	0			
37	27,7	0,5	0	37	1,86	0,5	0			

СРЕДА № 2

Начальная концентрация азота (N) 60
 Начальная концентрация фосфора (P) 3
 Отношение начальных концентраций N/P 20
 Температура 26 °С

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,4	50	0	0,17	50
	1	1,19	61	1	0,18	61
	2	1,3	55	2	0,19	52
	3	1,54	46	3	0,22	43
	4	1,58	43	4	0,26	34
	5	3,18	45	5	0,25	43
	8	6,45	59	8	0,22	57
	10	8,02	53	10	0,15	42
	14	13,3	49	14	0,27	38
	19	17,13	36	19	0,24	24
	23	15,59	38	23	0,29	24
	37	13,5	15	37	0,24	0,7
	<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,3	50	0	0,08
	1	0,38	60	1	0,06	61
	2	0,49	53	2	0,11	52
	3	0,6	45	3	0,14	43
	4	1,87	45	4	0,12	34
						2,7
						2,2
						2
						1,2
						0
						0,3
						0,1
						0
						0
						0
						2,7
						2,2
						2
						1,2
						0

<i>Ankistrodesmus sp.</i>	5	1,81	44	1,2	<i>Ankistrodesmus sp.</i>	5	0,13	43	0,3
	8	1,92	53	1,2		8	0,13	57	0,1
	10	3,12	50	1		10	0,19	42	0
	14	5,04	43	0,7		14	0,12	38	0
	19	6,69	29	0		19	0,16	24	0
	23	8,59	34	0		23	0,17	24	0
	37	14,62	7	0,1		37	0,15	0,7	0
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,47	60	3	<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,1	50	2,7
	1	1,03	59	2,2		1	0,11	61	2,2
	2	1,76	51	2,5		2	0,13	52	2
	3	2,01	46	2,2		3	0,13	43	1,2
	4	2,3	43	2,2		4	0,13	34	0
	5	2,9	42	1,5		5	0,12	43	0,3
	8	3,35	45	1		8	0,11	57	0,1
	10	3,8	42	0,8		10	0,24	42	0
	14	6,33	36	0,7		14	0,32	38	0
	19	–	25	0,7		19	0,34	24	0
	23	10,39	25	0		23	0,21	24	0
	37	11,47	17	0		37	0,27	0,7	0
<i>Coelastrum sp.</i>	0	0,01	49	2,5	<i>Coelastrum sp.</i>	0	0	50	2,7
	1	0,01	49	2,7		1	0	61	2,2
	2	0,01	47	3		2	0	52	2
	3	0,01	44	2,5		3	0	43	1,2
	4	0,01	49	2,2		4	0	34	0
	5	0,02	44	2		5	0	43	0,3
	8	0,02	52	2		8	0	57	0,1

<i>Coelastrum</i> sp.	10	0,02		49	1,2	10	0		42	0
	14	0,02		42	0,9	14	0		38	0
	19	0,02		35	0,9	19	0		24	0
	23	0,03		36	1,2	23	0		24	0
	37	0,04		7	0,5	37	0		0,7	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	1,9		60	2,2	0	0,1		50	2,7
	1	5,9		57	1,7	1	0,1		61	2,2
	2	5,5		47	0,7	2	0,25		52	2
	3	7		40	0,5	3	0,66		43	1,2
	4	7,1		33	0	4	0,73		34	0
	5	11,1		41	0,1	5	0,91		43	0,3
	8	13,1		39	0	8	1,08		57	0,1
	10	15,2		39	0	10	1,04		42	0
	14	19,1		36	0	14	1,45		38	0
	19	28,5		20	0	19	2,02		24	0
	23	28,7		17	0	23	1,96		24	0
	37	38,1		1	0	37	4,03		0,7	0

П4.2.5. Результаты серии опытов № 5*)

*) биомассу не определяли.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 110
 Начальная концентрация фосфора (P) 4,5
 Отношение начальных концентраций N/P 24,44

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,16	102	0	0,03	95
	1	0,16	117	1	0,06	105
	2	0,32	112	2	0,1	110
	3	0,3	118	3	0,15	98
	4	0,8	118	4	0,4	98
	6	1	112	6	0,83	100
	8	1	106	8	0,96	97
	13	1	104	13	1,49	93
	17	1	89	17	2,11	79
	20	1	85	20	3,16	79
	22	1	85	22	5,28	79
	27	11	70	27	9,46	55
	30	14,8	-	30	12	50
	34	14,9	-	34	12,7	36
	37	14,6	-	37	11,9	36
	44	14,7	-	44	12,6	5
51	13,5	-	51	14,2	0	

<i>Scenedesmus obliquus</i>	58	16,6	-	-	-	58	14,5	0	-
	61	16	-	-	-	61	13,6	0	-
	69	14,8	-	-	-	69	15,8	0	-
	75	16,4	-	-	-	75	16,7	0	-
	82	17,6	-	-	-	82	18	0	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,18	98	-	-	0	0,07	95	-
	1	0,42	105	-	-	1	0,1	105	-
	2	0,71	107	-	-	2	0,3	110	-
	3	1,47	96	-	-	3	0,45	98	-
	4	1,9	96	-	-	4	0,95	98	-
	6	2,3	103	-	-	6	1,16	100	-
	8	3,8	103	-	-	8	1,95	97	-
	13	8,8	80	-	-	13	4,3	93	-
	17	6,7	68	-	-	17	4,32	79	-
	20	11,9	51	-	-	20	6,91	79	-
	22	14,3	51	-	-	22	7,63	79	-
	27	18,9	25	-	-	27	9,28	55	-
	30	19,1	25	-	-	30	11,3	50	-
	34	20,1	16	-	-	34	10,5	36	-
	37	20,1	11	-	-	37	11,6	36	-
	44	20,8	11	-	-	44	10,5	5	-
	51	22	0	-	-	51	11,6	0	-
	58	27,6	0	-	-	58	9,8	0	-
	61	21,5	0	-	-	61	16	0	-
	69	25,9	0	-	-	69	18,2	0	-
	75	27	0	-	-	75	15,8	0	-
	82	33,4	0	-	-	82	17,4	0	-

<i>Scenedesmus obliquus</i>	69	22,4	0	0	69	7,6		0	0
	75	32,5	0	0	75	5,9		0	0
	82	27,4	0	0	82	7		0	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,12	36	4,5	0	0,06		35	4,5
	1	0,31	37	4,5	1	0,15		34	4
	2	0,62	37	3	2	0,24		36,5	3
	3	0,84	38	3	3	0,31		36	2,5
	4	1,72	38	3	4	0,97		36	2,5
	6	2,2	29	1,5	6	1,24		28	1
	8	3,3	20,5	0,6	8	1,57		21	0,3
	13	7,8	10	0	13	3,69		11	0
	17	11,2	2	0	17	7,05		2	0
	20	13,9	0,5	0	20	5,66		1	0
	22	11,2	0	0	22	7,87		1	0
	27	13,9	0	0	27	8		0	0
	30	14,6	0	0	30	8		0	0
	34	16,8	0	0	34	6,9		0	0
	37	17,8	0	0	37	9,8		0	0
	44	18,5	0	0	44	8,9		0	0
	51	20,3	0	0	51	9,2		0	0
	58	21,6	0	0	58	9,9		0	0
	61	21,6	0	0	61	12		0	0
	69	28,8	0	0	69	12,4		0	0
	75	25,3	0	0	75	12,1		0	0
	82	30,5	0	0	82	13,4		0	0

СРЕДА № 3

Начальная концентрация азота (N) 11,5
 Начальная концентрация фосфора (P) 4,5
 Отношение начальных концентраций N/P 2,556

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,2	—	0	0,03	—
	1	0,2	—	1	0,04	—
	2	0,2	—	2	0,12	—
	3	0,2	—	3	0,4	—
	4	0,2	—	4	0,24	—
	6	0,2	—	6	0,71	—
	8	0,2	—	8	1,12	—
	13	0,2	—	13	2,97	—
	17	0,2	—	17	1,97	—
	20	0,2	—	20	3,84	—
	22	5,7	—	22	3,12	—
	27	7,6	—	27	3,5	—
	30	5,04	—	30	2,75	—
	34	7,6	—	34	4	—
	37	8,3	—	37	5,3	—
	44	11,9	—	44	4,3	—
51	8,2	—	51	3,8	—	
58	8,2	—	58	6,6	—	
61	9,3	—	61	5,1	—	

<i>Scenedesmus obliquus</i>	69	11,7	-	0	<i>Scenedesmus obliquus</i>	69	5,8	-	0
	75	11	-	0		75	7,1	-	0
	82	13,7	-	0		82	14,5	-	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,11	-	4,5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,05	-	4,5
	1	0,26	-	3,5		1	0,11	-	4
	2	0,74	-	2,5		2	0,36	-	3,7
	3	1,22	-	2		3	0,38	-	3
	4	1,88	-	2		4	0,88	-	3
	6	2,8	-	1,2		6	1,35	-	2,2
	8	3,2	-	0,3		8	0,81	-	0,8
	13	5,1	-	0		13	3,26	-	0
	17	19,2	-	0		17	2,54	-	0
	20	8,6	-	0		20	3,93	-	0
	22	8	-	0		22	3,84	-	0
	27	6,8	-	0		27	4,08	-	0
	30	2,28	-	0		30	5,29	-	0
	34	9,9	-	0		34	5,9	-	0
	37	9,1	-	0		37	8,5	-	0
	44	9,6	-	0		44	4,9	-	0
	51	10,3	-	0		51	6,3	-	0
	58	10,3	-	0		58	5	-	0
	61	12	-	0		61	7,6	-	0
	69	15,2	-	0		69	8,2	-	0
	75	14,7	-	0		75	8	-	0
	82	20	-	0		82	15	-	0

П4.2.6. Результаты серии опытов № 6*)

*) биомассу не определяли.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 60
 Начальная концентрация фосфора (P) 4,5
 Отношение начальных концентраций N/P 13,33
 Освещенность 6,2
 Температура 28 °С

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,27	60	0	0,09	62
	1	0,19	55	1	0,11	56
	2	-	63	2	0,05	75
	3	-	72	3	0,08	75
	4	-	-	4	-	-
	8	-	-	8	-	-
	10	-	-	10	-	-
	14	4,04	71	14	0,05	45
	17	4,76	47	17	0,08	36
	24	3,18	44	24	0,12	20
	30	2,38	53	30	0,33	5
	35	2,58	55	35	0,06	3
	39	2,79	28	39	0,02	0
	49	-	-	49	-	0

<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,81	66	3,5	0	0	0,28	62	3
	1	0,81	52	3,5	1	1	0,21	56	3
	2	1,19	73	3,2	2	2	0,24	75	2,2
	3	1,55	76	3	3	3	0,17	75	2
	4	-	-	-	4	4	-	-	-
	8	-	-	-	8	8	-	-	0
	10	-	-	-	10	10	-	-	0
	14	1,45	62	-	14	14	0,11	45	0
	17	2,09	57	-	17	17	0,03	36	0
	24	0,88	51	3,5	24	24	0,21	20	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	30	0,7	59	3,7	30	30	0,11	5	0
	35	0,79	68	3,7	35	35	0,06	3	0
	39	-	38	-	39	39	-	0	0
	49	-	-	-	49	49	0,06	0	0
	0	0,32	64,0	3,5	0	0	0,13	62	3
	1	0,3	57	2	1	1	0,12	56	3
	2	0,95	79	0,7	2	2	0,3	75	2,2
	3	1,56	68	0,4	3	3	0,82	75	2
	4	-	-	0	4	4	-	-	-
	8	-	-	0	8	8	-	-	0
<i>Chlorella vulgaris</i>	10	-	-	0	10	10	-	-	0
	14	5,07	38	0	14	14	3,88	45	0
	17	6,16	33	0	17	17	1,48	36	0
	24	9,48	15	0	24	24	2,68	20	0
	30	10,16	7	0	30	30	9,49	5	0
	35	11	6	0	35	35	5,6	3	0
	0	0,32	64,0	3,5	0	0	0,13	62	3
	1	0,3	57	2	1	1	0,12	56	3
	2	0,95	79	0,7	2	2	0,3	75	2,2
	3	1,56	68	0,4	3	3	0,82	75	2
4	-	-	0	4	4	-	-	-	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	8	-	-	0	8	8	-	-	0
	10	-	-	0	10	10	-	-	0
	14	5,07	38	0	14	14	3,88	45	0
	17	6,16	33	0	17	17	1,48	36	0
	24	9,48	15	0	24	24	2,68	20	0
	30	10,16	7	0	30	30	9,49	5	0
	35	11	6	0	35	35	5,6	3	0

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	39	11,16	2	0	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	39	8,08	0	0
	49	15,12	2	0		49	8,16	0	0

СРЕДА № 2

Начальная концентрация азота (N) 30

Начальная концентрация фосфора (P) 4,5

Отношение начальных концентраций N/P 6,667

Освещенность 6,2

Температура 28°C

ВИД	монокультуры			поликкультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	0	0,26	31	0	0,09	30
	1	0,25	26	1	0,06	25
	2	-	26	2	0,05	35
	3	-	25	3	0,1	34
	4	-	-	4	-	-
	8	-	-	8	-	-
	10	-	-	10	-	-
	14	2,12	25	14	0,18	14
	17	4,78	15	17	0,02	15
	24	5,14	10	24	0,19	16
	30	4,58	11	30	0,1	14
	35	4,62	12	35	0,11	6
	39	4,92	12	39	0,08	0
	49	-	-	49	0,04	0

<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,8	31	3,5	0	0	0,4	30	3,7
	1	0,9	25	3,2	1	1	0,24	25	3
	2	0,84	35	3,2	2	2	0,17	35	2,5
	3	1,01	36	2,7	3	3	0,11	34	1,5
	4	-	-	-	4	4	-	-	-
	8	-	-	-	8	8	-	-	-
	10	-	-	-	10	10	-	-	-
	14	1,27	23	-	14	14	0,16	14	-
	17	-	22	-	17	17	0,63	15	-
	24	1,15	21	3,2	24	24	0,16	16	-
30	1,35	22	3,2	30	30	0,17	14	0,1	
35	1,69	29	3,2	35	35	0,08	6	0	
39	-	18	-	39	39	0,11	0	0	
49	-	27	-	49	49	0,1	0	0	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,28	30	3,2	0	0	0,13	30	3,7
	1	0,34	31	2	1	1	0,03	25	3
	2	1,54	-	0,7	2	2	0,33	35	2,5
	3	-	33	0,3	3	3	0,59	34	1,5
	4	-	-	0	4	4	-	-	-
	8	-	-	0	8	8	-	-	-
	10	5,38	-	0	10	10	-	-	-
	14	3,37	10	0	14	14	1,33	14	-
	17	8,08	5	0	17	17	0,08	15	-
	24	21	4	0	24	24	1,96	16	-
	30	8,12	4	0	30	30	3,15	14	0,1
	35	7,72	2	0	35	35	4	6	0

<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,28	0,5	0	0	0,07	0	0,5	
	1	0,44	-	1	1	0,06	1	0,3	
	2	0,47	0,2	2	2	0,07	2	0,1	
	3	0,46	0	3	3	0,2	3	0	
	4	1,46	0	4	4	0,64	4	0	
	7	2,22	0	7	7	0,8	7	0	
	9	5,71	0	9	9	1,03	9	0	
	11	6,18	0	11	11	1,36	11	0	
	14	8,25	0	14	14	0,9	14	0	
	17	6,34	0	17	17	1,64	17	0	
<i>Scenedesmus obliquus</i>	21	9,62	0	21	21	1,6	21	0	
	30	-	0	30	30	1,22	30	0	
	37	-	0	37	37		37	0	
	0	0,05	0,5	0	0	0,01	0	0,5	
	1	0,05	0,4	1	1	0,02	1	0,3	
	2	0,21	0,2	2	2	0,06	2	0,1	
	3	0,51	0	3	3	0,06	3	0	
	4	0,38	0	4	4	0,16	4	0	
<i>Chlorella vulgaris</i>	7	1	0	7	7	0,33	7	0	
	9	1,17	0	9	9	0,69	9	0	
	11	1,72	0	11	11	1,22	11	0	
	14	2,5	0	14	14	2,17	14	0	
	17	2,62	0	17	17	2,79	17	0	
	21	2,93	0	21	21	3,09	21	0	
	30	3,12	0	30	30	3,54	30	0	
	37	4,06	0	37	37		37	0	
	<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,05	0,5	0	0	0,01	0	0,5
		1	0,05	0,4	1	1	0,02	1	0,3
2		0,21	0,2	2	2	0,06	2	0,1	
3		0,51	0	3	3	0,06	3	0	
4		0,38	0	4	4	0,16	4	0	
7		1	0	7	7	0,33	7	0	
9		1,17	0	9	9	0,69	9	0	
11		1,72	0	11	11	1,22	11	0	
14		2,5	0	14	14	2,17	14	0	
17		2,62	0	17	17	2,79	17	0	
<i>Scenedesmus obliquus</i>	21	2,93	0	21	21	3,09	21	0	
	30	3,12	0	30	30	3,54	30	0	
	37	4,06	0	37	37		37	0	

	7	2,98				0		7	0,65			0
	9	5,57				0		9	1,15			0
	11	10,54				0		11	1,38			0
	14	11,22				0		14	2,46			0
	17	17,64				0		17	2,23			0
	21	-				0		21	2,48			0
	30	-				0		30	1,68			0
	37	-				0		37				0
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,28				1		0	0,07			1
	1	0,4				0,8		1	0,07			-
	2	0,28				0,7		2	0,04			0,6
	3	0,26				0,5		3	0,12			0,4
	4	2,32				0,3		4	0,11			0,2
	7	3,45				0		7	0,16			0
	9	8,76				0		9	0,25			0
	11	-				0		11	0,32			0
	14	-				0		14	0,48			0
	17	-				0		17	0,25			0
	21	-				0		21	0,5			0
	30	-				0		30	0,59			0
	37	-				0		37				0
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,05				1		0	0,01			1
	1	0,02				0,8		1	0,02			-
	2	0,11				0,7		2	0,02			0,6
	3	0,14				0,4		3	0,08			0,4
	4	0,36				0,2		4	0,18			0,2

<i>Scenedesmus obliquus</i>	7	0,84				0	<i>Scenedesmus obliquus</i>	7	0,38			0
	9	0,84				0		9	0,7			0
	11	2,11				0		11	1,37			0
	14	2,21				0		14	2,2			0
	17	2,17				0		17	4,39			0
	21	3,29				0		21	4,5			0
	30	4,87				0		30	4,68			0
	37	4,77				0		37				0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>							<i>Scenedesmus quadricauda</i>					
	0	0,03				1		0	0,01			1
	1	0,1				0,7		1	0,01			-
	2	0,18				0,5		2	0,04			0,6
	3	0,32				0,3		3	0,05			0,4
	4	0,69				0		4	0,09			0,2
	7	1,31				0		7	0,16			0
	9	1,9				0		9	0,36			0
	11	2,2				0		11	0,48			0
	14	3,09				0		14	0,52			0
	17	4,21				0		17	0,95			0
	21	5,75				0		21	0,84			0
	30	6,96				0		30	1,18			0
	37	10,7				0		37				0

3-видовая поликультура			
ВИД	поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,07	
	1	0,11	
			концентрация
			N
			P
			1
			0,7

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	2	0,14		0,7
	3	0,14		0,4
	4	0,21		0,1
	7	0,51		0
	9	0,46		0
	11	1,97		0
	14	2,51		0
	17	4,12		0
	21	3,95		0
	30	3,84		0
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,07		1
	1	0,04		0,7
	2	0,27		0,7
	3	0,45		0,4
	4	0,81		0,1
	7	1,28		0
	9	2,64		0
	11	3,38		0
	14	2,78		0
	17	6,34		0
21	7,22		0	
30	7,92		0	
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,01		1
	1	0,01		0,7
	2	0,03		0,7
	3	0,04		0,4

<i>Scenedesmus obliquus</i>	4	0,1		0,1
	7	0,09		0
	9	0,25		0
	11	0,31		0
	14	0,65		0
	17	0,86		0
	21	1,12		0
	30	1,69		0

ВИД	3-видовая поликультура			
	сутки опыта	численность	популяции	
			биомасса	концентрация
			N	P
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,07		1
	1	0,07		0,7
	2	0,14		0,7
	3	0,12		0,4
	4	0,2		0,2
	7	0,87		0
	9	1,7		0
	11	2,72		0
	14	3,69		0
	17	2,86		0
21	2,77		0	
30	3,07		0	
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,07		1
	1	0,06		0,7
	2	0,11		0,7

<i>Chlorella vulgaris</i>	3	0,14			0,4
	4	0,19			0,2
	7	0,31			0
	9	0,36			0
	11	0,25			0
	14	0,23			0
	17	0,13			0
	21	0,29			0
	30	0,34			0
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01		
1		0,02			0,7
2		0,06			0,7
3		0,11			0,4
4		0,2			0,2
7		0,62			0
9		0,84			0
11		1,47			0
14		2,17			0
17		3,95			0
21		4,31			0
30	4,54			0	

3-видовая поликультура		поликультуры			
ВИД	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
				N	P
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,07			1
	1	0,07			0,7
	2	0,14			0,7
	3	0,12			0,4
	4	0,2			0,2
	7	0,87			0
	9	1,7			0
	11	2,72			0
	14	3,69			0
	17	2,86			0
	21	2,77			0
30	3,07			0	
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,07			1
	1	0,06			0,7
	2	0,11			0,7
	3	0,14			0,4
	4	0,19			0,2
	7	0,31			0
	9	0,36			0
	11	0,25			0
	14	0,23			0
	17	0,13			0
	21	0,29			0
30	0,34			0	

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01			1
	1	0,02			0,7
	2	0,06			0,7
	3	0,11			0,4
	4	0,2			0,2
	7	0,62			0
	9	0,84			0
	11	1,47			0
	14	2,17			0
	17	3,95			0
	21	4,31			0
30	4,54			0	

ВИД	3-видовая поликультура			
	сутки опыта	поликультуры		концентрация
		численность	биомасса	
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,07		1
	1	0,06		0,8
	2	0,07		0,6
	3	0,06		0,4
	4	0,06		0
	7	0,1		0
	9	0,08		0
	11	0,17		0
	14	0,42		0
	17	1,39		0

<i>Chlorella vulgaris</i>	21	1,3			0
	30	1,13			0
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,01			1
	1	0,01			0,8
	2	0,05			0,6
	3	0,06			0,4
	4	0,1			0
	7	0,34			0
	9	0,4			0
	11	0,37			0
	14	0,62			0
	17	—			0
	21	0,67			0
	30	0,99			0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01			1
	1	0,01			0,8
	2	0,05			0,6
	3	0,06			0,4
	4	0,1			0
	7	0,34			0
	9	0,4			0
	11	0,37			0
	14	0,62			0
	17	—			0
	21	0,67			0
	30	0,99			0

ВИД		3-видовая поликультура				
		сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>					N	P
		0	0,07			1
		1	0,05			0,8
		2	0,09			0,6
		3	0,12			0,5
		4	0,15			0,2
		7	0,18			0
		9	0,67			0
		11	1,03			0
		14	1,1			0
		17	1,18			0
		21	0,8			0
		30	1,05			0
<i>Scenedesmus obliquus</i>						
		0	0,01			1
		1	0,01			0,8
		2	0,02			0,6
		3	0,05			0,5
		4	0,09			0,2
		7	0,57			0
		9	1,63			0
		11	1,91			0
		14	2,7			0
		17	4,48			0
		21	4,66			0
		30	4,56			0

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01			1
	1	0,01			0,8
	2	0,02			0,6
	3	0,07			0,5
	4	0,06			0,2
	7	0,15			0
	9	0,19			0
	11	0,35			0
	14	0,55			0
	17	0,74			0
	21	0,9			0
	30	0,76			0

СРЕДА № 3

Начальная концентрация азота (N) 30

Начальная концентрация фосфора (P) 1,5

Отношение начальных концентраций N/P 20

Освещенность 7,35

ВИД	монокультуры				4-видовая поликультура			
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация
<i>Arktirodesmus falcatus</i>	0	0,29		N P	0	0,07		N P
	1	0,29		1,5	1	0,09		1,5
	2	0,3		-	2	0,09		1
	3	0,71		0,7	3	0,19		0,9

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	4	0,95			0,6	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	4	0,2			0,5
	7	3,66			0,1		7	0,47			0
	9	7,37			0		9	0,9			0
	11	11			0		11	0,78			0
	14	13,46			0		14	0,73			0
	17	18,26			0		17	0,76			0
	21	21,2			0		21	1,47			0
	30	-			0		30	0,84			0
	37	-			0		37				0
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,28			1,5	<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0,07			1,5
	1	0,32			1,5		1	0,05			1,5
	2	0,36			1,5		2	0,06			1
	3	0,58			0,8		3	0,05			0,9
	4	1,37			0,4		4	0,04			0,5
	7	4,9			0		7	0,08			0
	9	7,48			0		9	0,2			0
	11	14,37			0		11	0,2			0
	14	4,47			0		14	0,4			0
	17	10,63			0		17	0,38			0
	21	18,3			0		21	1,72			0
	30	-			0		30	1,43			0
	37	-			0		37				0
<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,05			1,5	<i>Scenedesmus obliquus</i>	0	0,01			1,5
	1	0,06			-		1	0,02			1,5
	2	0,12			1,2		2	0,04			1
	3	0,17			0,8		3	0,03			0,9

<i>Scenedesmus obliquus</i>	4	0,52	0,7	<i>Scenedesmus obliquus</i>	4	0,19		0,5
	7	1,11	0		7	1,03		0
	9	2,16	0		9	2,32		0
	11	2,18	0		11	2,88		0
	14	2,02	0		14	1,55		0
	17	2,59	0		17	6,36		0
	21	3,98	0		21	7,2		0
	30	4,15	0		30	6,23		0
	37	5,41	0		37			
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,03	1,5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01		1,5
	1	0,11	1		1	0,02		1,5
	2	0,17	0,7		2	0,03		1
	3	0,38	0,5		3	0,08		0,9
	4	0,68	0,4		4	0,11		0,5
	7	1,2	0		7	0,16		0
	9	2,03	0		9	0,49		0
	11	2,44	0		11	0,81		0
	14	3,62	0		14	0,81		0
	17	6,08	0		17	0,99		0
	21	7,27	0		21	1,26		0
	30	8,4	0		30	1,32		0
	37	12,59	0		37			

П4.2.8. Результаты серии опытов № 8*)

*) биомассу и концентрацию фосфора не определяли.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 6
 Начальная концентрация фосфора (P) 3
 Отношение начальных концентраций N/P 2
 Температура 28 °С

ВИД	монокультуры				3-видовая поликультура			
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	0	0,06		6	0	0,02		6
	2	0,56		5,9	2	0,07		6,4
	4	0,67		3,9	4	0,21		0
	7	0,73		0	7	0,16		0
	10	3,84		0	10	0,12		0
	14	3,59		0	14	0,27		0
	21	4,26		0	21	0,23		0
	28	4,26		0	28	0,05		0
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	0	0,66		6	0	0,22		6
	2	3,65		5,3	2	2,06		6,4
	4	7,6		2,1	4	6,05		0
	7	12,14		2,2	7	6,23		0
	10	14,92		1,7	10	9,87		0
	14	16,06		0	14	15,89		0

<i>Chlorella ellipsoidea</i>	21	16,07		0		21	11,22		0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	28	16,12		0		28	12,4		0
	0	0,04		6		0	0,01		6
	2	0,16		5,3		2	0,05		6,4
	4	0,59		2,1		4	0,32		0
	7	1,12		2,2		7	0,25		0
	10	1,14		1,7		10	0,39		0
	14	0,98		0		14	0,5		0
	21	1,44		0		21	0,23		0
	28	1,29		0		28	0,2		0

2-видовая поликультура						
ВИД	сутки опыта	поликультуры		концентрация		
		численность	биомасса	N	P	
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	2	0,19				6,5
	4	0,18				0
	7	0,42				0
	10	0,4				0
	14	0,44				0
	21	0,27				0
	28	0,5				0
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	2	1,6				6,5
	4	4,49				0
	7	11,11				0
	10	13,74				0
	14	14,38				0

<i>Chlorella ellipsoidea</i>	21	15,02	0
	28	15,57	0

2-видовая поликультура				
ВИД	поликультуры		концентрация	
	сутки опыта	численность	биомасса	Н Р
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	2	-		6,1
	4	1,94		0
	7	7,09		0
	10	10,58		0
	14	9,91		0
	21	19,49		0
	28	11,16		0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,05		6,1
	4	0,05		0
	7	0,4		0
	10	0,44		0
	14	0,4		0
	21	0,4		0
	28	0,5		0

2-видовая поликультура				
ВИД	поликультуры		концентрация	
	сутки опыта	численность	биомасса	Н Р
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	2	0,03		5,9
	4	0,2		3,2

<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	7	0,65	1,7
	10	0,62	0
	14	0,99	0
	21	0,95	0
	28	0,91	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,04	5,9
	4	0,28	3,2
	7	0,74	1,7
	10	1,2	0
	14	1,16	0
	21	0,74	0
28	0,91	0	

СРЕДА № 2

Начальная концентрация азота (N) 12

Начальная концентрация фосфора (P) 3

Отношение начальных концентраций N/P 4

Температура 28 °С

ВИД	МОНОКУЛЬТУРЫ			ПОЛИКУЛЬТУРЫ		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	0	0,06		0	0,02	
	2	0,73		2	0,04	
	4	0,79		4	0,23	
	7	1,14		7	0,15	
	10	2,78		10	0,19	
						концентрация
						N
						P
						концентрация
						N
						P

<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	14	5,7	0	0	14	0,25	0	0
	21	7,67	0	0	21	0,26	0	0
	28	7,67	0	0	28	0,5	0	0
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	0	0,66	12	12	0	0,22	12	12
	2	0,66	14,1	14,1	2	2,08	13,8	13,8
	4	5,4	14	14	4	5,12	6,5	6,5
	7	14,63	0	0	7	10,65	0	0
	10	20,19	0	0	10	12,87	0	0
	14	21,57	0	0	14	17,71	0	0
	21	27,03	0	0	21	21,64	0	0
	28	29,32	0	0	28	25,25	0	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,04	12	12	0	0,01	12	12
	2	0,13	10,7	10,7	2	0,03	13,8	13,8
	4	0,54	0,5	0,5	4	0,07	6,5	6,5
	7	1,44	1,7	1,7	7	0,25	0	0
	10	1,87	0	0	10	0,51	0	0
	14	2,08	0	0	14	0,42	0	0
	21	2,6	0	0	21	0,43	0	0
	28	2,66	0	0	28	0,64	0	0

2-видовая поликультура			
ВИД	поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	2	0,11	
	4	0,18	
	7	0,32	
			концентрация
			N
			P
			12,2
			12,3
			1,6

<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	10	0,47		1,1
	14	0,71		0
	21	0,3		0
	28	0,25		0
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	2	–		12,2
	4	3,78		12,3
	7	9,63		1,6
	10	22,91		1,1
	14	22,91		0
	21	28,66		0
	28	28,72		0

ВИД		2-видовая попультура			попультуры		
		сутки опыта	численность	биомасса	концентрация		
					N	P	
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	2	–			11,8		
	4	1,77			6,6		
	7	10,4			1,7		
	10	15,12			0		
	14	18,38			0		
	21	21,47			0		
	28	21,33			0		
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,03			11,8		
	4	0,05			6,6		
	7	0,37			1,7		

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	10	0,57		0
	14	0,74		0
	21	0,44		0
	28	0,89		0
2-видовая поликультура				
ВИД	поликультуры			
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	2	0,02		N 11,8
	4	0,18		12,5
	7	0,58		2,1
	10	0,91		0
	14	2,48		0
21	3,27		0	
28	3,87		0	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,03		11,8
	4	0,21		12,5
	7	0,74		2,1
	10	1,65		0
	14	3,71		0
21	3,24		0	
28	4,45		0	

СРЕДА № 3

Начальная концентрация азота (N) 19
 Начальная концентрация фосфора (P) 3
 Отношение начальных концентраций N/P 6,333
 Температура 28 °C

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	0	0,06		0	0,02	
	2	0,14	19	2	0,03	18,2
	4	0,79	13,9	4	0,18	16,9
	7	0,82	12,2	7	0,15	1,1
	10	2,32	2,6	10	0,32	1,2
	14	5,77	0	14	0,2	0
	21	8,25	0	21	0,22	0
	28	8,25	0	28	0,59	0
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	0	0,66	19	0	0,22	19
	2	0,66	20,4	2	0,22	18,2
	4	6,39	11,5	4	4,03	16,9
	7	15,7	0	7	7,55	1,1
	10	31,25	0	10	16,28	1,2
	14	38,67	0	14	21,97	0
	21	43,65	0	21	30,41	0
	28	43,89	0	28	31,15	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,04	19	0	0,01	19

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,12	16,8	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,03		18,2	
	4	0,47	15,4		4	0,16			16,9
	7	1,06	1,4		7	0,26			1,1
	10	1,67	0		10	0,72			1,2
	14	2,34	0		14	0,85			0
	21	3,52	0		21	0,97			0
	28	3,38	0		28	0,89			0
2-видовая поликультура									
ВИД				поликультуры		концентрация			
				сутки опыта	численность	биомасса	N	P	
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	2			2	0,23		17,2		
	4			4	0,39		9,6		
	7			7	0,63		1,2		
	10			10	0,47		0,9		
	14			14	0,69		0		
	21			21	12,1		0		
	28			28	0,5		0		
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	2			2	—		17,2		
	4			4	5,05		9,6		
	7			7	16		1,2		
	10			10	28,69		0,9		
	14			14	36,39		0		
	21			21	40,12		0		
	28			28	40,12		0		

2-видовая поликультура					
ВИД	поликультуры				
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
				N	P
<i>Chlorella ellipsoidea</i>	2	—		17,8	
	4	3,74		8,1	
	7	20,57		2,5	
	10	20,57		0	
	14	32,32		0	
	21	36,65		0	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	28	40,87		0	
	2	0,06		17,8	
	4	0,14		8,1	
	7	0,56		2,5	
	10	1,04		0	
	14	0,89		0	
21	1,14		0		
28	1,34		0		

2-видовая поликультура					
ВИД	поликультуры				
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
				N	P
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	2	0,05		34,8	
	4	0,36		20,1	
	7	0,44		2,2	
	10	0,42		0	
	14	0,92		0	

<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	21	0,63		0
	28	0,93		0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,05		34,8
	4	0,28		20,1
	7	1,09		2,2
	10	1,23		0
	14	2,62		0
	21	2,13		0
	28	2,09		0

П4.2.9. Результаты серии опытов № 9*)

*) биомассу не определяли.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 14
 Начальная концентрация фосфора (P) 3,1
 Отношение начальных концентраций N/P 4,516

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,06		0	0,03	
	3	0,48		3	0,16	
	7	0,6		7	0,34	
	13	1,09		13	0,57	
			концентрация			концентрация
			N P			N P
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	3,1		0	3,1	
	3	14,7		3	15,8	
	7	12,8		7	11,8	
	13	10,1		13	2,7	
			концентрация			концентрация
			N P			N P

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	25	6,21	0	0	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	25	1,52		0	0
	30	6,43	0	0		30	0,77			
	41	8,26	0	0		41	0,91			
	48	10,24	0	0		48	0,77			
	56	10,08	0	0		56	0,71			
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,02	14	3,1	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01		14	3,1
	3	0,29	14,3	2,5		3	0,07			
	7	0,54	8,6	0,7		7	0,18			
	13	0,85	1,3	0		13	0,9			
	25	1,49	0	0		25	1,79			
	30	2,3	0	0		30	1,09			
	41	2,27	0	0		41	2,35			
48	4,13	0	0	48	1,86					
56	4,03	0	0	56	1,84					

СРЕДА № 2

Начальная концентрация азота (N) 34

Начальная концентрация фосфора (P) 0,6

Отношение начальных концентраций N/P 56,67

ВИД	сутки опыта		монокультуры		ВИД	сутки опыта		поликультуры	
	численность	биомасса	численность	биомасса		численность	биомасса	численность	биомасса
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,06	34	0,6	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,03	34	0,6
	3	0,53	30,1	0,3		3	0,09	38,6	0,1
	7	1	30,3	0		7	0,2	50	0

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	13	3,94	30	0	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	13	0,13	36	0		
	25	3,84	30,3	0		25	0,52			18,2	0
	30	4,19	18,2	0		30	0,52			11	0
	41	4,03	23,9	0		41	0,3			0	0
	48	4,03	23,2	0		48	1,28			0	0
	56	4,03	30,5	0		56	1,17			0	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,02	34	0,6	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01	34	0,6		
	3	0,42	35,6	0		3	0,07	38,6	0,1		
	7	0,71	36,4	0		7	0,18	50	0		
	13	1,14	30,8	0		13	0,35	36	0		
	25	2,13	19	0		25	2,18	18,2	0		
	30	2,08	9,4	0		30	1,22	11	0		
41	4,27	0	0	41	2,4	0	0				
48	5,25	0	0	48	3,33	0	0				
56	5,12	0	0	56	3,18	0	0				

СРЕДА № 3

Начальная концентрация азота (N) 34

Начальная концентрация фосфора (P) 0,1

Отношение начальных концентраций N/P 340

ВИД	субликультуры		монокультуры		поликкультуры			
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	численность	биомасса		
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,06	34	0,1	0	0,03	N	P
	3	0,26	30,9	0	3	0,05	34	0,1
							44,3	0

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	7	0,31	30,1	0	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	7	0,34	55,7	0
	13	0,3	32	0		13	0,2	30	0
	25	1,68	32,2	0		25	1,01	30,8	0
	30	0,86	31,9	0		30	0,9	30	0
	41	0,93	33,4	0		41	0,32	27,6	0
	48	1,02	23,4	0		48	0,51	20,2	0
	56	0,99	32,4	0		56	0,5	19,8	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,02	34	0,1	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01	34	0,1
	3	0,16	41,3	0		3	0,05	44,3	0
	7	0,3	38,1	0		7	0,22	55,7	0
	13	0,4	39,2	0		13	0,21	30	0
	25	0,99	30,8	0		25	0,96	30,8	0
	30	1,28	23,6	0		30	1,12	30	0
	41	0,96	27	0		41	0,67	27,6	0
	48	1,02	22,7	0		48	0,7	20,2	0
	56	1,66	23,5	0		56	0,69	19,8	0

СРЕДА № 4

Начальная концентрация азота (N) 4

Начальная концентрация фосфора (P) 3,1

Отношение начальных концентраций N/P 1,29

ВИД	сутки опыта		численность		биомасса		концентрация	
	0	3	0,06	0,48	4	0	N	P
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	3	0,06	0,48	4	0	4	3,1
	0	3	0,06	0,48	4	0	4	3,1

ВИД	сутки опыта		численность		биомасса		концентрация	
	0	3 <th>0,03 <th>0,12 <td></td> <td></td> <th>N</th> <th>P</th> </th></th>	0,03 <th>0,12 <td></td> <td></td> <th>N</th> <th>P</th> </th>	0,12 <td></td> <td></td> <th>N</th> <th>P</th>			N	P
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	3	0,03	0,12			4	3,1
	0	3	0,03	0,12			0	2,5

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	7	0,66	0	2,5	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	7	0,56	0	1
	13	0,92	0	0,8		13	0,33	0	0,1
	25	2,46	0	0		25	1,22	0	0
	30	1,93	0	0		30	1	0	0
	41	2,24	0	0		41	0,41	0	0
	48	1,79	0	0		48	0,51	0	0
	56	1,92	0	0		56	51	0	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,02	4	3,1	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01	4	3,1
	3	0,29	0	2		3	0,05	0	2,5
	7	0,63	0	0,9		7	0,35	0	1
	13	0,31	0	0		13	0,25	0	0,1
	25	1,04	0	0		25	0,56	0	0
	30	1,09	0	0		30	0,64	0	0
	41	0,93	0	0		41	0,74	0	0
	48	1,07	0	0		48	0,77	0	0
	56	1,07	0	0		56	0,75	0	0

П4.2.10. Результаты серии опытов № 10*)

*) биомассу и концентрации биогенов не определяли.

СРЕДА № 1

Начальная концентрация азота (N) 0,05
 Начальная концентрация фосфора (P) 0,01
 Отношение начальных концентраций N/P 5

ВИД	монокультуры			3-видовая поликультура		
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	поликультуры	
					биомасса	концентрация
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,09			0	0,04
	2	0,16			2	0,08
	4	0,34			4	0,1
	6	0,96			6	0,12
	9	1,3			9	0,25
	13	2,1			13	0,26
	18	1,3			18	0,3
24	1,7			24	0,26	
30	1,25			30	0,06	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,04			0	0,02
	2	0,04			2	0,03
	4	0,02			4	0,01
	6	0,01			6	0,05
	9	0,03			9	0,05
	13	0,02			13	0,19

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	18	0,01							
	24	0,01							
	30	0,01							
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01							
	2	0,03							
	4	0,07							
	6	0,09							
	9	0,12							
	13	0,16							
	18	0,16							
	24	0,16							
	30	0,16							

ВИД		2-видовая поликультура			поликультуры	
		сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0	0,02		N	P
	2	2	0,01			
	4	4	0,03			
	6	6	0,03			
	9	9	0,09			
	13	13	0,2			
	18	18	0,29			
	24	24	0,75			
	30	30	0,57			
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0	0,01		

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2	0,03		
	4	0,02		
	6	0,02		
	9	0,03		
	13	0,04		
	18	0,04		
	24	0,05		
	30	0,09		

2-видовая поликультура				
ВИД	поликультуры		концентрация	
	сутки опыта	численность	биомасса	Р
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,06		
	2	0,19		
	4	0,07		
	6	0,29		
	9	0,42		
	13	0,63		
	18	0,4		
24	0,59			
	30	0,6		
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01		
	2	0,02		
	4	0,01		
	6	0,03		
	9	0,03		
	13	0,05		

ВИД	2-видовая поликультура			
	поликультуры		концентрация	
	сутки опыта	численность	биомасса	Р
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,05		
	2	0,18		
	4	0,06		
	6	0,37		
	9	0,48		
	13	0,6		
	18	0,49		
	24	0,31		
	30	0,36		
	30	0,53		
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,03		
	2	0,06		
	4	0,03		
	6	0,04		
	9	0,2		
	13	0,35		
	18	0,6		
	24	0,52		
	30	0,53		
	30	0,53		

СРЕДА № 2

Начальная концентрация азота (N)

Начальная концентрация фосфора (P)

Отношение начальных концентраций N/P

0,25

0,01

25

3-видовая поликультура					
ВИД	поликультуры			концентрация	
	сутки опыта	численность	биомасса	N	P
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,04			
	2	0,11			
	4	0,04			
	6	0,1			
	9	0,14			
	13	0,59			
	18	0,31			
	24	0,23			
	30	0,14			
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,02			
	2	0,05			
	4	0,02			
	6	0,04			
	9	0,02			
	13	0,18			
	18	0,32			
	24	0,39			
	30	0,35			

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,04		
	2	0,01		
	4	0,01		
	6	0,01		
	9	0,01		
	13	0,01		
	18	0,02		
	24	0,02		
	30	0,03		

0,75
0,01
75

СРЕДА № 3

Начальная концентрация азота (N)
Начальная концентрация фосфора (P)
Отношение начальных концентраций N/P

ВИД	3-видовая поликультура					
	сутки опыта	поликультуры		концентрация		
		численность	биомасса	N	P	
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,04				
	2	0,11				
	4	0,04				
	6	0,08				
	9	0,09				
	13	0,14				
	18	0,28				
	24	0,21				
	30	0,16				

<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,02			
	2	0,03			
	4	0,02			
	6	0,02			
	9	0,06			
	13	0,21			
	18	0,31			
	24	0,54			
	30	0,54			
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,05		
2		0,01			
4		0,01			
6		0,02			
9		0,02			
13		0,02			
18		0,02			
24		0,09			
30		0,04			

2-видовая поликультура					
ВИД	популяции		поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>				N	P
	0	0,02			
	2	0,04			
	4	0,02			
6	0,11				

	9	0,12		
	13	0,37		
	18	0,57		
	24	0,56		
	30	0,47		
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01		
	2	0,03		
	4	0,03		
	6	0,03		
	9	0,03		
	13	0,06		
	18	0,08		
	24	0,08		
	30	0,07		

ВИД	2-видовая поликультура			
	сутки опыта	численность	поликультуры	
			биомасса	концентрация
			N	P
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,06		
	2	0,22		
	4	0,08		
	6	0,25		
	9	0,21		
	13	0,34		
	18	0,59		
	24	0,37		
	30	0,59		

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0,01		
	2	0,03		
	4	0,02		
	6	0,03		
	9	0,04		
	13	0,05		
	18	0,18		
	24	0,02		
	30	0,14		

2-видовая поликультура				
ВИД	ПОЛИКУЛЬТУРЫ			
	сутки опыта	численность	биомасса	концентрация
			N	P
<i>Arabaena variabilis</i>	0	0,05		
	2	0,21		
	4	0,06		
	6	0,43		
	9	0,36		
	13	0,61		
	18	0,64		
	24	0,6		
	30	0,39		
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,03		
	2	0,07		
	4	0,03		
	6	0,13		

	9	0,19		
	13	0,58		
	18	0,64		
	24	0,58		
	30	0,6		

СРЕДА № 4

Начальная концентрация азота (N) 2
 Начальная концентрация фосфора (P) 0,01
 Отношение начальных концентраций N/P 200

ВИД	монокультуры			поликультуры		
	сутки опыта	численность	биомасса	сутки опыта	численность	биомасса
<i>Anabaena variabilis</i>	0	0,09		0	0,04	
	2	0,2		2	0,24	
	4	0,45		4	0,03	
	6	0,06		6	0,08	
	9	1,4		9	0,1	
	13	1,5		13	0,06	
	18	2,1		18	0,26	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	24	0,81		24	0,15	
	30	0,88		30	0,07	
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0	0,04		0	0,02	
	2	0,04		2	0,02	

Приложение 5
**ПЕРВИЧНЫЕ ДАННЫЕ ПО ПРИРОДНОМУ
 ФИТОПЛАНКТОНУ *IN VITRO***

П5.1. Первичные данные по изучению влияния различных отношений п/р на фитопланктонное сообщество при трех уровнях воздействующих факторов

Обозначения и сокращения к таблице
 «Массы и размеры жизненных форм фитопланктона»

<i>M</i>	— масса особи (10^{-7} мг/экз);
<i>N</i>	— количество измеренных особей;
<i>D, H, C</i>	— средние значения диаметра, высоты и толщины клетки (мкм);
Г. Ф.	— геометрическая форма, аппроксимирующая особь;
Ц	— круговой цилиндр, $V = (\pi/4) D^2 H$;
ДК	— два конуса, $V = (\pi/12) D^2 H$;
Ш	— шар, $V = (\pi/6) D^3$;
Э	— эллипсоид, $V = (\pi/6) D^2 H$;
ЗЭ	— трехмерный эллипсоид, $V = (\pi/6) DHC$;
П	— параллелепипед, $V = DHC$;
ЭЦ	— эллиптический цилиндр, $V = (\pi/4) DHC$;
Т	— тетраэдр, $V = (D/12) \sqrt{3H^2 - D^2}$;
Ж. Ф.	— жизненная форма особи;
1К	— одноклеточный организм;
ЦN и KN	— соответственно ценобий и колония из <i>N</i> клеток;
ЦN; 1К и KN; 1К	— соответственно ценобий и колония из <i>N</i> клеток, измерялась одна клетка (в графе <i>M</i> стоит масса ценобия или колонии, в графах <i>D, H, C</i> — размеры одной клетки);
К	— колония из неопределенного числа клеток;
мелк.	— мелкие особи данного вида;
сред.	— средние особи данного вида;
круп.	— крупные особи данного вида;
кор.	— короткие особи данного вида;
длин.	— длинные особи данного вида.

П5.1.1. Массы и размеры жизненных форм фитопланктона

Таксоны	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>C</i>	Г. Ф.	Ж. Ф.
<u>Chlorophyta</u>							
<u>Protococcales</u>							
<i>Actinastrum hantzschii</i> мелк.	1,6	11	2,7	12,0		ДК	Ц8;1К
<i>Actinastrum hantzschii</i> круп.	3,5	26	3,5	15,7		ДК	Ц8;1К
<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	0,5	63	2,1	34,7		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus arcuatus</i>	0,4	17	2,7	18,8		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus longissimus</i> мелк.	0,02	1	0,9	8,2		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus longissimus</i> сред.	0,3	16	2,0	30,5		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus longissimus</i> круп.	1,3	8	2,8	63,5		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus minutissimus</i> мелк.	0,01	3	0,4	2,6		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus minutissimus</i> круп.	0,1	79	2,4	8,1		ДК	1К
<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	0,3	124	1,6	26,2		Э	1К
<i>Chlorella sp.</i> мелк.	0,01	32	1,4			Ш	1К
<i>Chlorella sp.</i> сред.	0,1	139	3,3			Ш	1К
<i>Chlorella sp.</i> круп.	2	86	7,3			Ш	1К
<i>Chlorococcum dissectum</i>	9	31	12,2			Ш	1К
<i>Coelastrum microporum</i> мелк. 6	0,2	10	3,5			Ш	Ц6
<i>Coelastrum microporum</i> мелк. 14	0,6	4	5			Ш	Ц14
<i>Coelastrum microporum</i> сред. 8 кл.	6	28	10,3			Ш	Ц8
<i>Coelastrum microporum</i> сред. 12	8	3	11,5			Ш	Ц12
<i>Coelastrum microporum</i> сред. 16	11	13	13			Ш	Ц16
<i>Coelastrum microporum</i> круп. 6	10	8	12,8			Ш	Ц6
<i>Coelastrum microporum</i> круп. 8	20	23	15,8			Ш	Ц8
<i>Coelastrum microporum</i> круп. 12	33	14	18,7			Ш	Ц12
<i>Crucigenia apiculata</i>	1	15	5,1	7,5	3,9	П	Ц4
<i>Crucigenia fenestrata</i>	0,8	1	4	4,8	4,4	П	Ц4
<i>Crucigenia irregularis</i>	9	4	11,3	17,6	2,9	П	Ц4
<i>Crucigenia quadrata</i>	1	1	6,75	9	2,3	П	Ц4
<i>Crucigenia rectangularis</i>	4	21	6,9	8,2	7,5	П	Ц4
<i>Crucigenia sp.</i>	4	8	10,3	10,7	3,3	П	Ц4
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	1	104	6,3	6,3	2,5	П	Ц4
<i>Diacanthos belenophorus</i>	1	4	4,1	7,1		Э	1К
<i>Dictyochloris globosa</i>	5	2	9,7			Ш	Ц4
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> 1	0,5	24	4,6			Ш	1К
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> 4	16	2	14,6			Ш	К4
<i>Didymocystis planctonica</i> мелк.	0,3	10	2,9	3,6		Э	Ц2
<i>Didymocystis planctonica</i> сред.	1	61	5,7	6,7		Э	Ц2
<i>Didymocystis planctonica</i> круп.	14	1	10,5	25,8		Э	Ц2
<i>Elakatothrix lacustris</i> 2 кл.	18	3	9,6	38,2		ДК	Ц2;1К
<i>Elakatothrix lacustris</i> 4 кл.	36	3	9,6	38,2		ДК	Ц4;1К
<i>Gloxidium rotatoriae</i>	2	4	5,25	26,2		ДК	1К
<i>Golenkinia brevispina</i>	21	3	14,7	19,8		Э	1К

Таксоны	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>C</i>	Г. Ф.	Ж. Ф.
<i>Golenkinia radiata</i>	1	13	6,4			Ш	1К
<i>Hypnomonas sp.</i> мелк.	0,1	2	4,3	0,9		Э	1К
<i>Hypnomonas sp.</i> круп.	15	12	13,7	15,7		Э	1К
<i>Kirchneriella lunaris</i>	2	12	7,4	7,3	3,7	ЗЭ	Ц4
<i>Kirchneriella sp.</i>	0,4	13	3,2	3,6	2,1	ЗЭ	Ц4;1К
<i>Lagerheimia genevensis</i>	0,3	9	3,3	4,9		Э	1К
<i>Lagerheimia longiseta</i>	3	1	6,7	12		Э	1К
<i>Lambertia issajevii</i> мелк.	1	4	3,3	13,6		Э	1К
<i>Lambertia issajevii</i> сред.	12	8	8,3	35,6		Э	1К
<i>Lambertia issajevii</i> круп.	55	8	12,7	68,1		Э	1К
<i>Lambertia sp.</i> мелк.	0,2	5	3,1	7		ДК	1К
<i>Lambertia sp.</i> сред.	2	4	4,9	24,8		ДК	1К
<i>Lambertia sp.</i> круп.	13	4	10,4	46,9		ДК	1К
<i>Micractinium pusillum</i>	7	13	11,1			Ш	Ц4
<i>Micractinium sp.</i>	0,3	15	3,9	2		Э	Ц4
<i>Nephrochlamis willeana</i>	2	19	7,6	10,5	4,3	ЗЭ	К4
<i>Oocystis sp.</i> мелк. 4 кл.	6	40	10,3	12,1		Э	К4
<i>Oocystis sp.</i> мелк. 8 кл.	36	4	17,4	23,9		Э	К8
<i>Oocystis sp.</i> круп. 4 кл.	82	17	24,5	27,4		Э	К4
<i>Pediastrum boryanum</i>	25	11	32	3,2		Ц	Ц16
<i>Pediastrum duplex</i> мелк. 8 кл.	4	3	17	1,7		Ц	Ц8
<i>Pediastrum duplex</i> мелк. 16 кл.	22	16	31	3,1		Ц	Ц16
<i>Pediastrum duplex</i> круп. 8 кл.	10	10	24	2,4		Ц	Ц8
<i>Pediastrum duplex</i> круп. 16 кл.	105	12	52	5,2		Ц	Ц16
<i>Pediastrum duplex</i> круп. 32 кл.	146	20	58	5,8		Ц	Ц32
<i>Pediastrum tetras</i>	6	13	20,5	2		Ц	Ц8
<i>Polyedriopsis spinulosa</i>	0,7	4	5,75	2,3		Ц	1К
<i>Scenedesmus acuminatus</i> мелк.	0,5	58	3,3	13,2		ДК	1К
<i>Scenedesmus acuminatus</i> круп.	2,5	6	5,3	24		ДК	1К
<i>Scenedesmus acutiformis</i>	10	2	5,25	11,6		Ц	Ц4;1К
<i>Scenedesmus apiculatus</i>	0,2	6	1,9	3,9		ДК	Ц4;1К
<i>Scenedesmus arcuatus</i>	22	2	14,5	20,6		Э	Ц4
<i>Scenedesmus bijugatus</i>	1,8	11	2,7	6,2		Ц	Ц4;1К
<i>Scenedesmus obliquus</i>	3	47	2,8	9,4		Ц	Ц4;1К
<i>Scenedesmus quadricauda</i> мелк. 4	2,5	150	3,1	7,4		Ц	Ц4;1К
<i>Scenedesmus quadricauda</i> круп. 4	11	28	5,0	14,4		Ц	Ц4;1К
<i>Scenedesmus quadricauda</i> круп. 8	22	28	5,0	14,4		Ц	Ц8;1К
<i>Schroederia granulatus</i>	2	2	5,6	9,5		Ц	1К
<i>Schroederia sp.</i>	0,2	7	1,8	7,5		Ц	1К
<i>Tetraedron caudatum</i>	0,8	15	6,9	2,1		Ц	1К
<i>Tetraedron incus</i> мелк.	2	8	8,9	8,9	3	ЭЦ	1К
<i>Tetraedron incus</i> круп.	10	3	15,5	15,5	5,4	ЭЦ	1К
<i>Tetraedron minimum</i> мелк.	0,6	30	5,9	6,3	2,1	ЭЦ	1К
<i>Tetraedron minimum</i> круп.	3	19	10,1	10,1	3,3	ЭЦ	1К
<i>Tetraedron pentaedricum</i>	4	1	12	4		Ц	1К
<i>Tetraedron triangulare</i> мелк.	1,4	47	7,6	3,2		Ц	1К
<i>Tetraedron triangulare</i> круп.	5,5	2	19,5	1,9		Ц	1К
<i>Tetrastrum glabrum</i>	0,2	41	3,5			Ш	Ц4;1К

Таксоны	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>C</i>	Г. Ф.	Ж. Ф.
<i>Tetrastrum hastiferum</i>	5,8	1	10,5			Ш	Ц4
<i>Tetrastrum punctatum</i>	2	17	7,2	7,2	3,6	П	Ц4
<i>Tetrastrum staurogeniaeforme</i>	0,25	7	2,4			Ш	Ц4;1К
<i>Treubaria eurycantha</i>	12	1	13,5			Ш	1К
<i>Treubaria sp.</i>	10	6	7,9			Ш	Ц4;1К
<i>Treubaria triappendiculata</i>	13	2	21			Т	1К
<i>Trochiscia aciculifera</i>	20	2	16,1			Ш	1К
<i>Trochiscia sp.</i>	8	5	11,9			Ш	1К
<u>Volvocales</u>							
<i>Chlamydomonas sp.</i> мелк.	1	209	5,3	6,2		Э	1К
<i>Chlamydomonas sp.</i> сред.	6	74	10	12,3		Э	1К
<i>Chlamydomonas sp.</i> круп.	20	7	14,1	20,5		Э	1К
<i>Chlamydomonas steinii</i> мелк.	5	10	9,9			Ш	1К
<i>Chlamydomonas steinii</i> сред.	10	24	12,7			Ш	1К
<i>Chlamydomonas steinii</i> круп.	45	21	20,8			Ш	1К
<i>Chlorogonium sp.</i>	0,6	10	3,5	10,1		Э	1К
<i>Eudorina elegans</i>	483	11	43,8	50,4		Э	1К
<i>Pandorina morum</i> мелк.	581	5	48,8			Ш	Ц16
<i>Pandorina morum</i> круп.	1593	1	70	65		Э	Ц32
<i>Phacotus lenticularis</i>	2	11	7,5	8,8	5,5	ЗЭ	1К
<i>Pteromonas aculeata</i>	4	12	11,3	14,9	4,9	ЗЭ	1К
<u>Desmidiiales</u>							
<i>Closterium sp.</i>	2633	1	45	260		Э	1К
<i>Cosmarium sp.</i>	41	3	17	28,5		Э	1К
<i>Staurastrum sp.</i> мелк.	11	4	9,6	15,7		Ц	1К
<i>Staurastrum sp.</i> круп.	57	3	20,5			Т	1К
<i>Staurodesmus sp.</i>	137	1	31,9	18		Ц	1К
<u>Bacillariophyta</u>							
<i>Achnanthes lanceolata</i>	5	4	7,1	19,5		Э	1К
<i>Amphora ovalis</i>	31	1	19,8	31,3	10,0	ЗЭ	1К
<i>Asterionella formosa</i>	7	6	3,8	63,5		Ц	1К
<i>Cyclotella sp.</i> мелк.	1	22	5,7	4,7		Ц	1К
<i>Cyclotella sp.</i> круп.	7	19	11	7,7		Ц	1К
<i>Cymbella sp.</i>	2	1	5,3	11,3		Э	1К
<i>Fragilaria capucina</i>	28	6	4,8	119,9	4,8	П	К
<i>Gomphonema parvulum</i>	1,4	1	7	40	1	ЗЭ	1К
<i>Gyrosigma sp.</i>	38	1	13	90,8		ДК	1К
<i>Melosira italica</i>	5	6	5,8	20,7		Ц	1К
<i>Melosira sp.</i> мелк.	3	9	4,6	18,5		Ц	1К
<i>Melosira sp.</i> круп.	10	33	7,5	22,6		Ц	1К
<i>Meridion circulare</i>	2	1	3,4	15		Э	К2;1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 1	0,4	1	3	8		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 2	2	55	4,1	23		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 3	2	31	6	10,4		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 4	3	28	5,8	20,7		Э	1К

Таксоны	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>C</i>	Г.Ф.	Ж.Ф.
<i>Navicula sp.</i> мелк. 5	5	22	7	19,6		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 6	6	9	7,7	20,7		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 7	6	10	6,3	29,7		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 8	6	6	8,3	16,3		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> мелк. 9	7	5	9,9	14,9		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> сред. 1	12	40	8,8	30,4		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> сред. 2	20	33	8,6	53,3		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> круп. 1	27	7	11,5	40,4		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> круп. 2	46	6	10,1	90,6		Э	1К
<i>Navicula sp.</i> круп. 3	47	18	14,1	46,8		Э	1К
<i>Nitzschia paradoxa</i>	2	1	6	21		ДК	1К
<i>Nitzschia sp.</i> мелк.	0,7	40	3,6	21,2		ДК	1К
<i>Nitzschia sp.</i> круп.	2	71	4	41,2		ДК	1К
<i>Pinnularia sp.</i>	10	20	7,1	37,8		Э	1К
<i>Rhizosolenia longiseta</i>	2	5	3,9	65		ДК	1К
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> мелк.	0,5	35	4,2	4,2		Ц	1К
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> круп.	5	103	8,5	8,5		Ц	1К
<i>Surirella sp.</i>	33	5	16,3	24,8		Э	1К
<i>Synedra acus</i>	2	12	3,4	65,7		ДК	1К
<i>Synedra pulchella</i>	8	11	4,8	146,5		ДК	1К
<i>Synedra ulna</i>	3	13	4	68,5		ДК	1К
<u>Cyanophyta</u>							
<i>Anabaena variabilis</i> 5 кл.	0,5	37	3,1			Ш	K5;1K
<i>Anabaena variabilis</i> 10 кл.	1	37	3,1			Ш	K10;1K
<i>Anabaena variabilis</i> 20 кл.	2	37	3,1			Ш	K20;1K
<i>Anabaena variabilis</i> 30 кл.	3	37	3,1			Ш	K30;1K
<i>Anabaena variabilis</i> 50 кл.	5	37	3,1			Ш	K50;1K
<i>Anabaena variabilis</i> 90 кл.	9	37	3,1			Ш	K90;1K
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> кор.	2	4	3,4	20,5		Ц	К
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> длин.	15	10	4,6	92,4		Ц	К
<i>Aphanothece clathrata</i> 20 кл.	4	21	8,9			Ш	K20
<i>Aphanothece clathrata</i> 30 кл.	9	13	12			Ш	K30
<i>Aphanothece clathrata</i> 40 кл.	13	13	13,6			Ш	K40
<i>Aphanothece clathrata</i> 60 кл.	25	8	17			Ш	K60
<i>Aphanothece clathrata</i> 80 кл.	89	6	26,1			Ш	K80
<i>Aphanothece clathrata</i> 100 кл.	172	6	30,4	37,2		Э	K100
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> 30	27	3	17,5			Ш	K30
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> 100	249	2	36,8			Ш	K100
<i>Gloeocapsa sp.</i> 8 кл.	12	3	9,4	9,4	14	П	K8
<i>Gloeocapsa sp.</i> 16 кл.	2,6	7	7	10,7	3,5	П	K16
<i>Gloeocapsa turgida</i>	24	5	18,7	13,4	9,4	П	K2
<i>Gomphosphaeria lacustris</i>	135	1	30			Ш	1К
<i>Merismopedia elegans</i>	1	2	3	4,4	0,6	П	K8;1К
<i>Merismopedia punctata</i> 8 кл.	0,1	12	3	4,3	0,6	П	K8
<i>Merismopedia punctata</i> 16 кл.	1	12	4,9	7,1	3,5	П	K16
<i>Merismopedia tenuissima</i> 8 кл.	0,08	8	5,3	2,5	0,6	П	K8
<i>Merismopedia tenuissima</i> 16 кл.	0,2	14	4,1	5,4	0,8	П	K16

Таксоны	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>C</i>	Г. Ф.	Ж. Ф.
<i>Microcystis</i> sp. 20 кл.	2	6	7,9			Ш	K20
<i>Microcystis</i> sp. 50 кл.	19	4	15,6			Ш	K50
<i>Microcystis</i> sp. 100 кл.	44	24	20,7			Ш	K100
<i>Oscillatoria</i> sp.	12	9	2,6	233,8		Ц	К
<i>Phormidium ambiguum</i> кор.	7	15	3,9	60,9		Ц	К
<i>Phormidium ambiguum</i> сред.	15	18	3,6	161		Ц	К
<i>Phormidium ambiguum</i> длин.	26	11	3,4	302,6		Ц	К
<i>Phormidium tenue</i> кор.	4	14	3,1	56,8		Ц	К
<i>Phormidium tenue</i> сред.	11	10	3,2	144,5		Ц	К
<i>Phormidium tenue</i> длин.	23	7	3,2	305,9		Ц	К
<i>Rivularia coadunata</i>	12	5	5,2	56,1		Ц	К
<u>Euglenophyta</u>							
<i>Euglena acus</i> мелк.	32	24	12,4	42,2		Э	1К
<i>Euglena acus</i> круп.	60	24	11,7	88,1		Э	1К
<i>Euglena caudata</i>	63	42	20,5	30,2		Э	1К
<i>Euglena gracilis</i>	1	22	3,8	16,7		Э	1К
<i>Euglena oxyuris</i>	94	6	14,1	94,1		Э	1К
<i>Euglena proxima</i>	43	3	16,7	30,7		Э	1К
<i>Euglena</i> sp. мелк.	47	1	15	42		Э	1К
<i>Euglena</i> sp. круп.	87	13	16	67,7		Э	1К
<i>Euglena viridis</i> мелк.	24	43	13,6	25,5		Э	1К
<i>Euglena viridis</i> круп.	86	16	18,6	49,8		Э	1К
<i>Phacus abruptus</i>	10	3	26,9	28	2,7	3Э	1К
<i>Phacus acutus</i>	14	1	21	61,5	2,1	3Э	1К
<i>Phacus longicauda</i>	38	2	37,5	47,9	4,2	3Э	1К
<i>Phacus</i> sp.	2	6	15,1	19,5	1,5	3Э	1К
<i>Strombomonas</i> sp. мелк.	9	14	10,8	14,8		Э	1К
<i>Strombomonas</i> sp. круп.	29	24	16,8	20,2		Э	1К
<i>Trachelomonas intermedia</i>	26	2	15,8	21		Э	1К
<i>Trachelomonas rugulosa</i>	15	1	14,3			Ш	1К
<i>Trachelomonas verrucosa</i>	12	14	13,1	14,5		Э	1К
<i>Trachelomonas volvocina</i>	2	57	6,9			Ш	1К
<u>Pyrrophyta</u>							
<i>Cryptomonas ovata</i>	1	14	6,4	8,7	3,3	3Э	1К
<i>Glenodinium pulvisculus</i>	22	9	18,7	24,8	9,3	3Э	1К
<i>Gymnodinium</i> sp.	13	16	16,5	19,6	7,8	3Э	1К
<u>Xanthophyta</u>							
<i>Tribonema angustissimum</i>	0,1	13	1,6	4,7		Ц	К
<u>Chrisophyta</u>							
<i>Dinobryon utriculus</i>	28	1	12,1	25,4		Ц	1К

П5.1.2. Динамика численности видов фитопланктона (экз/мл) по пяти датам для семи опытных аквариумов**АКВАРИУМ 1**

№	Таксоны	сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophyta</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			320	15040	17600
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			160	80	
	<i>Actinastrum sp.</i>			480	15120	17600
3.	<i>Ankistrodesmus</i>					
	<i>acicularis</i> (сред. 5 кл.)			746	1040	320
4.	<i>A. longissimus</i>			426	320	
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)	1		1119	1600	4640
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)	1			1920	2080
	<i>A. minutissimus</i>	2		1119	3520	6720
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			107	320	800
8.	<i>A. sp.</i>				3040	6400
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	2		2398	8240	14240
9.	<i>Chlorella sp.</i>	55	60	6662	6400	9600
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)	1	20	1439	6720	1326
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		10	509	2600	710
	<i>Coelastrum sp.</i>	1	30	1948	9320	2036
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)					
13.	<i>C. sp.</i>	1			1920	1600
14.	<i>C. tetrapedia</i>	3	10			
	Всего: <i>Crucigenia</i>	4	10		1920	1600
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			20		160
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)			480	440	80
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>			500	440	240
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	3		693	480	720
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)				160	240
	<i>Didymocystis sp.</i>	3		693	640	960

№	Таксоны	сутки опыта				
		0	3	6	10	14
19.	<i>Franceia sp.</i>					60
20.	<i>Colenkinia sp.</i>			853	240	40
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)			107	240	
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			266	40	80
23.	<i>L. tetradrica</i>					
24.	<i>L. wratislaviensis</i>	1			880	80
	Всего: <i>Lagercheimia</i>	1		266	920	160
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)					
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)	1	20	107	40	80
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)		10	19188	2720	1200
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			2878		
	<i>M. quadrisetum</i>		10	22066	2720	1200
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	4	20	2292	1600	2000
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)			373	1440	1040
	<i>N. subsolitaria</i>	4	20	2665	3040	3040
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)	4			320	320
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)		20			
	<i>Oocystis sp.</i>	4	20		320	320
33.	<i>Pediastrum duplex var. coriutrem</i> (15 кл. мелк.)	1			200	40
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)		10	114	160	130
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	1			140	120
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)					40
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)			74	40	110
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)			174	40	120
	<i>P. d. var. corn.</i>	2	10	362	580	560
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			180	700	20
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)				440	70
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		10		220	80
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)				200	10
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		10	147	260	50
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			154	700	128
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)				20	40
	<i>P. d. f. setigera</i>		20	481	2540	398
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			60	440	150

№	Таксоны	сутки опыта				
		0	3	6	10	14
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			54		40
	<i>P. tetras</i>			114	440	190
	Всего: <i>Pediastrum</i>	2	30	957	3560	1148
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			318	120	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)	1		53	17360	8800
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		30		4400	3280
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)	1			800	240
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	2	10		4560	240
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		20		1600	
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			1520	2032	
	<i>S. acuminatus</i>	4	60	1573	30752	12560
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)					160
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	20	70	6519	22080	11120
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)	1	60	5300	6960	4560
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		20		2400	1360
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)			740	1040	
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)				400	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				80	
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	15		2226	4000	4800
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		40		2960	3440
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)					
	<i>S. quadricauda</i>	36	190	14785	39920	25280
	Всего: <i>Scenedesmus</i>	40	250	16358	70672	38000
65.	<i>Schroederia sp.</i>			67	80	171
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>			265	640	34
67.	<i>T. incus</i>			406		480
68.	<i>T. minimum</i>			67	640	320
69.	<i>T. triangulare</i>			795	320	160
	Всего: <i>Tetraedron</i>			1233	1600	994
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>			3127	480	160
71.	<i>Trochiscia sp.</i>				200	60
	Итого:	117	510	60686	124152	91710
	<u>Chlamydomonadales</u>					

№	Таксоны	сутки опыта				
		0	3	6	10	14
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	90	70	530		
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)					
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	3				
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)			53	762	
	Итого:	93	70	583	762	
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>			7		
	Итого:			7		
	Всего:	210	580	61276	124914	91710
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>			1590		
80.	<i>Flagilaria sp.</i>					80
81.	<i>Navicula sp.1</i>			106		20
82.	<i>N. sp.2</i>			477	720	100
83.	<i>N. sp.2</i>			477	60	40
84.	<i>N. sp.4</i>				40	40
85.	<i>N. sp.5</i>			53	200	240
86.	<i>N. sp.6</i>		10	7	140	100
87.	<i>N. sp.8</i>			265	80	
	Всего: Navicula		10	1385	1240	540
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)			3710	1120	320
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)	3	10	13091	1760	2880
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)			8480	1040	400
	<i>Nitzschia sp.</i>	3	10	25281	3920	3600
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)				140	400
	Всего: Nitzschia	3	10	25281	4060	4000
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)	9	600	106	400	
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)	12	300	212	240	1040
	<i>Stephanodiscus sp.</i>	21	900	318	640	1040
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			295	1460	860
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)					710
	<i>Synedra sp.</i>			295	1460	1570
	Итого:	24	920	28870	7400	7230

№	Таксоны	сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	20	220			480
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	20	220			480
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>				3200	
99.	<i>M. sp.1</i>					160
100.	<i>M. sp.2</i>					320
101.	<i>M. sp.1</i> (32 кл.) Всего: <i>Mersmopedia</i>				40	480
102.	<i>Phormidium sp.1</i>				240	320
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			53	240	1200
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: <i>Phormidium</i>			53	160	720
				53	400	1920
				53	640	2240
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			13	100	30
	Итого:	20	220	66	3980	3230
	<u>ВСЕГО:</u>	254	1720	90212	136294	102170

АКВАРИУМ 2

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophyta</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			160	9000	36309
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			160		
				320	9000	36309
3.	<i>Ankistrodesmus</i>					
	<i>acicularis</i> (сред. 5 кл.)			906	1400	931
4.	<i>A. longissimus</i>		7	222	2500	15960
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)	1	7	4051	3000	4256
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.) <i>A. minutissimus</i>	1	7	4051	5600	3988
					8600	8244

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			53	400	1862
8.	<i>A. sp.</i>	16		711	5400	8246
	Всего: Ankistrodesmus	17	14	5943	18300	35243
9.	<i>Chlorella sp.</i>	6	938	8794	16300	9310
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)	3	94	799	6600	2926
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		67	740	700	680
	<i>Coelastrum sp.</i>	3	161	1539	7300	3606
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)				200	
13.	<i>C. sp.</i>	1		533	8000	8778
14.	<i>C. tetrapedia</i>	4	13			
	Всего: Crucigenia	5	13	533	8200	8778
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		27	960		133
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)		13	300	110	100
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>		40	1260	110	233
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	3	54	2240	3200	1330
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)		27	586	1300	1463
	<i>Didymocystis sp.</i>	3	81	2826	4500	2793
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>		7	693	200	266
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)				100	133
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>				100	133
23.	<i>L. tetradrica</i>					133
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: Lagercheimia				100	266
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	59	67		100	
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)	1	67	200	30	
	<i>lambertia Issajevii</i>	60	134	200	130	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			13590	1800	399
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			1550		133
	<i>M. quandrisetum</i>			15140	1800	532
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	7	255	1760	1900	2793

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)		180		3000	1596
	<i>N. subsolitaria</i>	7	435	1760	4900	4389
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)	10	94	640	600	133
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)		147	310		
	<i>Oocystis sp.</i>	10	241	950	600	133
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. М)	1	54	140	100	60
	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)	1	54	150	110	280
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	1	13	90	90	180
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)		27	80		22
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		27	120	112	67
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)			180	120	220
	<i>P. d. var. corn.</i>	3	175	760	532	829
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			102	190	160
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)		33	80	240	440
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		13	60	270	240
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)		7	90	140	40
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		13	240	150	260
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)		13	140	40	400
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)			60	30	20
	<i>P. d. f. setigera</i>		79	772	1060	1560
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			40	130	220
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			20	30	
	<i>P. tetras</i>			60	160	220
	Всего: <i>Pediastrum</i>	3	254	1592	1752	2609
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			20	10	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)	1	80	1643	9400	18620
	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		74	1113	8000	12369
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)			265	2700	1995
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	2	33	1855	1100	532
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		33	954	1200	665
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			400	200	266
	<i>S. acuminatus</i>	3	220	6230	22600	34447
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)					
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	18	650	9540	34000	43890
	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)	1	390	2703	10600	12900

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		67	106	6100	7049
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		47	212		
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		33	1113	800	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)			424		
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)		94	1855	23000	38570
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)			795	7200	21280
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)	2	33			
	<i>S. quadricauda</i>	21	1314	16748	81700	123689
	Всего: Scenedesmus	24	1534	22978	104300	158136
65.	<i>Schroederia sp.</i>					3325
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>				1000	1197
67.	<i>T. incus</i>		7	636	700	1463
68.	<i>T. minimum</i>	2			100	312
69.	<i>T. triangulare</i>		13	3710	4300	1729
	Всего: Tetraedron	2	20	4346	6100	8026
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>	1	13	689	1000	133
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			40	20	100
	Итого:	141	3885	69622	178478	270994
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	15	342	265	1500	
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)	16	80	265	100	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	31	422	530	1600	
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	2	60	106	100	532
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)		74	265		266
	<i>C. stenii</i>	2	134	371	100	798
	Итого:	33	556	900	1700	798
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>		13	10	100	
	Итого:		13	10	100	
	Всего:	174	4454	70532	180278	271792
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>				10	

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
80.	<i>Flagilaria sp.</i>		7	1219	100	
81.	<i>Navicula sp.1</i>	5	7	110		20
82.	<i>N. sp.2</i>		13			130
83.	<i>N. sp.2</i>	1	33	150	230	120
84.	<i>N. sp.4</i>			30		
85.	<i>N. sp.5</i>			30	40	
86.	<i>N. sp.6</i>			13	20	
87.	<i>N. sp.8</i>			66	340	270
	Всего: <i>Navicula</i>	6	66	340	270	250
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)		100	4081	400	399
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)	9		14522	1700	667
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)		250	6201	500	133
	<i>Nitzschia sp.</i>	9	350	24804	2600	1199
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)			20	40	40
	Всего: <i>Nitzschia</i>	9	350	24824	2640	1239
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			106	1100	
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)			106		
	<i>Stephanodiscus sp.</i>			212	1100	
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)		13	210	350	180
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)					360
	<i>Synedra sp.</i>		13	210	350	540
	Итого:	15	436	26805	4470	2027
	<u>Цyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	38	127		200	532
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.)	4	20			
	<i>Anabaena sp.</i>	42	147		200	532
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>				10	130
99.	<i>M. sp.1</i>				30	
	<i>Merismopedia sp.1</i>				40	130
100.	<i>M. sp.2</i>			53	60	1200
101.	<i>M. sp.1</i> (32 кл.)					
	Всего: <i>Mersmopedia</i>			53	100	1330
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			106	100	
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)				200	1733

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.)					533
	<i>Ph. sp. 2</i>			106	300	2266
	Всего: <i>Phormidium</i>			53	640	2240
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			80	60	20
	Итого:	42	147	240	660	4148
	<u>ВСЕГО:</u>	231	5037	73452	185408	277967

АКВАРИУМ 3

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			240	7680	60
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			240	480	
	<i>Actinastrum sp.</i>			480	8160	60
3.	<i>Ankistrodesmus</i>			320	640	
	<i>acicularis</i> (сред. 5 кл.)					
4.	<i>A. longissimus</i>			720	6880	
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)		7	2480	4800	60
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)	1		720	8640	120
	<i>A. minutissimus</i>	1		3200	13440	180
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			80	320	
8.	<i>A. sp.</i>			720	3840	
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	1	7	5520	33280	240
9.	<i>Chlorella sp.</i>	43	107	2880	15200	1000
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		13	6160	10400	960
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		13	440	900	254
	<i>Coelastrum sp.</i>		26	6600	11300	1214
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)				180	
13.	<i>C. sp.</i>	3			3840	645
14.	<i>C. tetrapedia</i>				160	
	Всего: <i>Crucigenia</i>	3			4180	645

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			20	320	
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)			140	1500	78
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>			160	1820	78
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	1		960	1280	19
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)			80	800	98
	<i>Didymocystis sp.</i>			4040	2080	117
19.	<i>Franceia sp.</i>			160		
20.	<i>Colenkinia sp.</i>	4	13		640	
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)	1			1920	
22.	<i>Lagerheimia ciliata</i>			360		
23.	<i>L. tetradrica</i>					
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagerheimia</i>			360		
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	3	7	240		
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)		13	160	1100	
	<i>lambertia Issajevii</i>	3	20	400	1100	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			12000	14400	
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			1940	120	
	<i>M. quandrisetum</i>			13940	14520	
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	4	20	1520		664
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)		33	960	6560	273
	<i>N. subsolitaria</i>	4	53	2480	6560	937
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		20	880	1600	39
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)	1	20	1200	1440	
	<i>Oocystis sp.</i>	1	40	2080	3040	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		7	60	270	80
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)	1	20	60	320	140
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)			20	190	40
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)			20		
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		13	60	130	60
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)		7	20	90	100
	<i>P. d. var. corn.</i>	1	47	240	1000	420
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			160	150	80

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)			200	110	160
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)	1		100	210	60
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)			80	90	20
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		7	180	440	160
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			320	170	180
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)				230	20
	<i>P. d. f. setigera</i>	1	7	1040	1400	680
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			60	30	60
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			60		40
	<i>P. tetras</i>			120	30	100
	Всего: <i>Pediastrum</i>	1	54	1400	2430	1200
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			180	8800	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)	1	13	1280	480	4880
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)			720	1920	3600
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)			480	4000	800
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	1		2240	3040	1120
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)			880	1440	1200
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			480	480	80
	<i>S. acuminatus</i>	2	13	6080	11360	11680
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)				44480	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	10	141	12560	25280	
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)			80	4240	6560
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)			13	1920	480
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)	1	13	1040	2560	480
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)			20	880	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				240	
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)			27	800	24000
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)				400	6720
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)				160	
	<i>S. quadricauda</i>	11	294	22534	108320	22080
	Всего: <i>Scenedesmus</i>	12	307	28614	120100	37680
65.	<i>Schroederia sp.</i>					2912
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>			400	480	1568
67.	<i>T. incus</i>			400	960	4032
68.	<i>T. minimum</i>					448
69.	<i>T. triangulare</i>			960	960	1120
	Всего: <i>Tetraedron</i>		13	1760	2400	7168

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>			2720	640	
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			120	60	56
	Итого:	76	640	70120	231410	130200
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	12	74	720	2080	40
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)		13	640	480	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	12	87	1360	2560	40
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)			80	640	240
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)			640	1120	660
	<i>C. stenii</i>			720	1760	900
	Итого:	12	87	2080	4320	900
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>				30	
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>				30	
	Итого:				60	
	Всего:	88	727	72200	241422	131100
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>					
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			2480	320	20
81.	<i>Navicula sp.1</i>					
82.	<i>N. sp.2</i>			80	20	
83.	<i>N. sp.2</i>	3		240	40	180
84.	<i>N. sp.4</i>		7			
85.	<i>N. sp.5</i>				10	
86.	<i>N. sp.6</i>			40		
87.	<i>N. sp.8</i>			100		
	Всего: Navicula	3	7	460	70	180
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)		7	18960		20
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		27	8000	5600	60
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)		13	11920	110	60
	<i>Nitzschia sp.</i>		47	33880	5710	140
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)			220	20	60
	Всего: Nitzschia		47	39100	5730	200

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)					220
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)				370	
	<i>Stephanodiscus sp.</i>				370	220
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			60		120
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)			40		20
	<i>Synedra sp.</i>			100		140
	Итого:	3	54	42140	6490	760
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	5				420
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.)					100
	<i>Anabaena sp.</i>	5				520
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					60
99.	<i>M. sp.1</i>					20
	<i>Merismopedia sp.1</i>					80
100.	<i>M. sp.2</i>			160	320	60
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.)				320	
	Всего: <i>Mersmopedia</i>			160	640	140
102.	<i>Phormidium sp.1</i>				960	
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)				320	
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.)			160	320	
	<i>Ph. sp. 2</i>			160	640	
	Всего: <i>Phormidium</i>			160	1600	
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)				10	
	Итого:	5		320	2250	660
	<u>ВСЕГО:</u>	96	781	114660	250162	132520

АКВАРИУМ 4

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophyta</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			40	160	3760

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			80 120	400 560	160 3920
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (сред. 5 кл.)	1		160	1200	320
4.	<i>A. longissimus</i>			480		
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			20	1600	480
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.) <i>A. minutissimus</i>			20	240 1840	480
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>				80	
8.	<i>A. sp.</i>				80	80
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	1		660	3040	880
9.	<i>Chlorella sp.</i>	70	70	1600	400	3600
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		60	2400	11200	5040
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.) <i>Coelastrum sp.</i>		40 100	160 2560	420 11620	180 5220
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)				180	
13.	<i>C. sp.</i>				560	1440
14.	<i>C. tetrapedia</i>	1	10			
	Всего: <i>Crucigenia</i>	1	10		560	1440
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		10	120		
16.	<i>D. sp.</i> (круп.) <i>Dictyosphaerium sp.</i>		10 20		240 240	260 260
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)		20	640	480	80
18.	<i>D. sp.</i> (круп.) <i>Didymocystis sp.</i>		40 60	160 640	160 640	80 160
19.	<i>Franceia sp.</i>				80	
20.	<i>Colenkinia sp.</i>	10	160	240	560	560
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)			240		
22.	<i>Lagerheimia ciliata</i>				80	80
23.	<i>L. tetraedrica</i>			60		
24.	<i>L. wratislaviensis</i>			20		
	Всего: <i>Lagerheimia</i>			80	80	80

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)					
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)			340	160	
	<i>lambertia Issajevii</i>			340	160	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			8160	6240	1440
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			120	400	
	<i>M. quandrissetum</i>			8280	6640	1440
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	1	80		2720	2880
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)		40	300	880	1200
	<i>N. subsolitaria</i>	1	120	300	3600	4080
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		50	180	240	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)	3	10	40	160	
	<i>Oocystis sp.</i>	3	60	220	400	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		70	440	7360	1060
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)			40	2800	1840
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)		20		440	760
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)		10		260	40
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		30	1060	360	220
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)		40		520	380
	<i>P. d. var. corn.</i>		170	1540	11740	4300
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)		20	1080	1600	1140
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)				400	1500
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		20		700	620
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)	1		480	840	180
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		10	540	920	840
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)		20	20	1260	840
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)					
	<i>P. d. f. setigera</i>	1	70	2120	5720	5120
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			40	120	180
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)		40	20	60	60
	<i>P. tetras</i>		40	60	180	240
	Всего: <i>Pediastrum</i>	1	280	3720	17640	9660
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>	1		160	220	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)		70	1440	15600	15700
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		20	2420	2320	5000
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)		10	720	720	5000
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)		50	2560	10800	960

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		20	241	4800	1227
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)				1680	240
	<i>S. acuminatus</i>		170	4961	35920	28127
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)			160	80	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)		740	3520	60000	53500
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		450		15200	13000
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		150		5120	4200
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		50	880	1600	240
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		50	80	240	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				80	
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	6	140	80	5120	
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		40	560	5520	41200
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)	12				12300
	<i>S. quadricauda</i>	18	1620	5120	92880	124440
	Всего: Scenedesmus	18	1790	10241	128880	152567
65.	<i>Schroederia</i> sp.				240	1000
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>			80	640	160
67.	<i>T. incus</i>		10		480	480
68.	<i>T. minimum</i>			20	240	720
69.	<i>T. triangulare</i>				160	160
	Всего: Tetraedron		10	100	1760	2520
70.	<i>Tetrastrum</i> sp.		10	160	320	80
71.	<i>Trochiscia</i> sp.		20	240	40	80
	Итого:	107	2710	35515	177584	181040
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas</i> sp. (мелк.)	18	170	40	240	40
73.	<i>Chlamydomonas</i> sp. (круп.)		40	80	80	
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	18	210	120	320	40
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	29	10			180
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)		10			
	<i>C. stenii</i>	29	20			180
	Итого:	47	230	120	320	220
	<u>Desmidiales</u>					
76.	<i>Closterium</i> sp.			20		

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
77.	<i>Cosmarium sp.</i>			40		
78.	<i>Staurastrum sp.</i>					
	Итого:			60		
	Всего:	154	2940	35695	177904	181260
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>					
80.	<i>Flagilaria sp.</i>				480	
81.	<i>Navicula sp.1</i>			120		
82.	<i>N. sp.2</i>		10	60	20	
83.	<i>N. sp.2</i>		20		40	
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>	3			80	
86.	<i>N. sp.6</i>		10	140		
87.	<i>N. sp.8</i>					20
	Всего: <i>Navicula</i>	3	40	320	140	20
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)	6	100	2760	2320	20
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		90	3240	4480	20
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)		130	380	1760	40
	<i>Nitzschia sp.</i>	6	320	5380	8560	80
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)			100	20	
	Всего: <i>Nitzschia</i>	6	320	5480	8580	80
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			160	80	20
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)				80	
	<i>Stephanodiscus sp.</i>			160	160	20
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			160	100	40
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)			7	80	120
	<i>Synedra sp.</i>			167	180	160
	Итого:	9	360	7180	9540	280
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)					180
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.)					
	<i>Anabaena sp.</i>					180
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					340
99.	<i>M. sp.1</i>					
	<i>Merismopedia sp.1</i>					340

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
100.	<i>M. sp.2</i>	3				
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: Mersmopedia	3				340
102.	<i>Phormidium sp.1</i>				80	
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)					40
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: Phormidium				80	40
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			60	140	
	Итого:	3		60	220	560
	<u>ВСЕГО:</u>	526	3300	37495	187664	182100

АКВАРИУМ 5

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			583	3040	2120
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			106 689	171 3211	160 22080
3.	<i>Ankistrodesmus</i>			689	1284	2240
	<i>acicularis</i> (сред. 5 кл.)					
4.	<i>A. longissimus</i>			424	599	1600
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			1590	2567	4880
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.) <i>A. minutissimus</i>			2650 4240	1284 2851	3200 8080
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			371	257	400
8.	<i>A. sp.</i>			371		880
	Всего: Ankistrodesmus			6095	5991	13200
9.	<i>Chlorella sp.</i>	50	110	7261	3851	5600
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		60	3445	3252	1280

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.) <i>Coelastrum sp.</i>		60 120	840 4285	3252	20 1300
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)			53		
13.	<i>C. sp.</i>	3		53		1680
14.	<i>C. tetrapedia</i>		20	318		
	Всего: <i>Crucigenia</i>	3	20	424		1680
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		20			720
16.	<i>D. sp.</i> (круп.) <i>Dictyosphaerium sp.</i>			240 240	320 320	240 960
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	1	60	3286	160	80
18.	<i>D. sp.</i> (круп.) <i>Didymocystis sp.</i>	1 1	40 100	1378 4664	160	80
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>	3	30	5081	2160	320
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)			212	480	
22.	<i>Lagerheimia ciliata</i>			477		320
23.	<i>L. tetradrica</i>				240	80
24.	<i>L. wratislaviensis</i>				80	
	Всего: <i>Lagerheimia</i>			477	320	400
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	3	250		640	
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.) <i>lambertia Issajevii</i>	3 3	150 400	270 270	640	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)		10	17649	1600	1440
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.) <i>M. quadrisetum</i>			1100 18749	1600	1440
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)		210	477	240	1680
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.) <i>N. subsolitaria</i>		50 260	1590 2067	1591 1830	880 1560
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		70		80	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.) <i>Oocystis sp.</i>	1 1	90 160	460 460	80	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		10	280	4	300

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)		40	360		540
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)		20	110		320
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)	1	50		480	20
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		50	310	720	80
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)			346	320	560
	<i>P. d. var. corn.</i>	1	170	1406	1524	1820
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)		30	346	900	160
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)		60	785		603
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		10	318	80	180
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)		20	150	80	20
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)			250	160	100
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)		20	300		540
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)			10		280
	<i>P. d. f. setigera</i>		160	2159	1220	1883
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			1200	240	120
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)		10			40
	<i>P. tetras</i>		10	1200	240	160
	Всего: <i>Pediastrum</i>		340	4765	2984	3863
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>	2		60		
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)		220	1166	4880	10400
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		80	2438	640	1760
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)		50		548	80
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	1	50	260		
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		30	200	2480	
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			1180	94	
	<i>S. acuminatus</i>	1	430	5244	8642	12240
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)					
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	4	600	14416	31200	50560
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		600	6466		13120
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)	1	70	2120	9360	2400
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		90	795		
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		120	742	400	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)					
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	12	190	53	10960	50080
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		70	954	8400	11360
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)			212		2880
	<i>S. quadricauda</i>	17	1740	25758	60320	130400

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Всего: Scenedesmus	18	2170	31002	68962	142640
65.	<i>Schroederia sp.</i>			954		720
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>		20		80	80
67.	<i>T. incus</i>					240
68.	<i>T. minimum</i>		10	689	160	160
69.	<i>T. triangulare</i>			150		80
	Всего: Tetraedron		30	1793	240	1280
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>		20	1166	240	320
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			636		140
	Итого:	83	3770	90520	95513	196419
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	12	360	10	2400	
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)			636	320	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	12	360	646	2720	
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	12	60	106		240
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)		20	212		800
	<i>C. stenii</i>	12	80	318		1040
	Итого:	24	440	963	2720	1040
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>					
	Итого:					
	Всего:	107	4210	91483	98233	197495
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>			10		
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			1113	160	
81.	<i>Navicula sp.1</i>					
82.	<i>N. sp.2</i>	3	10	80	480	80
83.	<i>N. sp.2</i>		60	150	320	
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>			21		
86.	<i>N. sp.6</i>			40		

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
87.	<i>N. sp.8</i> Всего: Navicula	3	70	291	800	80
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)	9	90	1643	15360	
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		110	7579		
90.	<i>N. sp.</i> (круп.) <i>Nitzschia sp.</i>	9	270	15741	15360	
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.) Всего: <i>Nitzschia</i>	9	270	15741	15360	
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			212		
93.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Stephanodiscus sp.</i>			106 318		80 80
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)		20	90		100
95.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Synedra sp.</i>		20	90		80 180
	Итого:	12	360	17563	16537	340
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	12	60			
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	12	60			
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>			53 53		160 160
100.	<i>M. sp.2</i>					160
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: <i>Merismopedia</i>			53		320
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			53		160
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			53	320	640
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: <i>Phormidium</i>			53 106 159	80 400 400	320 960 1120
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			40		
	Итого:	12	60	250	400	1440
	<u>ВСЕГО:</u>	131	4630	109296	115170	199239

АКВАРИУМ 6

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			160	3600	7200
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			240	500	120
	<i>Actinastrum sp.</i>			400	4100	7320
3.	<i>Ankistrodesmus</i>			30	200	1440
	<i>acicularis</i> (сред. 5 кл.)					
4.	<i>A. longissimus</i>			1120	1600	10880
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			1840	3310	672
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)			2480	5000	2240
	<i>A. minutissimus</i>			4320	8310	2912
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			400	300	160
8.	<i>A. sp.</i>			2000	2280	320
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>			7870	12690	15712
9.	<i>Chlorella sp.</i>	33	154	10880	8200	7360
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		13	2960	5800	8480
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		13	540	600	380
	<i>Coelastrum sp.</i>		26	3500	6400	8860
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)					
13.	<i>C. sp.</i>	2			6800	640
14.	<i>C. tetrapedia</i>					
	Всего: <i>Crucigenia</i>	2			6800	640
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			120		480
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)				240	260
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>			120	240	740
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)		7	1440	1500	480
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)		27	480	600	320
	<i>Didymocystis sp.</i>		34	1920	2100	800
19.	<i>Franceia sp.</i>		7			

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
20.	<i>Colenkinia sp.</i>			800		480
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)	1		960		
22.	<i>Lagerheimia ciliata</i>			320	615	
23.	<i>L. tetraedrica</i>					
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagerheimia</i>			320	615	
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	6	27			
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)		27	110	60	
	<i>lambertia Issajevii</i>	6	54	110	60	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			28800	1400	1120
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			1200		
	<i>M. quandrisetum</i>			30000	1400	1120
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)		54	800		2080
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)	4	40	1200	2200	480
	<i>N. subsolitaria</i>	4	94	2000	2200	2560
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		33	1840	900	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)		40			
	<i>Oocystis sp.</i>		73	1840	900	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		7		1200	1660
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)			830	640	1720
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	1		120	740	640
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)					160
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)			230	640	41
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)	1		320	500	240
	<i>P. d. var. corn.</i>	2	7	1500	3720	4461
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)		136	800	800	480
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)			800	800	620
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)			350	1460	1200
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)			50	160	
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		13	470	260	260
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			210	320	
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)		7			940
	<i>P. d. f. setigera</i>		33	2680	3800	3500
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			100	160	700
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			70	60	180
	<i>P. tetras</i>			170	220	880

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Всего: <i>Pediastrum</i>	2	40	4350	7740	8841
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>				80	160
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)		27	2800	9600	23200
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		20	2960	5600	10000
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)			1040	1800	2000
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)		7	720	2800	
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)			80	3200	2080
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			820		480
	<i>S. acuminatus</i>		54	8420	23000	37760
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)				100	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)		141	12320	48000	68800
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		141	6800	11800	14400
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		13	3360	4400	2600
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		13	640	200	
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		13	1360	600	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)					
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	6	13	6880	15700	146000
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		7	2400	11200	15800
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)					13000
	<i>S. quadricauda</i>	6	341	33760	91900	260600
	Всего: <i>Scenedesmus</i>	6	395	42180	115000	298360
65.	<i>Schroederia sp.</i>				800	640
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>		13		480	160
67.	<i>T. incus</i>			560	640	160
68.	<i>T. minimum</i>		7	640		320
69.	<i>T. triangulare</i>			1360	200	960
	Всего: <i>Tetraedron</i>		20	2560	1320	1600
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>		27	2000	200	1280
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			100	2300	180
	Итого:	55	980	162150	166631	356716
	<u><i>Chlamydomonadales</i></u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	10	121	480	300	
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)			480	100	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	10	121	960	400	
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)		54	80	600	1760
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)		13			640

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<i>C. stenii</i>		67	80	600	2400
	Итого:	10	188	1040	1000	2400
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>			10		
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					20
78.	<i>Staurostrum sp.</i>		7	80		
	Итого:		7	90		20
	Всего:	65	1175	163280	167631	359136
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>			10		
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			1440	300	
81.	<i>Navicula sp.1</i>				40	
82.	<i>N. sp.2</i>	3	7	20		
83.	<i>N. sp.2</i>			90	80	100
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>			30		
86.	<i>N. sp.6</i>	3	13	20		
87.	<i>N. sp.8</i>				40	
	Всего: Navicula	6	20	160	160	100
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)		54	3520	1100	
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		141	15200	3400	
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)	9	87	10000	1500	
	<i>Nitzschia sp.</i>	9	285	28720	6000	
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)			40	40	
	Всего: Nitzschia	9	282	28760	6040	
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			960		
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)					
	<i>Stephanodiscus sp.</i>			960		
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)		13	90	80	
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)					
	<i>Synedra sp.</i>		13	90	80	
	Итого:	15	315	31452	5270	100
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)		181	480		

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	5 5		480		
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>					
100.	<i>M. sp.2</i>	3		80	180	160
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: <i>Mersmopedia</i>	3		80	180	160
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			80	240	160
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			80	400	640
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: <i>Phormidium</i>			80 160 240	200 600 840	1120 1760 1920
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			20	60	40
	Итого:	8	181	820	1080	2120
	<u>ВСЕГО:</u>	88	1671	109296	173981	361356

АКВАРИУМ 7

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u> <u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			320	21730	39760
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			180 500	21730	39760
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (сред. 5 кл.)			160	265	320
4.	<i>A. longissimus</i>	2		373		1760
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			1066	3021	4142
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.) <i>A. minutissimus</i>			1332 1398	3021	1680 5822

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			160	318	400
8.	<i>A. sp.</i>	3			1007	4240
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	5		3091	7702	12542
9.	<i>Chlorella sp.</i>	24	10	8102	6678	5600
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)			3038	2294	3040
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)			523	820	340
	<i>Coelastrum sp.</i>			3561	3114	3380
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)			53		
13.	<i>C. sp.</i>	1			477	2480
14.	<i>C. tetrapedia</i>			106		
	Всего: <i>Crucigenia</i>	1		159	477	2480
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			213		560
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)			47	260	280
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>			260	260	840
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	3		960	3339	5040
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)			477	583	1680
	<i>Didymocystis sp.</i>	3		1437	3922	6720
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>			901	106	
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)					
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			150	20	
23.	<i>L. tetraedrica</i>			159	20	160
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagercheimia</i>			309	40	160
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	3	20	424		
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)		30	770	610	40
	<i>lambertia Issajevii</i>	3	50	1197	610	40
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			13038	3074	
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			2915	90	
	<i>M. quandrissetum</i>			15953	3164	
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)			1060	742	1440
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)	1		742	1060	1040
	<i>N. subsolitaria</i>	1		1802	1802	2480

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)			212	795	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)			53		100
	<i>Oocystis sp.</i>			265	795	100
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)				60	180
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)			322	170	100
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	1			100	40
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)				260	
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)			160	160	
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)	1		134	10	
	<i>P. d. var. corn.</i>	2		616	760	320
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			281	330	
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)			871	1020	100
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)			47	700	360
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)				40	300
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)			74	280	240
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			281	600	420
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)			94	40	600
	<i>P. d. f. setigera</i>			1648	3010	2020
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			157	210	260
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			20	40	
	<i>P. tetras</i>			177	250	260
	Всего: <i>Pediastrum</i>	2		2441	4020	2600
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			20	100	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)		10	1643	5088	12000
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)			1113	2120	3200
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)				530	400
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)			1325	106	320
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)			63	424	400
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			2120	53	80
	<i>S. acuminatus</i>		10	6264	8321	16400
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)				106	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)			7950	7844	718400
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		10	6360	3975	3600
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)			583	1007	320
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)			424		
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)			742		
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				41	

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	3	10	2650	3264	9920
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)			1802	3389	4880
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)					
	<i>S. quadricauda</i>	3	20	20511	19520	37120
	Всего: <i>Scenedesmus</i>	3	30	26775	27947	53520
65.	<i>Schroederia sp.</i>			13	84	960
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>				293	1440
67.	<i>T. incus</i>			477	418	480
68.	<i>T. minimum</i>		10		84	320
69.	<i>T. triangulare</i>			212		
	Всего: <i>Tetraedron</i>		10	689	795	2240
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>			1219	418	960
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			13	87	480
	Итого:	42	100	63210	65428	131195
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	12	10	424		
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)	12			212	160
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	24	10	424	212	160
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)					
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)					
	<i>C. stenii</i>					
	Итого:	24	10	424	212	160
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>				9	
78.	<i>Staurastrum sp.</i>		10	7		
	Итого:		10	7	9	
	Всего:	66	120	63641	65649	131355
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>					
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			636	159	480
81.	<i>Navicula sp.1</i>					
82.	<i>N. sp.2</i>	12	6			
83.	<i>N. sp.2</i>			54	120	120

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
84.	<i>N. sp.4</i>				20	
85.	<i>N. sp.5</i>				20	100
86.	<i>N. sp.6</i>		3			
87.	<i>N. sp.8</i>			7		
	Всего: Navicula	12	9	61	160	220
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)	3	3	3551		160
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)			8639	1260	160
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)			77	1113	560
	<i>Nitzschia sp.</i>	3	3	12267	2373	880
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)			33	159	20
	Всего: Nitzschia	3	3	12300	2532	900
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			53	100	1440
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)			318	106	
	<i>Stephanodiscus sp.</i>			371	206	1440
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			40		300
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)			208	450	
	<i>Synedra sp.</i>			248	450	300
	Итого:	15	12	13616	3507	2430
	<u>Сyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	12	20	106	53	
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.)					
	<i>Anabaena sp.</i>	12	20	106	53	
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>			2650	680	560
99.	<i>M. sp.1</i>					80
	<i>Merismopedia sp.1</i>			2650	680	640
100.	<i>M. sp.2</i>			53	10	400
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.)					
	Всего: Merismopedia			53	10	400
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			106	210	20
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			53	212	240
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.)				265	80
	<i>Ph. sp. 2</i>			53	477	320
	Всего: Phormidium			159	687	340
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			7	50	
	Итого:	12	20	2975	1480	1380
	ВСЕГО:	93	152	80232	70636	135165

П5.1.3. Динамика биомасс видов фитопланктона по пяти датам для семи опытных аквариумов (мг/л)**АКВАРИУМ 1**

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			660	30080	35200
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			640	320	
	<i>Actinastrum sp.</i>			1300	30400	35200
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)			1865	2600	800
4.	<i>A. longissimus</i>			128	96	
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)	0.01		11	16	46
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)	0.1			192	208
	<i>A. minutissimus</i>	0.11		11	208	254
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			32	96	240
8.	<i>A. sp.</i>				3648	7680
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	0,11		2036	6648	8974
9.	<i>Chlorella sp.</i>	5.5	6	666	640	960
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)	20	400	28780	134400	26520
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		300	15270	78000	21300
	<i>Coelastrum sp.</i>	20	700	44050	212400	47820
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)					
13.	<i>C. sp.</i>	4			7680	6400
14.	<i>C. tetrapedia</i>	3	10			
	Всего: <i>Crucigenia</i>	7	10		7680	6400
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		40	40		320
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)			3840	3520	640
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>		40	3880	3520	960
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	0,9		208	144	216
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)				160	240
	<i>Didymocystis sp.</i>	0,9		208	304	456

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>			853	240	40
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)			43	96	
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			3378	508	1016
23.	<i>L. tetradrica</i>					
24.	<i>L. wratislaviensis</i>	2.6			2288	208
	Всего: <i>Lagercheimia</i>	2.6		3378	2796	1224
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)					
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)	55	1100	5885	2200	4400
	<i>lambertia Issajevii</i>	55	1100	5885	2200	4400
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)		3	5756	816	360
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			20146		
	<i>M. quandrisetum</i>		3	25902	816	360
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	8	40	2584	3200	4000
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)			1306	5040	3640
	<i>N. subsolitaria</i>	8	40	3890	8240	7640
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)	24			1920	1920
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)		1640			
	<i>Oocystis sp.</i>	24	1640		1920	1920
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)	22			4400	880
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)		400	4560	6400	5200
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	63			8820	7560
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)					1200
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)			5920	3200	8800
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)			25404	5840	17520
	<i>P. d. var. corn.</i>	85	400	35884	28660	41160
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			3960	15400	440
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)				17600	2800
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		630		13860	5040
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)				6000	300
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		800	11760	20800	4000
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			22484	102200	18688
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)				60	120
	<i>P. d. f. setigera</i>		1430	38204	175920	31388

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			180	1320	450
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			1180		880
	<i>P. tetras</i>			1368		1330
	Всего: <i>Pediastrum</i>	85	1830	75532	205900	73878
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			223	84	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. мелк.)	2		106	34720	17600
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		180		26400	19680
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)	10			8000	2400
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	8	40		18240	960
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		240		19200	
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			30400	40640	
	<i>S. acuminatus</i>	13	460	30506	147200	40640
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)					3520
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	40	140	13038	44160	22240
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)	8	480	42400	55680	36480
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		240		28800	16320
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)			2960	4160	
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)				6400	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				1920	
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	15		2226	4000	4800
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		160		11840	13760
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)					
	<i>S. quadricauda</i>	63	1020	60624	156960	93600
	Всего: <i>Scenedesmus</i>	76	1212	81583	240135	117760
65.	<i>Schroederia sp.</i>			134	160	342
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>			212	512	27
67.	<i>T. incus</i>			636		2880
68.	<i>T. minimum</i>			121	1152	576
69.	<i>T. triangulare</i>			2544	1024	512
	Всего: <i>Tetraedron</i>			3646	2848	4337
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>			6254	960	320
71.	<i>Trochiscia sp.</i>				1600	480
	Итого: Protococcales	285	7091	275890	793452	333129

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	90	70	530		
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.) <i>Chlamydomonas sp.</i>	90	70	530		
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	15				
75.	<i>C. stenii</i> (круп.) <i>C. stenii</i>			530	7620	
	Итого: Chlamydomonadales	105	70	1060	1060	7620
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>			77		
	Итого: Desmidiiales			77		
	Всего: Chlorophyta	389	7161	277027	801072	33312
	<u>Bacillariophyta</u>					9
79.	<i>Asterionella sp.</i>			38160		
80.	<i>Flagilaria sp.</i>					2240
81.	<i>Navicula sp.1</i>			1272		240
82.	<i>N. sp.2</i>			954	1440	200
83.	<i>N. sp.2</i>			954	120	80
84.	<i>N. sp.4</i>				120	120
85.	<i>N. sp.5</i>			318	1200	1440
86.	<i>N. sp.6</i>		470	329	6580	4700
87.	<i>N. sp.8</i> Всего: Navicula		470	1590	480	6780
				5417	9940	
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)			2597	784	224
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)	4	13	17018	2288	3744
90.	<i>N. sp.</i> (круп.) <i>Nitzschia sp.</i>	4	13	16960	2080	800
				36575	5152	4768
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.) Всего: Nitzschia	4	13	36575	5432	5568
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)	9	600	107	400	
93.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Stephanodiscus sp.</i>	84	2100	1484	1680	7280
		93	2700	1591	2080	7280
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			590	2920	1720

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
95.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Synedra sp.</i>			590	2920	2840 4560
	Итого: Bacillariophyta	97	3183	82333	20373	26428
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	50	550			1200
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	50	550			1200
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>				44800	
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>				44800	3040 3040
100.	<i>M. sp.2</i>					5120
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: Mersmopedia				1920 46720	8160
102.	<i>Phormidium sp.1</i>				2880	3840
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			636	2880	14400
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: Phormidium			53 636	477 9280	320 43200
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			156	1200	360
	Итого: Cyanophyta	50	550	792	60080	56760
	<u>ВСЕГО:</u>	536	10894	360152	881525	41631 7

АКВАРИУМ 2

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophyta</u> <u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			320	1800	72618
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			640 960	1800	72618

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)			2265	3500	2327
4.	<i>A. longissimus</i>		2,1	67	750	4788
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)	0,01	0,07	41	30	43
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)				560	399
	<i>A. minutissimus</i>	0,01	0,07	41	590	442
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			16	133	621
8.	<i>A. sp.</i>	19,2		853	6480	9895
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	19,21	2,17	3242	11453	18073
9.	<i>Chlorella sp.</i>	0,6	93,8	879	1630	931
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8-12 кл.)	60	1880	15980	132000	58520
11.	<i>C. sp.</i> (16-18 кл.)		2010	22200	21000	20400
	<i>Coelastrum sp.</i>	60	3890	38180	153000	78920
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)				1800	
13.	<i>C. sp.</i>	4		2132	32000	35112
14.	<i>C. tetrapedia</i>	4	13			
	Всего: <i>Crucigenia</i>	8	13	2132	33800	35112
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		54	1920		266
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)		104	2400	880	800
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>		158	4320	880	1066
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	1	16	672	960	399
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)		27	586	1300	1463
	<i>Didymocystis sp.</i>	1	43	1258	2260	1862
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>		7	693	200	266
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)				40	53
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>				1270	1689
23.	<i>L. tetraedrica</i>					66
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagercheimia</i>				1270	1756
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	708	804		1200	

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.) <i>lambertia Issajevii</i>	55 763	3685 4489	11000 11000	1650 2850	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			4077	540	120
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.) <i>M. quadrisetum</i>			10850 14927	540	931 1051
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	14	510	3520	3800	3586
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.) <i>N. subsolitaria</i>	14	630 1140	3520	10500 14300	5586 9172
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)	60	564	3840	3600	798
32.	<i>O. sp.</i> (круп.) <i>Oocystis sp.</i>	60	12054 12618	25420 29260	3600	798
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)	22	1188	3080	2200	1320
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)	40	2160	6000	4400	11200
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	63	819	5670	5670	11340
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)		810	2400		660
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		2160	9600	8960	5360
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.) <i>P. d. var. corn.</i>	125	7137	53030	38750	62000
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			2244	4180	3520
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)		1320	3200	9600	17600
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		819	3780	17010	15120
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)		210	2700	4200	1200
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		1040	19200	12000	20800
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)		1898	20440	5840	58400
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.) <i>P. d. f. setigera</i>		5287	180 51744	90 52920	60 116700
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			120	390	660
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.) <i>P. tetras</i>			440 560	660 1050	660
	Всего: <i>Pediastrum</i>	125	12424	105334	92720	179360
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			14	7	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. м)	2	160	3286	18800	37240
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		444	6678	48000	74214
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)		2650	2650	27000	19950
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	8	132	7420	4400	2128

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		396	11448	14100	3192
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			8000	4000	5320
	<i>S. acuminatus</i>	10	3782	39482	116600	142044
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)					
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	36	1300	19080	68000	87780
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)	8	3120	21624	84800	103200
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		804	1272	73200	84588
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		188	848		
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		528	17808	12800	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)			10176		
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)		94	1855	23000	38570
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)			3180	28800	85120
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)	12	198			
	<i>S. quadricauda</i>	56	6232	75843	290600	399258
	Всего: Scenedesmus	62	8545	96759	350560	472941
65.	<i>Schroederia sp.</i>					6650
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>				800	958
67.	<i>T. incus</i>		42	3816	4200	8778
68.	<i>T. minimum</i>	4			180	562
69.	<i>T. triangulare</i>		42	11872	13760	5533
	Всего: Tetraedron	4	84	15688	18940	15831
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>	2	26	1378	2000	266
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			320	160	800
	Итого: Protococcales	1123	40795	348428	764850	973573
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	15	342	265	1500	
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)	320	1600	5300	2000	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	335	1942	5565	3500	
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	10	300	530	500	2660
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)		740	2650		2660
	<i>C. stenii</i>	345	2982	8745	4000	5320
	Итого: Chlamydomonadales	345	2982	8745	4000	5320
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>		143	110	1100	

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Итого: Desmidiiales		143	110	1100	
	Всего: Chlorophyta	1468	45388	357284	769950	978893
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>				240	
80.	<i>Flagilaria sp.</i>		196	34132	2800	
81.	<i>Navicula sp.1</i>	60	84	1320		
82.	<i>N. sp.2</i>		26			260
83.	<i>N. sp.2</i>	2	66	300	460	240
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>			180		
86.	<i>N. sp.6</i>			1440	1880	
87.	<i>N. sp.8</i>		78	120		
	Всего: Navicula	62	252	3360	2340	500
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)		70	2857	280	279
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)	12		18879	2210	867
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)		12402	1000	1000	266
	<i>Nitzschia sp.</i>	12	12472	22736	3490	1412
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)			40	80	80
	Всего: Nitzschia	12	12472	22776	3570	1492
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			106	1100	
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)			742		
	<i>Stephanodiscus sp.</i>			848	1100	
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)		26	420	700	360
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)					1440
	<i>Synedra sp.</i>		26	420	700	1800
	Итого: Bacillariophyta	74	12948	61536	10750	3792
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	95	318		500	1330
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.)	160	800			
	<i>Anabaena sp.</i>	255	1118		500	1330
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>				140	1820
99.	<i>M. sp.1</i>				570	
	<i>Merismopedia sp.1</i>				710	1820
100.	<i>M. sp.2</i>			848	960	19200

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: Mersmopedia			848	1670	21020
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			1272	1200	
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)				2400	20796
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: Phormidium			1272	2400 3600	21320 42116 42116
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в) Итого: Cyanophyta <u>ВСЕГО:</u>	255	1118	3080	6490	64706
		1797	59453	421900	787190	104739

АКВАРИУМ 3

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u> <u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			480	15360	120
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			960 1440	1920 17280	120
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)			800	1600	
4.	<i>A. longissimus</i>			216	2064	
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)		0.07	25	48	1
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.) <i>A. minutissimus</i>	0.1 0.1	0.07	72 97	864 912	12 13
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			27	107	
8.	<i>A. sp.</i> Всего: Ankistrodesmus	0,1	0.07	864 2004	4608 9291	13
9.	<i>Chlorella sp.</i>	4.3	10.7	288	1520	100
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		260	123200	208000	19200

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.) <i>Coelastrum sp.</i>		390 650	13200 136400	27000 235000	7620 26820
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)				1620	
13.	<i>C. sp.</i>	12			15360	2580
14.	<i>C. tetrapedia</i>				160	
	Всего: <i>Crucigenia</i>	12			17140	2580
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			40	640	
16.	<i>D. sp.</i> (круп.) <i>Dictyosphaerium sp.</i>			1120 1160	12000 12640	624 624
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)			288	384	6
18.	<i>D. sp.</i> (круп.) <i>Didymocystis sp.</i>			80 368	800 1184	98 104
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>	4	13		640	
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)	0,4			768	
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			4572		
23.	<i>L. tetraedrica</i>					
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagercheimia</i>			4572		
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	36	84	2880		
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.) <i>lambertia Issajevii</i>	36	715 799	8800 11680	60500 60500	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			3600	4320	
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.) <i>M. quandrissetum</i>			13580 17180	840 5160	
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	8	40	3040		1328
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.) <i>N. subsolitaria</i>	8	116 156	3360 6400	22960 22960	956 2284
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		120	5280	9600	234
32.	<i>O. sp.</i> (круп.) <i>Oocystis sp.</i>	82	1640 1760	98400 103680	118080 127680	234
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		154	1320	5940	1760

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)	40	800	2400	12800	5600
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)			1260	11970	2520
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)			600		
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		1040	4800	10400	4800
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)		1022	2920	13140	14600
	<i>P. d. var. corn.</i>	40	3016	13300	54250	29280
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			3520	3300	1760
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)			8000	4400	6400
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)	63		6300	13230	3780
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)			2400	2700	800
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		560	14400	35200	12800
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			46720	24820	26280
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)				690	60
	<i>P. d. f. setigera</i>	63	560	81403	84340	51880
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			180	90	180
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			1320		880
	<i>P. tetras</i>			1500	90	1060
	Всего: <i>Pediastrum</i>	103	3576	96203	138680	82220
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			126	6160	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. м)	2	26	2560	960	9760
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)			4320	11520	21600
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)			4800	40000	8000
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	2		8960	12160	4480
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)			10560	17280	14400
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			9600	9600	1600
	<i>S. acuminatus</i>	4	26	40800	91520	59840
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)				10560	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	20	282	25120	88640	
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		640	33920	189400	
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		156	23040	78720	
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)	4	52	4160	1920	1920
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		320	14080	40960	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)			5760		
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)		27	800	24000	21600
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)			1600	26880	14400
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)			960		
	<i>S. quadricauda</i>	24	1477	109440	450560	37920

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Всего: Scenedesmus	28	1503	150240	552640	97760
65.	<i>Schroederia sp.</i>					5824
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>			320	384	1254
67.	<i>T. incus</i>		78	2400	5760	24192
68.	<i>T. minimum</i>					806
69.	<i>T. triangulare</i>			3072	3072	3584
	Всего: Tetraedron		78	5792	9216	29836
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>			5440	1280	
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			960	480	448
	Итого: Protococcales	277	8819	543869	1220218	248912
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	12	74	720	2080	40
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)		260	12800	9600	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	12	334	13520	11680	40
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)			400	3200	1200
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)			6400	11200	6600
	<i>C. stenii</i>			6800	14400	7800
	Итого: Chlamydomonadales	12	334	20320	26080	7840
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>				78990	
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>				330	
	Итого: Desmidiiales				79320	
	Всего: Chlorophyta	290	9144	564189	1325618	256752
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>					
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			69440	8960	560
81.	<i>Navicula sp.1</i>					
82.	<i>N. sp.2</i>			160	40	
83.	<i>N. sp.2</i>	6		480	80	360
84.	<i>N. sp.4</i>		21			
85.	<i>N. sp.5</i>				60	
86.	<i>N. sp.6</i>			1880		

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
87.	<i>N. sp.8</i> Всего: Navicula	6	21	600 3120	180	360
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)		5	13272		14
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		35	10400	7280	78
90.	<i>N. sp.</i> (круп.) <i>Nitzschia sp.</i>		26 66	23840 47512	220 7500	120 212
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.) Всего: Nitzschia		66	440 47952	40 7540	120 332
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)					220
93.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Stephanodiscus sp.</i>				2590 2590	220
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			120		240
95.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Synedra sp.</i>			160 280		80 320
	Итого: Bacillariophyta	6	87	120792	19270	1572
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	12				1050
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	12				4000 5050
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					840
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>					380 1220
100.	<i>M. sp.2</i>			2560	5120	960
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: Mersmopedia			2560	15360 20480	2180
102.	<i>Phormidium sp.1</i>				11520	
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)				3840	
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: Phormidium			6400 6400	12800 16640	
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)				120	
	Итого: Cyanophyta	12		8960	48760	7230
	<u>ВСЕГО:</u>	308	9231	950693	1419344	265774

АКВАРИУМ 4

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			80	320	7520
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			320	1600	640
	<i>Actinastrum sp.</i>			400	1920	8160
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)	3		400	3000	800
4.	<i>A. longissimus</i>			144		
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)				16	5
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)				24	
	<i>A. minutissimus</i>				40	5
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>				27	
8.	<i>A. sp.</i>				96	96
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	3		544	3163	901
9.	<i>Chlorella sp.</i>	7	7	160	40	360
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		1200	48000	224000	100800
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		1200	4800	12600	5400
	<i>Coelastrum sp.</i>		2400	52800	236600	107200
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)				2240	5760
13.	<i>C. sp.</i>					
14.	<i>C. tetrapedia</i>	1	10			
	Всего: <i>Crucigenia</i>	1	10		2240	5760
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		20	240		
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)		80		1920	2080
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>		100	240	1920	2080
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)		6	192	144	24
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)		40		160	80
	<i>Didymocystis sp.</i>		46	192	304	104
19.	<i>Franceia sp.</i>					

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
20.	<i>Colenkinia sp.</i>	10	160	240	560	560
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)			96		
22.	<i>Lagerheimia ciliata</i>				1016	1016
23.	<i>L. tetraedrica</i>			30		
24.	<i>L. wratislaviensis</i>			52		
	Всего: <i>Lagerheimia</i>			82	1016	1016
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)					
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)			18700	8800	
	<i>lambertia Issajevii</i>			18700	8800	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			2448	1872	432
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			840	2800	
	<i>M. quandrisetum</i>			3288	4672	432
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)	2	160		5440	5760
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)		140	1050	3080	4200
	<i>N. subsolitaria</i>	2	300	1050	8520	9960
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		300	1080	1440	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)	246	820	3280	13120	
	<i>Oocystis sp.</i>	246	1120	4360	14560	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		1540	9680	161920	23320
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)			1600	112000	73600
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)		1260		27720	47880
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)		300		7800	1200
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		2400	84800	28800	17600
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)		5840		75920	55480
	<i>P. d. var. corn.</i>		11340	96080	414160	219080
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)		440	23760	35200	25080
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)				16000	60000
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		1260		44100	39060
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)		30	14400	25200	5400
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		800	43200	73600	67200
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)		2920	2920	183960	122640
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)					
	<i>P. d. f. setigera</i>	30	5420	84280	378060	319380
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			120	360	540
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			880	440	1320

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<i>P. tetras</i>		880	560	1680	1860
	Всего: <i>Pediastrum</i>	30	19640	180920	793900	540320
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>	1		112	154	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. м)		140	2880	31200	31400
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		120		13920	30000
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)		100	1200	7200	50000
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)		200	10240	43200	3840
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		240	2892	57600	14724
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.) <i>S. acuminatus</i>		800	17212	186720	134764
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)			3520	1760	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)		1480	7040	120000	107000
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		3600		121600	104000
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		1800		61440	50400
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		200	3520	6400	960
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		800	1280	3840	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				1920	
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	6	140	80	5120	
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		160	2240	22080	164800
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.) <i>S. quadricauda</i>	72 78	8180	14160	342400	73800 500960
	Всего: <i>Scenedesmus</i>	78	9108	34892	445152	577258
65.	<i>Schroederia sp.</i>				480	2000
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>			64	512	128
67.	<i>T. incus</i>		60		2880	2880
68.	<i>T. minimum</i>			36	432	1296
69.	<i>T. triangulare</i> Всего: <i>Tetraedron</i>	3 3	60	100	4376	512 6816
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>		20	320	640	160
71.	<i>Trochiscia sp.</i>		160	1920	320	640
	Итого: Protococcales	380	31003	245744	1615024	1319193
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	18	170	40	240	40

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.) <i>Chlamydomonas sp.</i>		800 18	1600 970	1600 1840	40
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	145	50			900
75.	<i>C. stenii</i> (круп.) <i>C. stenii</i>	145	100 150			900
	Итого: Chlamydomonadales	163	1120	1640	1840	940
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>			52660		
77.	<i>Cosmarium sp.</i>			1640		
78.	<i>Staurastrum sp.</i>					
	Итого: Desmidiiales			54300		
	Всего: Chlorophyta	543	32123	333807	1616864	1320133
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>					
80.	<i>Flagilaria sp.</i>				14440	
81.	<i>Navicula sp.1</i>			1440		
82.	<i>N. sp.2</i>		20	120	40	
83.	<i>N. sp.2</i>		40		80	
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>	18			480	
86.	<i>N. sp.6</i>		470	6580		
87.	<i>N. sp.8</i> Всего: Navicula	18	530	8140	600	120 120
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)	4	70	1932	1624	14
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		117	4212	5824	26
90.	<i>N. sp.</i> (круп.) <i>Nitzschia sp.</i>	4	260 447	760 6904	3520 10968	80 120
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.) Всего: Nitzschia	4	447	7104	11008	120
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			160	80	20
93.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Stephanodiscus sp.</i>			160	560 640	20
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			320	200	80
95.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Synedra sp.</i>			320	320 520	480 560

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Итого: Bacillariophyta	22	977	15724	26208	820
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)					450
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>					450
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					4760
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>					4760
100.	<i>M. sp.2</i>	48				
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: <i>Mersmopedia</i>	48				4760
102.	<i>Phormidium sp.1</i>				960	
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)					480
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: <i>Phormidium</i>				960	480
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			720	1680	
	Итого: Cyanophyta	48		720	2640	5690
	<u>ВСЕГО:</u>	614	33328	350251	1645712	1326643

АКВАРИУМ 5.

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophyta</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			1166	6080	43840
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.) <i>Actinastrum sp.</i>			424	684	640
				1590	6764	44480
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)			1723	3210	5600
4.	<i>A. longissimus</i>			127	180	480
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			16	26	49

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)			265	128	320
	<i>A. minutissimus</i>			281	154	369
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			124	86	133
8.	<i>A. sp.</i>			445		1056
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>			2700	3630	7638
9.	<i>Chlorella sp.</i>	5	11	726	385	560
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)		1200	68900	65040	25600
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)		1800	25200		600
	<i>Coelastrum sp.</i>		3000	94100	65040	26200
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)			477		
13.	<i>C. sp.</i>	12		212		6720
14.	<i>C. tetrapedia</i>		20	318		
	Всего: <i>Crucigenia</i>	12	20	1007		6720
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)		40			1440
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)			1920	2560	1920
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>		40	1920	2560	3360
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	0,3	18	986	48	24
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)		40	1378		
	<i>Didymocystis sp.</i>	0,3	58	2364	48	24
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>	3	30	5081	2160	320
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)			85	192	
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			6058		4064
23.	<i>L. tetraedrica</i>				120	40
24.	<i>L. wratislaviensis</i>				208	
	Всего: <i>Lagercheimia</i>			6058	328	4104
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	36	3000		7680	
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)		8250	14850		
	<i>lambertia Issajevii</i>	36	11250	14850	7680	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)		3	5295	480	432
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			7700		
	<i>M. quandrissetum</i>		3	12995	480	432

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)		420	954	480	3360
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)		175	5565	5569	3080
	<i>N. subsolitaria</i>		595	6519	6049	6440
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		420		480	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)	82	7380	37720		
	<i>Oocystis sp.</i>	82	7800	37720	480	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		220	6160		6600
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)		1600	14400		21600
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)		1260	6930		20160
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)	30	1500		14400	600
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)		4000	24800	57600	6400
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)			50516	46720	81760
	<i>P. d. var. corn.</i>	30	8580	96806	118720	137120
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)		660	7612	21120	3520
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)		2400	31400		24120
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)		630	20034	5040	11340
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)		600	4500	2400	600
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)			20000	12800	8000
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)		2920	43800		78840
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)			30		840
	<i>P. d. f. setigera</i>		7210	127376	41360	127260
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			3600	720	360
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)		220			880
	<i>P. tetras</i>		220	3600	720	1240
	Всего: <i>Pediastrum</i>	30	16010	227782	160800	255620
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>	1		42		
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. м)		440	2332	9760	20800
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		480	14628	3840	10560
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)		500		6480	800
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)	4	200	1040		
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)		360	2400	29760	
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			23500	1880	
	<i>S. acuminatus</i>	4	1980	44000	50720	32160
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)					
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)	8	200	28832	62400	101120

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		4800	51728		104960
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)	12	840	25440	112320	28800
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		360	3180		
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		1920	11872	6400	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)					
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	12	190	53	10960	50080
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		280	3816	33600	45440
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)			1272		17280
	<i>S. quadricauda</i>	32	8590	126193	226680	347680
	Всего: Scenedesmus	36	10570	170193	277400	379840
65.	<i>Schroederia sp.</i>			1908		1440
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>		16		64	64
67.	<i>T. incus</i>					1440
68.	<i>T. minimum</i>		18	1240	288	288
69.	<i>T. triangulare</i>			480		256
	Всего: Tetraedron		34	1720	352	2048
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>		40	2332	480	640
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			5088		1120
	Итого: Protococcales	209	49461	602780	533828	762326
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	12	360	10	2400	
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.)			12720	6400	
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	12	360	12730	8800	
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)	60	300	530		1200
75.	<i>C. stenii</i> (круп.)		200	2120		8000
	<i>C. stenii</i>	60	500	2650		9200
	Итого: Chlamydomonadales	72	860	15380	8800	9200
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>					
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>					
	Итого: Desmidiiales					
	Всего: Chlorophyta	281	50321	618160	542628	771526

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>			240		
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			31164	4480	
81.	<i>Navicula sp.1</i>					
82.	<i>N. sp.2</i>	6	20	160	960	160
83.	<i>N. sp.2</i>		120	300	640	
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>			126		
86.	<i>N. sp.6</i>			1880		
87.	<i>N. sp.8</i>					
	Всего: <i>Navicula</i>	6	140	2466	1600	160
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)	6	63	1150	10752	
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		143	9853		
90.	<i>N. sp.</i> (круп.)		140	13038		
	<i>Nitzschia sp.</i>	6	346	24041	10752	
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.)					
	Всего: <i>Nitzschia</i>	6	346	24041	10752	
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			212		
93.	<i>S. sp.</i> (круп.)			742		560
	<i>Stephanodiscus sp.</i>			954		560
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)		40	180		200
95.	<i>S. sp.</i> (круп.)					320
	<i>Synedra sp.</i>		40	180		520
	Итого: Bacillariophyta	12	526	59045	16832	1240
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	30	150			
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.)					
	<i>Anabaena sp.</i>	30	150			
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					
99.	<i>M. sp.1</i>			1007		3040
	<i>Merismopedia sp.1</i>			1007		3040
100.	<i>M. sp.2</i>					2560
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.)					
	Всего: <i>Mersmopedia</i>			1007		5600
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			636		1920

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			636	3840	7680
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.)			2120	3200	12800
	<i>Ph. sp. 2</i>			2756	7040	20480
	Всего: Phormidium			3392	7040	22400
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			480		
	Итого: Цианophyta	30	150	4879	7040	28000
	<u>ВСЕГО:</u>	323	50997	682084	566500	817598

АКВАРИУМ 6

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u>					
	<u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			320	7200	14400
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			960	2000	480
	<i>Actinastrum sp.</i>			1280	9200	14880
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)			75	500	3600
4.	<i>A. longissimus</i>			336	480	3364
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			18	33	7
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)			248	500	224
	<i>A. minutissimus</i>			266	533	281
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			133	100	53
8.	<i>A. sp.</i>			2400	2736	384
	Всего: Ankistrodesmus			3885	4349	7532
9.	<i>Chlorella sp.</i>	3	15,4	1088	820	736
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8-12 кл.)		260	59200	116000	169600
11.	<i>C. sp.</i> (16-18 кл.)		390	16200	1800	11400
	<i>Coelastrum sp.</i>		650	75400	134000	181000
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)					
13.	<i>C. sp.</i>	8			27200	2560
14.	<i>C. tetrapedia</i>					

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Всего: <i>Crucigenia</i>	8			27200	2560
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			240		
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)				1920	2080
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>			240	1920	2080
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)		2	432	450	144
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)		27	480	600	320
	<i>Didymocystis sp.</i>		29	912	1050	434
19.	<i>Franceia sp.</i>					
20.	<i>Colenkinia sp.</i>			800		480
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)	0,4		384		
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			4064	7811	
23.	<i>L. tetraedrica</i>					
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagercheimia</i>			4064	7811	
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	72	324			
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)		1485	6050	3300	
	<i>lambertia Issajevii</i>	72	1809	6050	3300	
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			8640	420	336
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			8400		
	<i>M. quandrissetum</i>			17040	420	336
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)		108	1600		4160
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)	14	140	4200	7700	1680
	<i>N. subsolitaria</i>	14	248	5800	7700	5840
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)		198	11040	6300	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)		3280			
	<i>Oocystis sp.</i>		3478	11040	6300	
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)		154		26400	36520
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)			33200	25600	68800
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)		63	7560	46620	40320
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)					4800
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)			18400	51200	3280
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)	146		46720	73000	35040
	<i>P. d. var. corn.</i>	209	154	105880	222820	188760

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)		286	17600	17600	10560
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)			32000	32000	24800
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)			22050	91980	75600
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)			1500	4800	
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)		1040	3760	20800	20800
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			30660	46720	
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)		21			2820
	<i>P. d. f. setigera</i>		1347	107570	213900	134580
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			300	480	2100
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			1540	1320	3960
	<i>P. tetras</i>			1840	1800	6060
	Всего: Pediastrum	209	1347	215290	438520	329400
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>				56	112
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. м)		54	5600	19200	46400
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)		120	17760	33600	60000
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)			10400	18000	20000
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)		28	2880	11200	
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)			960	38400	24960
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			16400		9600
	<i>S. acuminatus</i>		202	54000	120400	160960
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)				2200	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)		282	24640	96000	137600
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		1128	54400	94400	115200
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)		156	40320	52800	31200
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)		52	2560	800	
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)		208	21760	9600	
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)					
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	6	13	6880	15700	146000
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)		28	9600	44800	63200
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)					78000
	<i>S. quadricauda</i>	6	1867	157850	314100	571200
	Всего: Scenedesmus	6	2069	211850	436700	732160
65.	<i>Schroederia sp.</i>				1600	1280
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>		10		384	128
67.	<i>T. incus</i>			3360	3840	960
68.	<i>T. minimum</i>		12	1152		576

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
69.	<i>T. triangulare</i> Всего: <i>Tetraedron</i>			4352 8864	640 4864	3072 4736
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>		54	4000	400	2560
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			800	18400	1440
	Итого: Protococcales	313	9876	554384	1104610	1287596
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	10	121	480	300	
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.) <i>Chlamydomonas sp.</i>	10	121	9600 10080	2000 2300	
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)		270	400	3000	8800
75.	<i>C. stenii</i> (круп.) <i>C. stenii</i>		130 400			6400 15200
	Итого: Chlamydomonadales	10	521	10480	5380	15200
	<u>Desmidiiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>			26330		
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					820
78.	<i>Staurastrum sp.</i>		77	880		
	Итого: Desmidiiales		77	27210		820
	Всего: Chlorophyta	323	10474	592074	1109990	1303616
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>			240		
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			40320	8400	
81.	<i>Navicula sp.1</i>				480	
82.	<i>N. sp.2</i>	6	14	40		
83.	<i>N. sp.2</i>			180	160	200
84.	<i>N. sp.4</i>					
85.	<i>N. sp.5</i>			180		
86.	<i>N. sp.6</i>	141	611	940		
87.	<i>N. sp.8</i> Всего: <i>Navicula</i>	147	625	1340	880	200
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)		38	2464	770	
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)		183	19760	4420	
90.	<i>N. sp.</i> (круп.) <i>Nitzschia sp.</i>	18 18	174 395	20000 42224	3000 8190	

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.) Всего: <i>Nitzschia</i>	18	395	80 42304	80 8270	
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			960		
93.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Stephanodiscus sp.</i>			960		
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)		26	180	160	
95.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Synedra sp.</i>		26	180	160	
	Итого: Bacillariophyta	165	1046	85344	17710	200
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)		453	1200		
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	200 200	453	1200		
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>					
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>					
100.	<i>M. sp.2</i>	48		1280		2560
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: <i>Mersmopedia</i>	48		1280		2560
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			960	2880	1920
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			960	4800	7680
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i>			3200 4160	8000 12800	44800 52480
	Всего: <i>Phormidium</i>			5120	15680	54400
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			240	720	480
	Итого: Cyanophyta	248	453	7840	16400	57440
	<u>ВСЕГО:</u>	736	11973	685258	1144100	1361256

АКВАРИУМ 7

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<u>Chlorophita</u> <u>Protococcales</u>					
1.	<i>Actinastrum sp.</i> (4 кл.)			640	43460	79520
2.	<i>A. sp.</i> (8 кл.)			720		
	<i>Actinastrum sp.</i>			1360	43460	79520
3.	<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (5 кл. сред.)			400	663	800
4.	<i>A. longissimus</i>	0,6		112		528
5.	<i>A. minutissimus</i> (мелк.)			11	30	41
6.	<i>A. minutissimus</i> (круп.)			133		168
	<i>A. minutissimus</i>			144	30	209
7.	<i>A. pseudomirabilis</i>			53	106	133
8.	<i>A. sp.</i>	4			1208	5088
	Всего: <i>Ankistrodesmus</i>	4		709	2007	6758
9.	<i>Chlorella sp.</i>	2	1	810	668	560
10.	<i>Coelastrum sp.</i> (8–12 кл.)			60760	45880	60800
11.	<i>C. sp.</i> (16–18 кл.)			15690	24600	10200
	<i>Coelastrum sp.</i>			76450	70480	71000
12.	<i>Crucigenia irregularis</i> (16 кл.)			477		
13.	<i>C. sp.</i>	4			1908	9920
14.	<i>C. tetrapedia</i>			106		
	Всего: <i>Crucigenia</i>	4		583	1908	9920
15.	<i>Dictyosphaerium sp.</i> (4 кл. мелк.)			426		1120
16.	<i>D. sp.</i> (круп.)			376	2080	2240
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>			802	2080	3360
17.	<i>Didymocystis sp.</i> (мелк.)	1		288	1002	1512
18.	<i>D. sp.</i> (круп.)			477	583	1680
	<i>Didymocystis sp.</i>	1		765	1585	3192
19.	<i>Franceia sp.</i>					

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
20.	<i>Colenkinia sp.</i>			901	106	
21.	<i>Kirchneriella sp.</i> (мелк.)					
22.	<i>Lagercheimia ciliata</i>			2019	254	
23.	<i>L. tetraedrica</i>			80	10	80
24.	<i>L. wratislaviensis</i>					
	Всего: <i>Lagercheimia</i>			2099	264	80
25.	<i>Lambertia Issajevii</i> (сред.)	36	240	5088		
26.	<i>L. issajevii</i> (круп.)		1650	42350	33550	2200
	<i>lambertia Issajevii</i>	36	1890	47438	33550	2200
27.	<i>Micractinium quadrisetum</i> (4 кл.)			3911	922	
28.	<i>M. quadrisetum</i> (16 кл.)			20405	630	
	<i>M. quadrisetum</i>			24316	1552	
29.	<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (мелк.)			2120	1484	2880
30.	<i>N. subsolitaria</i> (круп.)	4		2597	3710	3640
	<i>N. subsolitaria</i>	4		4717	5194	6520
31.	<i>Oocystis sp.</i> (мелк.)			1272	4770	
32.	<i>O. sp.</i> (круп.)			4346		8200
	<i>Oocystis sp.</i>			5618	4770	8200
33.	<i>Pediastrum duplex var. coruutrem</i> (15 кл. мелк.)				1320	3960
34.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. сред.)			12880	6800	4000
35.	<i>P. d. var. corn.</i> (15 кл. круп.)	63			6300	2520
36.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. мелк.)				7800	
37.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. сред.)			12800	12800	
38.	<i>P. d. var. corn.</i> (30 кл. круп.)	146		19564	1460	
	<i>P. d. var. corn.</i>	209		45244	35160	10480
39.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. мелк.)			6182	7260	
40.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. сред.)			34840	40800	4000
41.	<i>P. d. f. setigera</i> (15 кл. круп.)			2961	44100	22680
42.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. мелк.)				1300	9000
43.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. сред.)			5920	22400	19200
44.	<i>P. d. f. setigera</i> (30 кл. круп.)			41026	87600	61320
45.	<i>P. d. f. setigera</i> (8 кл.)			282	120	1800
	<i>P. d. f. setigera</i>			91213	203480	118000
46.	<i>P. tetras</i> (8 кл.)			471	630	780
47.	<i>P. tetras</i> (15 кл.)			440	880	

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	<i>P. tetras</i>			911	1510	780
	Всего: Pediastrum	209		137368	240150	129260
48.	<i>Polyedriopsis spinulosa</i>			14	70	
49.	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (4 кл. м)		20	3286	10176	24000
50.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. сред.)			5678	12720	19200
51.	<i>S. acuminatus</i> (4 кл. круп.)				5300	4000
52.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. мелк.)			5300	424	1280
53.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. сред.)			756	5088	2800
54.	<i>S. acuminatus</i> (8 кл. круп.)			42400	1060	1600
	<i>S. acuminatus</i>		20	58420	34771	52880
55.	<i>S. arcuatus</i> (8 кл.)				2332	
56.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. мелк.)			15900	15688	36800
57.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. сред.)		80	50880	31800	28800
58.	<i>S. quadricauda</i> (4 кл. круп.)			6996	12084	3840
59.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. мелк.)			1696		
60.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. сред.)			11872		
61.	<i>S. quadricauda</i> (8 кл. круп.)				984	
62.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. мелк.)	3	10	2650	3269	9920
63.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. сред.)			7208	13556	19520
64.	<i>S. quadricauda</i> (2 кл. круп.)					
	<i>S. quadricauda</i>		90	90206	77381	98880
	Всего: Scenedesmus	3	102	126891	99811	127456
65.	<i>Schroederia sp.</i>			26	168	1920
66.	<i>Tetraedron caudatum</i>				234	1152
67.	<i>T. incus</i>			2862	2508	2880
68.	<i>T. minimum</i>		18		151	576
69.	<i>T. triangulare</i>			678		
	Всего: Tetraedron		18	3540	2893	4608
70.	<i>Tetrastrum sp.</i>			2438	836	1920
71.	<i>Trochiscia sp.</i>			104	696	3840
	Итого: Protococcales	263	2019	465678	528238	484618
	<u>Chlamydomonadales</u>					
72.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (мелк.)	12	10	424		

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
73.	<i>Chlamydomonas sp.</i> (круп.) <i>Chlamydomonas sp.</i>	240 252			4240 4240	3200 3200
74.	<i>C. stenii</i> (мелк.)					
75.	<i>C. stenii</i> (круп.) <i>C. stenii</i>					
	Итого: Chlamydomonadales	252	10	424	4240	3200
	<u>Desmidiales</u>					
76.	<i>Closterium sp.</i>				369	
77.	<i>Cosmarium sp.</i>					
78.	<i>Staurastrum sp.</i>		110	77		
	Итого: Desmidiales		110	77	369	
	Всего: Chlorophyta	515	2119	466179	532874	487818
	<u>Bacillariophyta</u>					
79.	<i>Asterionella sp.</i>					
80.	<i>Flagilaria sp.</i>			17808	4452	13440
81.	<i>Navicula sp.1</i>					
82.	<i>N. sp.2</i>	24	12			
83.	<i>N. sp.2</i>			108	240	240
84.	<i>N. sp.4</i>				60	
85.	<i>N. sp.5</i>				120	600
86.	<i>N. sp.6</i>		141			
87.	<i>N. sp.8</i> Всего: Navicula	24	153	42 150	420	840
88.	<i>Nitzschia sp.</i> (мелк.)	2	2	2486		112
89.	<i>N. sp.</i> (сред.)			1231	1638	208
90.	<i>N. sp.</i> (круп.) <i>Nitzschia sp.</i>	2	2	154 13871	2226 3864	1120 1440
91.	<i>N. paradoxa</i> (мелк.) Всего: Nitzschia	2	2	66 13937	318 4182	40 1480
92.	<i>Stephanodiscus sp.</i> (мелк.)			53	100	1440
93.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Stephanodiscus sp.</i>			2226 2279	742 842	1440
94.	<i>Synedra sp.</i> (сред.)			80		600
95.	<i>S. sp.</i> (круп.) <i>Synedra sp.</i>			832 912	1800 1800	600

№	Таксоны	Сутки опыта				
		0	3	6	10	14
	Итого: Bacillariophyta	26	155	35085	11696	17800
	<u>Cyanophyta</u>					
96.	<i>Anabaena sp.</i> (5 кл.)	30	50	265	133	
97.	<i>A. sp.</i> (20 кл.) <i>Anabaena sp.</i>	30	50	265	133	
98.	<i>Merismopedia sp.1</i>			37100	9520	7840
99.	<i>M. sp.1</i> <i>Merismopedia sp.1</i>			37100	9520	1520 9360
100.	<i>M. sp.2</i>			848	160	6400
101.	<i>M. sp.2</i> (32 кл.) Всего: <i>Merismopedia</i>			37948	9680	15760
102.	<i>Phormidium sp.1</i>			1272	2520	240
103.	<i>Ph. sp. 2</i> (6 кл.)			636	2544	2880
104.	<i>Ph. sp. 2</i> (20 кл.) <i>Ph. sp. 2</i> Всего: <i>Phormidium</i>			636 1908	10600 15664	3200 6080 6320
105.	<i>Spirulina sp.</i> (6 в)			84	600	
	Итого: Cyanophyta	30	50	40205	26077	22080
	<u>ВСЕГО:</u>	571	2344	541469	570620	527698

П5.1.4. Динамика биогенных элементов в семи опытных аквариумах (мг/л)

№ аквариума	Аммонийный азот									Нитратный азот									Фосфатный фосфор			
	Сутки опыта									Сутки опыта									Сутки опыта			
	0	2	4	6	8	11	14	0	2	4	6	8	0	2	4	0	2	4				
1.	2,65	3,45	1	0,4	0,5	0,7	0,4	1,5	0,75	0,7	0,125	0	0,28	0	0	0,28	0	0				
2.	2,75	3,15	0,9	0,5	0,5	0,8	0,25	1,5	0,5	0,6	0	0	0,32	0	0	0,32	0	0				
3.	2,7	3,4	0,9	0,5	0,4	0,9	0	2,5	2	1	0,25	0	0,7	0	0	0,7	0	0				
4.	3,25	4,1	1,5	0,4	0,3	1,25	0,3	2,5	2	1	0,5	0	0,37	0	0	0,37	0	0				
5.	3,25	3,9	1,1	0,3	0,2	0,95	0,35	2,5	2	1	0,5	0	0,45	0	0	0,45	0	0				
6.	3,25	3,9	1,1	0,5	0,4	0,75	0,01	2,5	2	0,7	0,5	0,125	1,2	0	0	1,2	0	0				
7.	0,7	1,6	0,4	0,4	0,4	0,7	0,7	0,125	0,125	0	0	0	0,2	0	0	0,2	0	0				

П5.2. Первичные данные по изучению влияния различных отношений п/р на фитопланктонное сообщество при пяти уровнях воздействующих факторов

П5.2.1. Динамика численности видов фитопланктона (экз/мл) по четырем датам для пяти опытных аквариумов

АКВАРИУМ 1.

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые Протококковые				
1.	<i>Chlorella sp.</i>	9600	13000	12160	10495
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i> (K)	2800	24000	5920	895
3.	<i>A. minutissimus</i> (K)	2800	9000	5600	130
4.	<i>A. angustus</i> (Bern)	1200	7000	3360	130
5.	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Breb.) Turp.	9000	12400	35520	15870
6.	<i>S. acuminatus</i> (L) <i>chod.</i>	2400	1600	2880	3585
7.	<i>S. apiculatus</i> (Turp.) Kutz	800	1600		
8.	<i>S. bijugatus</i> W. et W. <i>chod</i>	4000	6200	6880	4990
9.	<i>S. hystrix</i> Lagerch	800	2000		
10.	<i>Shroederia spiralis</i> (Printz) Korschik	800	400	1120	385
11.	<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg	800	1200	160	130
12.	<i>T. minimum</i> (A. br.) Hansg	200	200	160	265
13.	<i>T. incus</i> (Teil) G. m. smith	800	800	480	255
14.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	2400	2400	640	
15.	<i>Kirchneriella irregularis</i> (smith) Korshik	4000	6000	2240	
16.	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W. west, G. west	4000	1200	2560	2050
17.	<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	3200	9400		

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
18.	<i>C. rectangularis</i> A. br. gay		3200	3520	3070
19.	<i>Didymocystis planctonica</i> Korschik	2400	8000	3520	6910
20.	<i>Coelastrum microporum</i> Nag	4800	42800	6080	5120
21.	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen			2720	6530
22.	<i>P. tetrapodum</i> Mor-Wod.				
23.	<i>Nephrochlamis Willeana</i> (Printz) Korshik	400	400	640	935
24.	<i>Lagerchemia genevensis chod</i>				
25.	<i>L. octacantha</i> Lemm	200			
26.	<i>Micractinium</i> sp.	70			
27.	<i>Oocystis</i> sp.	5400	1600		
28.	<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern	400			
29.	<i>Trochiscea granulata</i> (Reinsch) Hansg	2000	400	160	510
	<u>Десмидиевые</u>				
30.	<i>Staurastrum</i> sp.	600	600		
	<u>Диатомовые</u>				
31.	<i>Stephanodiscus</i> sp.	4800	600	640	255
32.	<i>Nitzschia</i> sp.	4200	2800	640	1280
33.	<i>Melosira</i> sp.	4600			
	<u>Сине-зеленые</u>				
34.	<i>Microcystis</i> sp.	4600	3800	1152	1664
35.	<i>Anabaena</i> sp.	4000	2600	2400	2305
36.	<i>Phormidium</i> sp.	1800			
	<u>Эвгленовые</u>				
37.	<i>Euglena platidisma</i> (skyia)	200	400	460	
38.	<i>Phacus abruptus</i> Korsch.	200	400	160	255
39.	<i>Ph. pleuronectes</i> (Ehr.) Dui				
40.	<i>Trachelomonas</i> sp.	1200	1000	480	
41.	<i>Euglena caudata</i> Hubner	200	200		
	<u>Пиррофитовые</u>				
42.	<i>Gymnodinium</i> sp.		400	160	130
43.	<i>Cryptomonas</i> sp.				255

АКВАРИУМ 2

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые Протококковые				
1.	<i>Chlorella sp.</i>	9600	11600	6910	5120
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis (K)</i>	2800	6400	1295	255
3.	<i>A. minutissimus (K)</i>	2800	2800	650	130
4.	<i>A. angustus (Bern)</i>	1200	3400	430	130
5.	<i>Scenedesmus quadricauda (Breb.) Turp.</i>	9000	13200	38460	29825
6.	<i>S. acuminatus (L) chod.</i>	2400	3400	9070	1790
7.	<i>S. apiculatus (Turp) Kutz</i>	800	800	865	
8.	<i>S. bijugatus W. et W. chod</i>	4000	14200	2590	2690
9.	<i>S. hystrix Lagerch</i>	800			
10.	<i>Shroederia spiralis (Printz) Korschik</i>	800	1200	215	255
11.	<i>Tetraedron caudatum (Corda) Hansg</i>	800	200	215	
12.	<i>T. minimum (A. br.) Hansg</i>	200	800		
13.	<i>T. incus (Teil) G. m. smith</i>	800	600	650	255
14.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	2400	1400		
15.	<i>Kirchneriella irregularis (smith) Korshik</i>	4000	2000	430	
16.	<i>Crucigenia tetrapedia (Kirchn.) W. west, G. west</i>	4000	3200	2160	770
17.	<i>Crucigenia quadrata Morren</i>	3200	3200		
18.	<i>C. rectangularis A. br. gay</i>		3200	2810	
19.	<i>Didymocystis planctonica Korschik</i>	2400	12000	4320	2050
20.	<i>Coelastrum microporum Nag</i>	4800	5000	8640	
21.	<i>Pediastrum duplex Meyen</i>				
22.	<i>P. tetrapodum Mor-Wod.</i>		1600		2050

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
23.	<i>Nephrochlamis Willeana</i> (Printz) Korshik	400	600	215	
24.	<i>Lagerchemia genevensis chod</i>		200		
25.	<i>L. octacantha Lemm</i>	200	200		
26.	<i>Micractinium sp.</i>	70	1600		
27.	<i>Oocystis sp.</i>	5400	4400		
28.	<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern	400	545		
29.	<i>Trochiscea granulata</i> (Reinsch) Hansg	2000	600	865	510
<u>Десмидиевые</u>					
30.	<i>Staurastrum sp.</i>	600	800		
<u>Диатомовые</u>					
31.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	4800	6800		
32.	<i>Nitzschia sp.</i>	4200	4000	865	770
33.	<i>Melosira sp.</i>	4600	600		
<u>Сине-зеленые</u>					
34.	<i>Microcystis sp.</i>	4600	2120	5185	770
35.	<i>Anabaena sp.</i>	4000		2810	510
36.	<i>Phormidium sp.</i>	1800	8000	2160	
<u>Эвгленовые</u>					
37.	<i>Euglena platidesma (skyia)</i>	200	400	430	255
38.	<i>Phacus abruptus Korsch.</i>	200		430	130
39.	<i>Ph. pleuronectes (Ehr.) Dui</i>			270	
40.	<i>Trachelomonas sp.</i>	1200	3800	215	385
41.	<i>Euglena caudata Hubner</i>	200	200		
<u>Пиррофитовые</u>					
42.	<i>Gymnodinium sp.</i>				
43.	<i>Cryptomonas sp.</i>				

АКВАРИУМ 3

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые Протококковые				
1.	<i>Chlorella sp.</i>	9600	17920	30000	16320
2.	<i>Ankistrodesmus</i> <i>pseudomirabilis (K)</i>	2800	13330	8400	1495

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
3.	<i>A. minutissimus</i> (K)	2800	3810	3800	2175
4.	<i>A. angustus</i> (Bern)	1200	11970	3600	545
5.	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Breb.) Turp.	9000	26385	27400	13055
6.	<i>S. acuminatus</i> (L) chod.	2400	11870	30000	5850
7.	<i>S. apiculatus</i> (Turp) Kutz	800	2175	1400	2585
8.	<i>S. bijugatus</i> W. et W. chod	4000	3810	6400	2990
9.	<i>S. hystrix</i> Lagerch	800		2000	
10.	<i>Shroederia spiralis</i> (Printz) Korschik	800	1905	3400	545
11.	<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg	800	815	1200	950
12.	<i>T. minimum</i> (A. br.) Hansg	200	815	2000	545
13.	<i>T. incus</i> (Teil) G. m. smith	800	2450	2000	1360
14.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	2400	5440	6400	2310
15.	<i>Kirchneriella irregularis</i> (smith) Korshik	4000	2175	380	270
16.	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W. west, G. west	4000	10880	10200	1095
17.	<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	3200			1630
18.	<i>C. rectangularis</i> A. br. gay		3265		1630
19.	<i>Didymocystis planctonica</i> Korschik	2400	14145	14800	2720
20.	<i>Coelastrum microporum</i> Nag	4800	31825	8200	2175
21.	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen		16000		
22.	<i>P. tetrapodum</i> Mor-Wod.			9600	12800
23.	<i>Nephrochlamis Willeana</i> (Printz) Korshik	400	1360	5000	1225
24.	<i>Lagerchemia genevensis</i> chod		270	200	
25.	<i>L. octacantha</i> Lemm	200		14400	
26.	<i>Micractinium</i> sp.	70			
27.	<i>Oocystis</i> sp.	5400		800	135
28.	<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern	400			

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
29.	<i>Trochiscea granulata</i> (Reinsch) Hansg	2000	815	1200	815
	<u>Десмидиевые</u>				
30.	<i>Staurastrum</i> sp.	600	815	1400	950
	<u>Диатомовые</u>				
31.	<i>Stephanodiscus</i> sp.	4800	1905	1000	3810
32.	<i>Nitzschia</i> sp.	4200	7070	36000	39440
33.	<i>Melosira</i> sp.	4600			
	<u>Сине-зеленые</u>				
34.	<i>Microcystis</i> sp.	4600	8160	11800	10470
35.	<i>Anabaena</i> sp.	4000	10400	3375	950
36.	<i>Phormidium</i> sp.	1800			
	<u>Эвгленовые</u>				
37.	<i>Euglena platidesma</i> (skyia)	200			
38.	<i>Phacus abruptus</i> Korsch.	200	600	410	
39.	<i>Ph. pleuronectes</i> (Ehr.) Dui				
40.	<i>Trachelomonas</i> sp.	1200	510	400	1090
41.	<i>Euglena caudata</i> Hubner	200	270		
	<u>Пиррофитовые</u>				
42.	<i>Gymnodinium</i> sp.		270		410
43.	<i>Cryptomonas</i> sp.		815		135

АКВАРИУМ 4

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые				
	Протококковые				
1.	<i>Chlorella</i> sp.	9600	12670	18575	5440
2.	<i>Ankistrodesmus</i> <i>pseudomirabilis</i> (K)	2800	7870	7775	1360
3.	<i>A. minutissimus</i> (K)	2800	5570	865	545
4.	<i>A. angustus</i> (Bern)	1200	2305	1510	545
5.	<i>Scenedesmus</i> <i>quadricauda</i> (Breb.) Turp.	9000	26110	135430	429760
6.	<i>S. acuminatus</i> (L) chod.	2400	8255	10100	7345

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
7.	<i>S. apiculatus</i> (Turp.) Kutz	800	5375	4320	3265
8.	<i>S. bijugatus</i> W. et W. chod	4000	11135	16630	6255
9.	<i>S. hystrix</i> Lagerch	800		770	3025
10.	<i>Shroederia spiralis</i> (Printz) Korschik	800	575	1295	565
11.	<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg	800	575	1310	950
12.	<i>T. minimum</i> (A. br.) Hansg	200	190	215	135
13.	<i>T. incus</i> (Teil) G. m. smith	800	575		270
14.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	2400	3840	865	545
15.	<i>Kirchneriella irregularis</i> (smith) Korshik	4000	1150	430	
16.	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W. west, G. west	4000	7870	1525	270
17.	<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	3200		20735	3265
18.	<i>C. rectangularis</i> A. br. gay		3070	37150	5440
19.	<i>Didymocystis planctonica</i> Korschik	2400	3455	10370	8160
20.	<i>Coelastrum microporum</i> Nag	4800	1920	3455	2450
21.	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen		3670	1390	
22.	<i>P. tetrapodum</i> Mor-Wod.		7680		2175
23.	<i>Nephrochlamis Willeana</i> (Printz) Korshik	400	770	1295	1090
24.	<i>Lagerchemia genevensis chod</i>				
25.	<i>L. octacantha</i> Lemm	200			
26.	<i>Micractinium</i> sp.	70			
27.	<i>Oocystis</i> sp.	5400			
28.	<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern	400			
29.	<i>Trochiscea granulata</i> (Reinsch) Hansg	2000	770	1510	1090
30.	<u>Десмидиевые</u> <i>Staurastrum</i> sp.	600	1600	1600	3200

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	<u>Диатомовые</u>				
31.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	4800	770	1295	3810
32.	<i>Nitzschia sp.</i>	4200	4225	32185	27745
33.	<i>Melosira sp.</i>	4600			
	<u>Сине-зеленые</u>				
34.	<i>Microcystis sp.</i>	4600	9600	10150	3535
35.	<i>Anabaena sp.</i>	4000	5600	2810	5170
36.	<i>Phormidium sp.</i>	1800	1600		
	<u>Эвгленовые</u>				
37.	<i>Euglena platidesma (skyia)</i>	200	215	570	
38.	<i>Phacus abruptus Korsch.</i>	200	385	430	570
39.	<i>Ph. pleuronectes (Ehr.) Dui</i>				
40.	<i>Trachelomonas sp.</i>	1200	770	1295	815
41.	<i>Euglena caudata Hubner</i>	200	190		135
	<u>Пиррофитовые</u>				
42.	<i>Gymnodinium sp.</i>		215	270	
43.	<i>Cryptomonas sp.</i>				

АКВАРИУМ 5

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые				
	Протококковые				
1.	<i>Chlorella sp.</i>	9600	14800	17630	7345
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis (K)</i>	2800	9800	1670	1090
3.	<i>A. minutissimus (K)</i>	2800	4000	6690	7025
4.	<i>A. angustus (Bern)</i>	1200	7200	455	410
5.	<i>Scenedesmus quadricauda (Breb.) Turp.</i>	9000	30400	17860	15775
6.	<i>S. acuminatus (L) chod.</i>	2400	2800	610	
7.	<i>S. apiculatus (Turp) Kutz</i>	800	1600	1520	
8.	<i>S. bijugatus W. et W. chod</i>	4000	6800	1825	3535
9.	<i>S. hystrix Lagerch</i>	800			
10.	<i>Shroederia spiralis (Printz) Korschik</i>	800	2000	305	

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
11.	<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg	800	1400	455	1090
12.	<i>T. minimum</i> (A. br.) Hansg	200	200	1065	1090
13.	<i>T. incus</i> (Teil) G. m. smith	800	1450	1065	1360
14.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	2400	1600	1215	545
15.	<i>Kirchneriella irregularis</i> (smith) Korshik	4000	1200	255	
16.	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W. west, G. west	4000	20800	1670	135
17.	<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	3200			2175
18.	<i>C. rectangularis</i> A. br. gay		3200		2175
19.	<i>Didymocystis planctonica</i> Korschik	2400	11600	5170	1905
20.	<i>Coelastrum microporum</i> Nag	4800	4810	10715	9250
21.	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen			27200	
22.	<i>P. tetrapodum</i> Mor-Wod.		1600		
23.	<i>Nephrochlamis Willeana</i> (Printz) Korshik	400	600	1370	270
24.	<i>Lagerchemia genevensis chod</i>		200		
25.	<i>L. octacantha</i> Lemm	200	8000		
26.	<i>Micractinium</i> sp.	70			
27.	<i>Oocystis</i> sp.	5400			
28.	<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern	400			
29.	<i>Trochiscea granulata</i> (Reinsch) Hansg	2000		305	135
<u>Десмидиевые</u>					
30.	<i>Staurastrum</i> sp.	600	5600	305	410
<u>Диатомовые</u>					
31.	<i>Stephanodiscus</i> sp.	4800	2000	910	545
32.	<i>Nitzschia</i> sp.	4200	4400	3190	43110
33.	<i>Melosira</i> sp.	4600			
<u>Сине-зеленые</u>					
34.	<i>Microcystis</i> sp.	4600	10400	12160	11425

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
35.	<i>Anabaena sp.</i>	4000		5320	545
36.	<i>Phormidium sp.</i>	1800			
	<u>Эвгленовые</u>				
37.	<i>Euglena platidesma (skyia)</i>	200		305	
38.	<i>Phacus abruptus Korsch.</i>	200	400	305	270
39.	<i>Ph. pleuronectes (Ehr) Dui</i>				
40.	<i>Trachelomonas sp.</i>	1200	2200	1215	815
41.	<i>Euglena caudata Hubner</i>	200	200		
	<u>Пиррофитовые</u>				
42.	<i>Gymnodinium sp.</i>		400		135
43.	<i>Cryptomonas sp.</i>				

П5.2.2. Динамика биомасс видов фитопланктона по четырем датам для пяти опытных аквариумов (мг/л)

АКВАРИУМ 1

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые				
1.	<i>Chlorella vulgar.</i>	0,2	0,3	0,3	0,25
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	0,03	0,3	0,1	0,01
3.	<i>A. minutissimus</i>	0,04	0,1	0,1	0,002
4.	<i>A. angustus</i>	0,02	0,1	0,05	0,002
5.	<i>Scenedesmus apiculatus</i>	0,1	0,2		
6.	<i>S. acuminatus</i>	0,1	0,1	0,2	0,2
7.	<i>S. bijugatus</i>	0,6	0,8	1,05	0,7
8.	<i>S. quadricauda</i>	2,3	3,2	9,3	4,1
9.	<i>Shroederia spiralis</i>	0,07	0,03	0,1	0,03
10.	<i>Tetraedron caudatum</i>	0,1	0,1	0,02	0,02
11.	<i>T. minimum</i>	0,03	0,03	0,03	0,04
12.	<i>T. incus</i>	0,05	0,05	0,03	0,02

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
13.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	0,1	0,1	0,04	
14.	<i>Kirchneriella irregularis</i>	0,3	0,5	0,2	
15.	<i>Crucigenia sp.</i>	0,3	0,5	0,4	3
16.	<i>Didymocystis planctonica</i>	0,9	3,1	1,3	2,6
17.	<i>Coelastrum microporum</i>	0,3	2,8	0,4	0,3
18.	<i>Pediastrum duplex</i>	0,1	0,1	0,1	0,1
19.	<i>Nephrochlamis Willeana</i>	0,02	0,02	0,03	0,04
20.	<i>Lagerchemia genevensis</i>				
21.	<i>L. octacantha</i>	0,003			
22.	<i>Treubaria triappendiculata</i>	0,02			
23.	<i>Trochiscea granulata</i>	0,6	0,1	0,04	0,1
	<u>Итого:</u>	6,8	12,1	13,8	11,7
	<u>Десмидиевые</u>				
24.	<i>Staurastrum sp.</i>	0,8	0,8	0,6	0,05
	<u>Всего:</u>	7,4	13,6	14,4	12,2
	-				
	<u>Сине-зеленые</u>				
25.	<i>Microcystis sp.</i>	0,3	1,2		0,5
26.	<i>Anabaena sp.</i>	0,04	0,1	0,1	0,1
27.	<i>Phormidium sp.</i>	0,01			
	<u>Итого:</u>	0,35	0,04		0,06
	<u>Диатомовые</u>				
28.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	2,1	0,2	0,3	0,1
29.	<i>Nitzschia sp.</i>	0,2	0,1	0,04	0,1
30.	<i>Melosira sp.</i>	1,4			
	<u>Итого:</u>	3,7	0,3	0,34	0,2
	<u>Эвгленовые</u>				
31.	<i>Euglena sp.</i>	0,1	0,1	0,4	

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
32.	<i>Trachelomonas sp.</i>	0,5	0,4	0,2	
	<u>Итого:</u>	0,5	0,5	0,6	
	Всего:	12,4	15,1	15,8	13,1

АКВАРИУМ 2

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые				
1.	<i>Chlorella vulgar.</i>	0,2	0,25	0,15	0,1
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	0,03	0,1	0,01	0,003
3.	<i>A. minutissimus</i>	0,04	0,04	0,01	0,002
4.	<i>A. angustus</i>	0,02	0,05	0,01	0,002
5.	<i>Scenedesmus apiculatus</i>	0,1	0,1	0,1	
6.	<i>S. acuminatus</i>	0,1	0,2	0,6	0,1
7.	<i>S. bijugatus</i>	0,6	2,1	0,4	0,4
8.	<i>S. quadricauda</i>	2,3	3,4	10	7,8
9.	<i>Shroederia spiralis</i>	0,07	0,1	0,02	0,02
10.	<i>Tetraedron caudatum</i>	0,1	0,03	0,03	
11.	<i>T. minimum</i>	0,03	0,1		
12.	<i>T. incus</i>	0,05	0,04	0,05	0,02
13.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	0,1	0,1		
14.	<i>Kirchneriella irregularis</i>	0,3	0,1	0,04	
15.	<i>Crucigenia sp.</i>	0,3	4,5	0,3	0,04
16.	<i>Didymocystis planctonica</i>	0,9	4,5	1,6	0,8
17.	<i>Coelastrum microporum</i>	0,3	0,3	0,5	0,5
18.	<i>Pediastrum duplex</i>	0,1	0,1	0,1	0,1
19.	<i>Nephrochlamis Willeana</i>	0,02	0,03	0,01	0,02

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
20.	<i>Lagercheremia genevensis</i>		0,01		
21.	<i>L. octacantha</i>	0,003	0,003		
22.	<i>Treubaria triappendiculata</i>	0,02			
23.	<i>Trochiscea granulata</i>	0,6	0,1	0,2	0,1
	<u>Итого:</u>	6,8	16,7	14,4	10,6
	<u>Десмидиевые</u>				
24.	<i>Staurastrum sp.</i>	0,8	1,1	1,1	0,7
	<u>Всего:</u>	7,4	17,9	15,6	10,9
	<u>Сине-зеленые</u>				
25.	<i>Microcystis sp.</i>	0,3	0,6	0,3	0,05
26.	<i>Anabaena sp.</i>	0,04	0,1	0,1	0,002
27.	<i>Phormidium sp.</i>	0,01	0,05	0,01	
	<u>Итого:</u>	0,35	0,8	0,4	0,05
	<u>Диатомовые</u>				
28.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	2,1	3,05		0,55
29.	<i>Nitzschia sp.</i>	0,2	0,2	0,05	0,05
30.	<i>Melosira sp.</i>	1,4	0,2		
	<u>Итого:</u>	3,7	3,5	0,01	0,12
	<u>Эвгленовые</u>				
31.	<i>Euglena sp.</i>	0,1	0,3	0,3	0,2
32.	<i>Trachelomonas sp.</i>	0,5	1,5	0,8	0,1
	<u>Итого:</u>	0,5	1,8	1,1	0,3
	Всего:	12,4	24	16,1	11,9

АКВАРИУМ 3

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
1.	Зеленые <i>Chlorella vulgar.</i>	0,2	0,4	0,1	0,3

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	0,03	0,1	0,1	0,2
3.	<i>A. minutissimus</i>	0,04	0,05	0,05	0,03
4.	<i>A. angustus</i>	0,02	0,2	0,05	0,01
5.	<i>Scenedesmus apiculatus</i>	0,1	0,3	0,2	0,4
6.	<i>S. acuminatus</i>	0,1	0,8	0,2	0,4
7.	<i>S. bijugatus</i>	0,6	0,6	0,9	0,4
8.	<i>S. quadricauda</i>	2,3	6,9	7,2	3,4
9.	<i>Shroederia spiralis</i>	0,07	0,1	0,3	0,04
10.	<i>Tetraedron caudatum</i>	0,1	0,1	0,1	0,03
11.	<i>T. minimum</i>	0,03	0,1	0,3	0,1
12.	<i>T. incus</i>	0,05	0,2	0,1	0,1
13.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	0,1	0,3	0,4	0,2
14.	<i>Kirchneriella irregularis</i>	0,3	0,1	0,1	0,02
15.	<i>Crucigenia sp.</i>	0,3	0,8	0,5	0,7
16.	<i>Didymocystis planctonica</i>	0,9	5,3	5,6	1,1
17.	<i>Coelastrum microporum</i>	0,3	2,1	0,5	0,1
18.	<i>Pediastrum duplex</i>	0,1	0,2	0,8	0,2
19.	<i>Nephrochlamis Willeana</i>	0,02	0,05	0,2	0,05
20.	<i>Lagerchemia genevensis</i>		0,02	0,01	
21.	<i>L. octacantha</i>	0,003	0,1		
22.	<i>Treubaria triappendiculata</i>	0,02			
23.	<i>Trochiscea granulata</i>	0,6	0,2	0,3	0,2
	<u>Итого:</u>	6,8	19,2	18,5	8,7
	<u>Десмидиевые</u>				
24.	<i>Staurastrum sp.</i>	0,8	1,1	1,9	1,3
	<u>Всего:</u>	7,4	20,3	20,4	9,6

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	<u>Сине-зеленые</u>				
25.	<i>Microcystis sp.</i>	0,3	0,5	0,7	0,6
26.	<i>Anabaena sp.</i>	0,04	0,1	0,1	0,04
27.	<i>Phormidium sp.</i>	0,01			
	<u>Итого:</u>	0,35	0,6	0,9	0,7
	<u>Диатомовые</u>				
28.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	2,1	0,1	0,4	1,7
29.	<i>Nitzschia sp.</i>	0,2	0,4	2,2	2,5
30.	<i>Melosira sp.</i>	1,4			
	<u>Итого:</u>	3,7	1,3	2,7	4,2
	<u>Эвгленовые</u>				
31.	<i>Euglena sp.</i>	0,1			
32.	<i>Trachelomonas sp.</i>	0,5	0,2	0,1	0,4
	<u>Итого:</u>	0,5	0,2	0,1	0,4
	Всего:	12,4	21,7	24,1	15,4

АКВАРИУМ 4

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые				
1.	<i>Chlorella vulgar.</i>	0,2	0,3	0,4	0,1
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	0,03	0,1	0,1	0,01
3.	<i>A. minutissimus</i>	0,04	0,1	0,01	0,01
4.	<i>A. angustus</i>	0,02	0,04	0,02	0,01
5.	<i>Scenedesmus apiculatus</i>	0,1	0,9	0,7	0,5
6.	<i>S. acuminatus</i>	0,1	0,5	0,6	0,5
7.	<i>S. bijugatus</i>	0,6	1,6	2,5	0,9
8.	<i>S. quadricauda</i>	2,3	6,85	22,2	68,7
9.	<i>Shroederia spiralis</i>	0,07	0,05	0,1	0,05

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
10.	<i>Tetraedron caudatum</i>	0,1	0,1	0,2	0,1
11.	<i>T. minimum</i>	0,03	0,03	0,03	0,02
12.	<i>T. incus</i>	0,05	0,04		0,02
13.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	0,1	0,2	0,05	0,03
14.	<i>Kirchneriella irregularis</i>	0,3	0,1	0,04	
15.	<i>Crucigenia sp.</i>	0,3	0,6	3	0,4
16.	<i>Didymocystis planctonica</i>	0,9	1,3	3,8	3,1
17.	<i>Coelastrum microporum</i>	0,3	0,1	0,2	0,1
18.	<i>Pediastrum duplex</i>	0,1	0,6	0,15	0,2
19.	<i>Nephrochlamis Willeana</i>	0,02	0,04	0,05	0,05
20.	<i>Lagerchemia genevensis</i>				
21.	<i>L. octacantha</i>	0,003			
22.	<i>Treubaria triappendiculata</i>	0,02			
23.	<i>Trochiscea granulata</i>	0,6	0,2	0,4	0,3
	<u>Итого:</u>	6,8	14,1	34,3	75,3
	<u>Десмидиевые</u>				
24.	<i>Staurastrum sp.</i>	0,8	0,5	0,6	1,1
	<u>Всего:</u>	7,4	14,6	34,9	76,4
	<u>Сине-зеленые</u>				
25.	<i>Microcystis sp.</i>	0,3	0,6	0,6	0,2
26.	<i>Anabaena sp.</i>	0,04	0,05	0,1	0,2
27.	<i>Phormidium sp.</i>	0,01			
	<u>Итого:</u>	0,35	0,6	0,7	0,4
	<u>Диатомовые</u>				
28.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	2,1	0,3	0,6	1,7
29.	<i>Nitzschia sp.</i>	0,2	0,2	1,9	1,7
30.	<i>Melosira sp.</i>	1,4			
	<u>Итого:</u>	3,7	0,6	3	3,45

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	<u>Эвгленовые</u>				
31.	<i>Euglena sp.</i>	0,1	0,2	0,4	
32.	<i>Trachelomonas sp.</i>	0,5	0,3	0,5	0,3
	<u>Итого:</u>	0,5	0,5	0,9	0,3
	Всего:	12,4	16,1	38,9	81,1

АКВАРИУМ 5

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
	Зеленые				
1.	<i>Chlorella vulgar.</i>	0,2	0,3	0,4	0,1
2.	<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	0,03	0,1	0,02	0,01
3.	<i>A. minutissimus</i>	0,04	0,05	0,1	0,01
4.	<i>A. angustus</i>	0,02	0,1	0,01	0,005
5.	<i>Scenedesmus apiculatus</i>	0,1	0,2	0,2	
6.	<i>S. acuminatus</i>	0,1	0,2	0,04	
7.	<i>S. bijugatus</i>	0,6	0,9	0,2	0,5
8.	<i>S. quadricauda</i>	2,3	7,9	4,7	4,1
9.	<i>Shroederia spiralis</i>	0,07	0,1	0,02	
10.	<i>Tetraedron caudatum</i>	0,1	0,2	0,05	0,1
11.	<i>T. minimum</i>	0,03	0,03	0,2	0,2
12.	<i>T. incus</i>	0,05	0,1	0,1	0,1
13.	<i>Tetrastrum punctatum</i>	0,1	0,1	0,05	0,04
14.	<i>Kirchneriella irregularis</i>	0,3	0,1	0,03	
15.	<i>Crucigenia sp.</i>	0,3	1,3	0,1	0,2
16.	<i>Didymocystis planctonica</i>	0,9	4,4	1,9	0,7

№	Таксоны	Сутки опыта			
		0	3	6	8
17.	<i>Coelastrum microporum</i>	0,3	0,3	0,7	0,6
18.	<i>Pediastrum duplex</i>	0,1	0,1	0,15	0,1
19.	<i>Nephrochlamis Willeana</i>	0,02	0,03	0,05	0,01
20.	<i>Lagerchemia genevensis</i>		0,01		
21.	<i>L. octacantha</i>	0,003			
22.	<i>Treubaria triappendiculata</i>	0,02			
23.	<i>Trochiscea granulata</i>	0,6		0,1	0,04
	<u>Итого:</u>	6,8	16,9	14,1	7
	<u>Десмидиевые</u>				
24.	<i>Staurastrum sp.</i>	0,8	1,9	0,4	0,5
	<u>Всего:</u>	7,4	18,8	14,5	7,5
	<u>Сине-зеленые</u>				
25.	<i>Microcystis sp.</i>	0,3	0,6	0,7	0,7
26.	<i>Anabaena sp.</i>	0,04		0,02	0,02
27.	<i>Phormidium sp.</i>	0,01	0,01		
	<u>Итого:</u>	0,35	0,7	0,9	0,7
	<u>Диатомовые</u>				
28.	<i>Stephanodiscus sp.</i>	2,1	0,9	0,4	0,2
29.	<i>Nitzschia sp.</i>	0,2	0,2	0,2	2,7
30.	<i>Melosira sp.</i>	1,4			
	<u>Итого:</u>	3,7	1,15	0,6	2,9
	<u>Эвгленовые</u>				
31.	<i>Euglena sp.</i>	0,1			
32.	<i>Trachelomonas sp.</i>	0,5	0,9	0,5	0,3
	<u>Итого:</u>	0,5	0,9	0,5	0,3
	Всего:	12,4	21,5	16,6	11,5

П5.2.3. Динамика биогенных элементов в пяти опытных аквариумах (мг/л)

№	Аммонийный азот			Нитратный азот			Фосфатный фосфор		
	Сутки опыта			Сутки опыта			Сутки опыта		
	0	4	8	0	4	8	0	4	8
1.	5,1	3,2	1,68	10	10	10	0,24	0,312	0,018
2.	4,4	1,28	1,29	7	9	1,5	0,24	0,204	0,012
3.	1,92	1,06	1,08	0,5	0	0	0,204	0,162	0,028
4.	3,4	2	1,65	10	10	0	0,365	0,195	0,039
5.	1,62	0,8	1,29	0,5	0	0	0,52	0,37	0,201

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Admiraal W. and Vlugt J. C. van der.* Impact of eutrophication on the silicate cycle of man-made basins in the Rhine delta // *Hydrobiol. Bull.* 1990. V. 24. Pp. 23–26.
2. *Ahlgren G.* Effects on algal growth rates by multiple nutrient limitation // *Archiv für Hydrobiologie.* 1980. V. 89. № 1/2. Pp.43–50.
3. *Alexeyev V. L., Levich A. P.* A search for maximum species abundances in ecological communities under conditional diversity optimization // *Bull. of Mathemat. Biology.* 1997. V. 59. № 4. Pp. 649–677.
4. *Arbib M.* Categories of (M, R)-systems // *Bull. Math. Biophys.* 1966. V. 28. Pp. 511–517.
5. *Baianu I.* Organismic supercategories // *Bull. Math. Biophys.* 1970. V. 32. Pp. 539–561.
6. *Banse K.* Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates of marine pelagial // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. Pp. 1059–1071.
7. *Barica J.* Seasonal variability of N:P ratios in eutrophic lakes: Int. Symp. Trophic Relationship Inland Waters, 1–4 September 1987, Tihany // *Hydrobiologia.* 1990. V. 191. Pp. 97–103.
8. *Bartholomay A. F.* Molecular set theory // *Bull. Math. Biophys.* 1965. V. 27. Pp. 235–251.
9. *Bazzaz F. A.* Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois // *Ecology.* 1975. V. 56. Pp. 485–488.
10. *Bendoricchio G., Jørgensen S. E.* Exergy as a goal function of ecosystems dynamic // *Ecological modelling.* 1997. V. 102. Pp. 5–15.
11. *Beukema J. J.* An evaluation of the ABC–method as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea // *Mar. Biol.* 1988. V. 99. Pp. 425–433.
12. *Bierman V. J.* Mathematical model of the selective enhancement of blue-green algae by nutrient enrichment // *Modelling biochemical processes in aquatic ecosystems, 1976.* Pp. 141–169.
13. *Birch L. O.* The effect of species of animals which share common resources on one another's distribution and abundance // *Fortschr. Zool.* 1979. V. 25. Pp. 197–221.
14. *Blackman F. F.* Optima and limiting factors // *Annals of Botany.* 1905. V. 19. Pp. 281–295.
15. *Blomqvist P., Olsson H., Olofsson H. and Broberg O.* Enclosure experiments with low-dose additions of phosphorus and nitrogen in the acidified lake Njupfatet, Central Sweden // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* 1989. V. 74. Pp. 611–631.
16. *Boer P. J.* Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species // *Neth. J. Zool.* 1980. V. 30. Pp. 278–306.
17. *Boltzmann L.* Weitere Studien über das Warmegleichgewicht unter Gasmolekülen. Wien. Akad. Sitzungsber, 1872. Bd. 66. S. 275–370. (Перевод: Л. Больцман. Дальнейшие исследования теплового равновесия между молекулами газа // Избранные труды. М.: Наука, 1984. С. 125–189.)

18. Boltzmann L. Über die Beziehung zwischen dem zweiten dem zweiten Hauptzatzte der mechanischen Warmtheorie und der Wahrscheinlichkeitsrechnung, respective den Sätzen über das Warmgleichgewicht. Wien. Akad. Sitzungsber, 1877. Bd. 76. S. 373–435. (Перевод: Л. Больцман. О связи между вторым началом механической теории теплоты и теорией вероятностей в теоремах о тепловом равновесии // Избранные труды. М.: Наука, 1984. С. 190–235.)
19. Boltzmann L. Lectures on Gas Theory. Berkley: California Univ. Press, 1964. Pp 442–443.
20. Bothe H. Nitrogen fixation // The biology of cyanobacteria. Oxford, 1982. Pp. 87–104.
21. Bracco Ch., Provost J.-P. De l'electromagnetisme a la mecanique: le role de l'action dans le Memoire de Poincare de 1905 // Revue d'histoire des sciences. 2009. T. 62–2. Pp. 457–493.
22. Bryceson I., Fay P. Nitrogen fixation in Oscillatoria (Trichodesmium) crytheraea in relation to bundle formation and differentiation // Mar. Biol. 1981. V. 61. P. 159.
23. Bulgakov N. G., Levich A.P. The nitrogen:phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure // Archiv für Hydrobiologie. 1999. V. 146. № 1. Pp. 3–22.
24. Cao T. Yu. Conceptual developments of 20th century field theories. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. 433 p.
25. Caperon J. Population growth responses of *Isochrysis galbana* // Ecology. 1968. V. 49. Pp. 866–892.
26. Carpenter E. J., Price C. C. Marine Oscillatoria (Trichodesmium): explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocysts // Science. 1976. V. 191. Pp. 1278–1280.
27. Chaudhuri K. A bioeconomic model of harvesting a multispecies fishery // Ecological Modelling. 1986. V. 32. Pp. 267–279.
28. Cho K.-S., Kim B.-Ch. and Heo W.-M. Recent expansion of bluegreen algal blooms in a nitrogen-rich reservoir, Lake Soyang, Korea // Dev. Ecol. Perspect. 21st Cent. 5th Int. Congr. Ecol., Yokohama, 23–30 August 1990. Yokohama. Pp. 356.
29. Clausius R. Über verschiedene für die Anwendung bequeme Formen der Hauptgleichungen der mechanischen Wärmetheorie // Ann. Phys. Folge 2, 1865. Bd. 125. S. 353–400.
30. Coecke B. Introducing categories to the practicing physicist // препринт arXiv: 0808.1032 (7 August 2008).
31. Dauta A. Conditions de developement du phytoplancton. Etude comparative du comportement de huit especes en culture. 1. Determination des parametres de croissance en fonction de la lumiere et de la temperature // Anns. Limnol. 1982a. V. 18. № 3. Pp. 217.
32. Dauta A. Conditions de developement du phytoplancton. Etude comparative du comportement de huit especes en culture. 2. Role des nutriments: assimilation et stockage intracellulaire // Anns. Limnol. 1982b. V. 18. № 3. Pp.263.
33. Dauta A. Conditions de developement du phytoplancton. III. Modélisation de cultures d'algues. Une approche des conditions de succession // Annales de limnologie. 1983. V. 19. № 2. Pp. 73–86.
34. Dauta A., Brunel L., Guerri M. M. Determination experimentale des parametres, lies a l'assimilation de l'azote et du phosphore par *Scenedesmus crassus* // Annales Limnol. 1982. V. 18. № 1. Pp. 33.
35. Diffendorfer J. E., Richards P. M., Darlymple G. H., DeAngelis D. L. Applying linear programming to estimate fluxes in ecosystems or food webs: an example from the her-

- petological assemblage of the freshwater Everglades // *Ecological Modelling*. 2001. V. 144. Pp. 99–120
36. *Droop M. R.* Vitamin B12 and marine ecology. IV. The kinetics of uptake growth and inhibition of *Monochrysis luthery* // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1968. V. 48. Pp. 689–733.
 37. *Droop M. R.* Vitamin B12 and marine ecology. V. Continuous culture as an approach to nutritional kinetics // *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 1970. V. 20. Pp. 629–636.
 38. *Droop M. R.* Some thoughts on nutrient limitation in algae // *J. Phycol.* 1973. V. 9. Pp. 264–272.
 39. *Drozdov-Tichomirov L. N., Grizhebovskaya A. T., Mil'ko E. S.* Simulation of a bacterial population structure in continuous cultivation by a dissociation process: An application to *Rhodococcus rubopertinctus* // *Acta Biotechnol.* 1989. V. 9. № 5. Pp. 453–460.
 40. *Egge J. K., Heimdal B. R.* Blooms of phytoplankton including *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). Effects of nutrient supply in different N:P ratios // *Sarsia*. 1994. V. 79. Pp. 333–348.
 41. *Elenberg S., MacLane S.* General theory of natural equivalence // *Trans. Amer. Math. Soc.* 1945. V. 58. Pp. 231–294.
 42. *Feynman R. P., Hibbs A. R.* Quantum Mechanics and Path Integrals. N. Y., 1965. 365 pp.
 43. *Findley D. L., Kasian S. E. M.* Phytoplankton community responses to nutrient addition in lake 226, experimental lakes Area, north-western Ontario // *Canad. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1987. V. 44. № 1. Suppl. Pp. 35–46.
 44. *Frontier S.* Diversity and structure in aquatic ecosystems // *Oceanogr. and Mar. Biol. Annual Rev.* 1985. V. 23. Pp. 253–278.
 45. *Fuhs G. W.* Phosphorus content and rate of growth in the diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis* // *J. Protozool.* 1969. V. 5. Pp. 312–321.
 46. *Fujimoto N., Sudo R., Sugiura N. & Inamori Y.* Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Photidium tenue* and competition under various N:P supply ratios and temperatures // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. Pp. 250–256.
 47. *Fursova P. V., Levich A. P.* Variational model of microorganism polyculture development without re-supply of mutually irreplaceable resources // *Ecological modelling*. V. 200. № 1–2. 2007. Pp. 160–170.
 48. *Gatto M., Muratori S., Rinaldi S.* A functional interpretation of the logistic equation // *Ecological Modelling*. 1988a. V. 42. Pp. 155–159.
 49. *Gatto M., Muratori S., Rinaldi S.* On the optimality of the logistic growth // *J. Optimization Theory Appl.* 1988b. V. 57. Pp. 513–517.
 50. *Gause G. F.* The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. 163 p.
 51. *Gause G. F.* Verification experimentales de la theorie mathematique de la lutte pour la vie. 1935. 87 p.
 52. *Gell-Mann M.* The quark and the jaguar: adventures in the simple and the complex. New York: W. H. Freeman, 1994. 392 p.
 53. *Ghiljarov A. M.* The paradox of the plankton reconsidered; or why do species coexist? // *Oikos*. 1984. V. 43. Pp. 46–52.
 54. *Gibbs J. W.* Elementary Principles in Statistical Mechanics. N.Y.: Longmans, Green & Co, 1902. 159 pp. (Перевод: Дж. В. Гиббс Основные принципы статистической механики. М.: Гостехиздат, 1946. 159 с.)

55. *Goel N. S., Doggenweiler C. F. and Thompson R. L.* Simulation of cellular compaction and internalization in mammalian embryo development as driven by minimization of free energy // *Bull. Math. Biol.* 1986. V. 48. № 2. Pp. 167–187.
56. *González E. J.* Are models which explain the paradox of the plankton really different? // *Ecological Modelling.* 1997. V. 97. Pp. 247–251.
57. *Gophen M.* Blue–green algae and Lake Kinneret // *Bull. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 3. P. 5.
58. *Gophen M., Smith V. H., Nishri A., Threlkeld S. T.* Nitrogen deficiency, phosphorus sufficiency, and the invasion of Lake Kinneret, Israel, by the N₂-fixing cyanobacterium *Aphanizomenon ovalisporum* // *Aquat. Sci.* 1999. V. 61. Pp. 293–306.
59. *Groot W. T. de.* Modelling the multiple limitation of algal growth // *Ecological Modelling.* 1983. V.18. Pp. 99–119.
60. *Grothendieck A.* Topos // *Lectures Notes Math.* 1972. V. 269. Pp. 299–525.
61. *Grover J. P.* Effects of Si:P supply ratio, supply variability and selective grazing in the plankton. An experiment with a natural algal and protistan assemblage // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. Pp. 349–367.
62. *Grover J. P.* Resource competition. Population and community ecology series 19. New York: Chapman and Hall, 1997.
63. *Gutelmacher B. L., Petrova N. A.* Phosphorus and carbon assimilation rates of the individual species of algae in Ladoga lake // *Int. Revue der Gesamten Hydrobiologie.* 1982. V. 67. № 6. P. 837.
64. *Gzyl H.* The Method of Maximum Entropy. Singapore, New Jersey, London, Hong Kong: World Scientific, 1995. 146 p.
65. *Haarhoff J., Langenegger O. and Merwe P. J. van der.* Practical aspects of water treatment plant design for a hypertrophic impoundment // *Water S. Afr.* 1992. V. 18. Pp. 27–36.
66. *Haken H.* Information and Self-Organization. A Macroscopic Approach to Complex Systems. Berlin: Springer-Verlag, 1988. 257 pp.
67. *Healey F. P.* Phosphate / N. G. Carr, & B. A. Whitton (eds.): The ecology of cyanobacteria. Blackwell // *Bot. Monogr.* 1982. V. 19. Pp. 105–124.
68. *Hellström T.* An empirical study of nitrogen dynamics in lakes // *Water Environ. Res.* 1996. V. 68. Pp. 55–65.
69. *Holm N. P., Armstrong D.* Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* in semicontinuous culture // *Limnol. Oceanogr.* 1981. V. 26. P. 622.
70. *Hsu S. B., Hubbell S., Waltman P.* A mathematical theory for single–nutrient competition in continuous culture of microorganisms // *SIAM J. of Appl. Math.* 1977. № 32. Pp. 366–383.
71. *Hutchinson G. E.* Homage to *Santa Rosalia* or why are there so many kinds of animals // *Am. Nat.* 1959. V. 93. Pp. 145–159.
72. *Hutchinson G. E.* The paradox of the plankton // *Am. Nat.* 1961. V. 95. Pp. 137–145.
73. *Inagaki H., Lenoir A.* Une etude d'ecologie evolutive: application de la loi de Motomura aux fourmis // *Bull. Ecol.* 1974. V. 5. № 3. Pp. 207–219.

74. Jaynes E. T. Information theory and statistical mechanics // Phys. Rev. 1957. V. 106. № 4. Pp. 620–630; V. 108. № 2. Pp. 171–190.
75. Jensen J. P., Jeppesen E., Olrik K. & Kristensen P. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. Pp. 1692–1699.
76. Jørgensen S. E. Handbook on environmental data and ecological parameters. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1979. 1162 p.
77. Jørgensen S. E. Structural dynamic model // Ecological Modelling. 1986. V. 31. Pp. 1–9.
78. Jørgensen S. E. (ed.). Fundamentals of ecological modelling. Developments in environmental modelling. Amsterdam–Oxford–N.Y. 1988a. 391 p.
79. Jørgensen S. E. Use of models as experimental tool to show, that structural changes are accompanied by increased exergy // Ecological Modelling. 1988b. V. 41. Pp. 117–126.
80. Jørgensen S. E., Mejer H. Next generation of ecological models // Proceedings of the Work Conf. on Envir. Syst. Anal. and Manag. Rome, 1982. Pp. 485–493.
81. Jørgensen S. E., Nielsen S. N., Mejer H. Emergy, environ, exergy and ecological modelling // Ecological modelling. 1995. V. 77. Pp. 99–109.
82. Justic D., Rabalais N. N., Turner R. E., Dortch Q. Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: Stoichiometric nutrient balance and its consequences // Estuarine, Coast. and Shelf Sci. 1995. V. 40. Pp. 339–356.
83. Ketchum B. H. The absorption of phosphate and nitrate by illuminated cultures of *Nitzschia closterium* // Am. J. Bot. 1939. V. 26. Pp. 399–407.
84. Kilham S. S. Dynamics of lake Michigan natural phytoplankton communities in continuous cultures along a Si:P loading gradient // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1986. V. 43. Pp. 351–360.
85. Klapwijk S. P. Comparison of historical and recent data on hydrochemistry and phytoplankton in the Rijnland area (The Netherlands) // Hydrobiologia. 1990. V. 199. Pp. 87–100.
86. Knoechel R., Kalff J. An in-situ study of the productivity and population dynamics of five freshwater planktonic diatom species // Limnol. Oceanogr. 1978. V. 23. Pp. 195–218.
87. Kuenzler E. J., Ketchum B. H. Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tricorutum* // Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hall. 1962. V. 123. Pp. 134–145.
88. Lancaster K. J. Mathematical Economics. USA: Macmillan, 1968. 411 p.
89. Larsen D. P., Mercier H. T., Malweg K. W. Modelling algal growth dynamics in Shagawa Lake, Minnesota // Modelling the Eutrophication Process. Ann. Arbor, 1974. Pp. 15–33.
90. Lecordier C., Lavelle P. Application du modele de Motomura aux peuplements de vers de terre: signification et limites // Rev. Ecol. Et Biol. Sol. 1982. V. 19. № 2. Pp. 177–191.
91. Legovic T., Cruzado A. A model of phytoplankton growth on multiple nutrients based on the Michaelis–Menten–Monod uptake? Droop's growth and Liebig's law // Ecological Modelling. 1997. V. 99. Pp. 19–31.
92. Lequizamón C. A. The periodic continuous effect in terms of algebraic relation theory // Int. Journal of Biological Systems. 1993. V. 1. № 1. Pp. 1–25.
93. Levich A. P. Generating Flows and a Substantial Model of Space-Time // Gravitation and Cosmology. 1995. V. 1. № 3. Pp. 237–242.

94. *Levich A. P.* The role of nitrogen–phosphorus ratio in selecting for dominance of phytoplankton by cyanobacteria or green algae and its application to reservoir management // *J. Aquatic Ecosystem Health*. 1996. V. 5. Pp. 1–7.
95. *Levich A. P.* Variational modelling theorems and algocoenoses functioning principles // *Ecological Modelling*. 2000. V. 131. Pp. 207–227.
96. *Levich A. P., Bulgakov N. G.* Regulation of species and size composition in phytoplankton communities in situ by N:P ratio // *Russian Journal of Aquatic Ecology*. 1992. V. 1. №2. Pp. 149–159.
97. *Levich A. P., Solov'yov A. V.* Category-functor modelling of natural systems // *Cybernetics and Systems*. 1999. V. 30. № 6. Pp. 571–585.
98. *Levich A. P.* Paradigms of natural science and substantial temporology // *The Nature of Time: Geometry, Physics and Perception*. Eds.: R. Buccheri, M. Saniga, M. Stuckey. Kluwer Academic Publishers: Boston, Dordrecht, London. 2003. Pp. 427–435.
99. *Levich A. P.* Creation of space and flow of time in a model of open and nonlocal particles // *Physical Interpretations of Relativity Theory*. M.: BMSTU, 2011.
100. *Levin S. A.* Community equilibria and stability, and an extent ion of the competitive exclusion principle // *American Naturalist*. 1970. V. 104. Pp. 413–423.
101. *Levine R. D., Tribus M.* (Eds.). *The Maximum Entropy Formalism*. Cambridge, Mass.: MTT Press, 1978. Pp. 15–118
102. *Lewis III H. W., Goel N. S. and Thompson R. L.* Simulation of cellular compaction and internalization in mammalian embryo development II. Models for spherical embryos // *Bull. Math. Biol.* 1988. V. 50. № 2. Pp. 121–142.
103. *Liebig J.* *Chemistry in its application to agriculture and physiology*. London: Taylor and Walton, 1840. 135 p.
104. *Lotka A. I.* *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 460 p.
105. *Lowvere F. W.* Variable quantities and variable structures in topoi // *Algebra, Topology and Category Theory*. Academic Press, 1976. Pp. 101–131.
106. *Lurie D., Valls J., Wagensberg J.* Thermodynamic approach to biomass distribution in ecological systems // *Bull. Math. Biol.* 1983. V. 45. Pp. 869–872.
107. *Maestrini S. Y., Balode M., Bêchemin C. & Purina I.* Nitrogenous organic substances as potential nitrogen sources, for summer phytoplankton in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea // *Plankton Biol. Ecol.* 1999. V. 46. № 1. Pp. 8–17.
108. *Magurran A. E. and Henderson P. A.* Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions // *Nature*. 2003. V. 422. Pp. 714–716.
109. *Margalef R.* *Diversidad de Especies en las Comunidades Naturales* // *Publnes. Inst. Bilo. Apl. Barcelona*. 1951. V. 9. № 5.
110. *Margalef R.* *Perspectives in ecological theory*. Chicago: Chicago University Press, 1968. 122 pp.
111. *Mauersberger P.* From a theory of local processes in aquatic ecosystems to a theory at the ecosystem scale // *Sci. Total Environ.* 1996. V. 183. Pp. 99–106.
112. *McArthur R. H.* Fluctuations of animal populations and measure of community stability // *Ecology*. 1955. V. 36. № 7. Pp. 533–536.
113. *McArthur R. H.* Population ecology of some warblers of northern coniferous forests // *Ecology*. 1958. V. 39. Pp. 599–619.

114. *McArthur R. H.* On the relative abundance of species // *Amer. Nat.* 1960. V. 94. Pp. 25–36.
115. *McCarthy J. J.* Nutrient dynamics. Nitrogen // *The physiological ecology of phytoplankton* / Ed. I. Moris. Oxford: BSP, 1980. Pp. 191–233.
116. *McGill B. J.* A test of the unified neutral theory of biodiversity // *Nature.* 2003. V. 422. Pp. 881–885.
117. *McManus J. W., Paulv D.* Measuring ecological stress: variations on theme by R. M. Warwick // *Mar. Biol.* 1990. V. 108. № 2. Pp. 305–308.
118. *McQueen D. J., Lean D. R. S.* Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in lake St. George, Ontario // *Can. J. Fish and Aquat. Sci.* 1987. V. 44. Pp. 598–604.
119. *Meire P. M., Deren J.* Use of the abundance–biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // *J. Appl. Ecol.* 1990. V. 27. № 1. Pp. 210–221.
120. *Menhinick E. F.* A comparison of some species–individuals diversity indices applied to samples of field insects // *Ecology.* 1964. V. 48. Pp. 392–404.
121. *Michard M., Aleya L. & Verneaux J.* Mass occurrence of the Cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in the hypereutrophic Villerest Reservoir (Roanne, France): Usefulness of the biyearly examination of N/P (nitrogen/phosphorus) and P/C (protein/carbohydrate) couplings // *Arch. Hydrobiol.* 1996. V. 135. №3. Pp. 337–359.
122. *Mikhailovsky G. E.* The law of congruous attraction and the structure of zooplankton communities // *Ecological Modelling.* 1986. V. 34. Pp. 83–98.
123. *Milne E. A.* *Kinematic Relativity.* Oxford, 1948. 238 p.
124. *Mitscherlich E. A.* Das Gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrags // *Landw. Jahrb.* 1909. Bd. 38. S. 537–552.
125. *Mitscherlich E. A.* Die Bestimmung des Dungerbedurfnisses des Bodens. Berlin, 1925. 104 p.
126. *Monod J.* *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes.* Paris: Hermann, 1942. 210 p.
127. *Motomura I.* A statistical treatment of associations // *Japan J. Zool.* 1932. V. 44. Pp. 379–387 (in Japanese).
128. *Muller H. von.* Wachstum und Phosphat-bedurf von *Nitzschia actinastroides* (Lemn.) V. Goor. in statischer und homokontinuierlicher Kultur unter Phosphat-limitierung // *Arch. Hydrobiol.* 1972. Suppl. S. 399–484.
129. *Newell A., Simon H. A.* The Informatics as Empirical Investigation: Symbol and Search // *ACM Turing Award Lectures.* N. Y.: ACM Press, 1987. 560 p.
130. *Odum H. T.* *System Ecology.* New York: Wiley, 1983. 644 p.
131. *Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S.* An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species–individuals distributions, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of species variety index // *Ecology.* 1960. V. 41. Pp. 395–399.
132. *Odum H. T., Pinkerton R. C.* Time’s speed regulator: the optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems // *Am. Sci.* 1955. V. 43. P. 331.
133. *Patten B. C.* Energy cycling, length of food chains, and direct versus indirect effects in ecosystems // *Ecosystem Theory for Biological Oceanography.* *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 1986. V. 213. P. 119.

134. *Patten B. C.* Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy, power, ascendancy and indirect effects // *Ecological modelling*. 1995. V. 79. Pp. 75–84.
135. *Patten B. G., Egloff D. A., Richardson T. H.* Total ecosystem model for a cove in Lake Texoma // *Systems Analysis in Ecology*. New York. 1975. V. 3. Pp. 206.
136. *Pauw N. de and Naessens-Foucaert E.* Nutrient-induced competition between two species of marine diatoms // *Hydrobiol. Bull.* 1991. V. 25. Pp. 23–27.
137. *Pearsall W. H.* Phytoplankton in the English lakes. I. The proportions in the waters of some dissolved substances of biological importance // *J. Ecol.* 1930. V. 18. Pp. 306–315.
138. *Pearsall W. H.* Phytoplankton in the English lakes. II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances // *J. Ecol.* 1932. V. 20. Pp. 241–262.
139. *Pérez-España H., Arreguin-Sánchez F.* A measure of ecosystem maturity // *Ecological Modelling*. 1999. V. 119. Pp. 79–85.
140. *Pick F. R., Lean D. R. S.* The role of macronutrients (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes // *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.* 1987. V. 21. P. 425–434.
141. *Pielou E. C.* *Ecological diversity*. N.Y.–London–Sydney–Toronto: Wiley Interscience Publ, 1975. 126 p.
142. *Poincare H.* *La Mesure du Temps* // *Revue de Metaphysique et de Morale*. 1898. T. 6. Pp. 1–13. (Перевод: Принцип относительности. М.: Наука, 1973. С. 12–21.)
143. *Racsko P., Semenov M.* Analysis of mathematical principles in crop growth simulation models // *Ecological Modelling*. 1989. V. 47. № 3–4. Pp. 291–302.
144. *Rashevsky N.* *Topology and Life*. In search of general mathematical principles in biology and sociology // *Bull. Math. Biophys.* 1954. V. 16. Pp. 317–348.
145. *Redfield A. C.* The biological control of chemical factors in the environment // *Am. Sci.* 1958. V. 46. Pp. 205–221.
146. *Reynolds C. S.* Non-determinism to Probability, or N:P in community ecology of phytoplankton // *Archiv für Hydrobiologie*. 1999. V. 146. № 1. Pp. 23–35.
147. *Rhee G.-Yull.* Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake // *Limnol. Oceanogr.* 1978. V. 23. Pp. 10–25.
148. *Rhee G.-Yull, Gotham J. T.* Optimum N:P ratios and the coexistence of planktonic algae // *J. Phycol.* 1980. V. 16. Pp. 486–489.
149. *Rosen R.* A relational theory of biological systems // *Bull. Math. Biophys.* 1958. V. 20. Pp. 245–260.
150. *Rosen G.* Comment on biomass diversity in ecology // *Bull. of Mathemat. Biology*. 1984. V. 46. № 5–6. Pp. 967–969.
151. *Safferman R. S., Morris M.* Algae virus: isolation // *Science*. 1963. V. 140. Pp. 679–680.
152. *Schindler D. W.* Evolution of phosphorus limitation in lakes // *Science*. 1977. V. 195. Pp. 260–262.
153. *Schmidt W. D.* Probleme und Praxis bei Algenbekämpfung in Infiltrationsbecken // *Goldschmidt inform.* 1973. № 27. S. 24–33.
154. *Schneider E. D., Kay J. J.* Life as a manifestation of the second law of thermodynamics // *Math. Comput. Model.* 1994. V. 19. Pp. 25–48.

155. *Schuster S., Heinrich R.* Minimization of intermediate concentrations as a suggested optimality principle for biochemical networks I. Theoretical analysis // *J. Math. Biol.* 1991. V. 29. Pp. 425–442.
156. *Senina I., Tyutyunov Y., Arditi R.* Extinction risk assessment and optimal harvesting of anchovy and sprat in the Azov Sea // *J. of Appl. Ecol.* 1999. V. 36. Pp. 297–306.
157. *Seppelt R.* Regionalised optimum control problems for agroecosystem management // *Ecological Modelling.* 2000. V. 131. Pp. 121–132.
158. *Seppelt R., Voinov A.* Optimization methodology for land use patterns using spatially explicit landscape models // *Ecological Modelling.* 2002. V. 151. Pp. 125–142.
159. *Shamess J., Prepas E., Marino R. and Howarth R. W.* Molybdenum and sulfate as controls on the abundance of nitrogen-fixing cyanobacteria in saline lakes in Alberta // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. Pp. 245–259.
160. *Shelford V. E.* The reactions of certain animals to gradients of evaporating power and air // *Biol. Bull.* 1913. V. 25. Pp. 79–120.
161. *Shudo E., Iwasa Y.* Optimal defense strategy: storage vs. new production // *J. Theor. Biol.* 2002. V. 219. Pp. 309–323.
162. *Simpson E. H.* Measurement of diversity // *Nature.* 1949. V. 169. Pp. 688.
163. *Sjoberg S.* A mathematical and conceptual frame-work models of the pelagic ecosystems of the Baltic Sea // *Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm, Sweden,* 1980. V. 20. Pp. 105–120.
164. *Smith V. H.* The nitrogen and phosphorus dependence of algae biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. Pp. 1101–1112.
165. *Smith V. H.* Low nitrogen to phosphorus favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton // *Science.* 1983. V. 225. Pp. 669–671.
166. *Smith V. H.* Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1986. V. 43. Pp. 148–153.
167. *Smith V. H., Bennett S. J.* Nitrogen:phosphorus supply ratios and phytoplankton community structure in lakes // *Archiv für Hydrobiologie.* 1999. V. 146. № 1. Pp. 37–53.
168. *Sommer U.* A comment on the proper use of nutrient ratios in microalgal ecology // *Archiv für Hydrobiologie.* 1999. V. 146. № 1. Pp. 55–64.
169. *Sommer U.* Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments // *Archiv für Hydrobiologie.* 1983. Bd. 96. S. 399–416.
170. *Sommer U.* Phytoplankton competition in Plußsee: a field test of the resource ratio hypothesis // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. Pp. 838–845.
171. *Spivak I. R., Rokem J. S.* Analyses of possible steady states for mixed culture grown on natural gas // *Ecological modelling.* 1995. V. 80. Pp. 257–278.
172. *Stockner G., Shortreed S.* Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen to phosphorus ratios in a lake fertilization experiment // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. Pp. 1348–1361.
173. *Suttle C., Cochlan W. P. and Stockner J. G.* Size-dependent ammonium and phosphate uptake, and N:P supply ratios in an oligotrophic lake // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1991. V. 48. Pp. 1226–1234.
174. *Suttle C. A., Harrison P. J.* Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 186–196.

175. *Sverdrup H. V., Johnson M. W., Fleming R. H.* The oceans, their physics chemistry and general biology. N. Y. Prentice Hal, 1942. 1084 p.
176. *Takamura N., Otsuki A., Aizaki M. & Nojiri Y.* Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in Lake Kasumigaura, Japan // Arch. Hydrobiol. 1992. V. 124. Pp. 129–148.
177. *Teriokhin A. T.* Evolutionarily optimal age schedule of repair: Computer modelling of energy partition between current and future survival and reproduction // Evolutionary Ecology. 1998. V. 12. Pp. 291–307.
178. *Terry K. L.* Growth rate variation in the N:P requirement ratio of phytoplankton // J. Phycol. 1985. V. 21. Pp. 323–329.
179. *Tezuka Y.* C:N:P ratios of seston in Lake Biwa as indicators of nutrient deficiency in phytoplankton and decomposition process of hypolimnetic particulate matter // Jap. J. Limnol. 1985. V. 46. № 4. Pp. 338–351.
180. *Thomson P.-A. & Rhee G.-Y.* Phytoplankton responses to eutrophication // Arh. Hydrobiol., Ergebn. Limnol. 1994. V. 42. Pp. 126–166.
181. *Tilman D.* Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach // Ecology. 1977. V. 58. Pp. 338–348.
182. *Tilman D.* Experimental tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae // Ecology. 1981. V. 62. Pp. 802–815.
183. *Tilman D.* Resource competition and community structure. New Jersey, 1982. 290 p.
184. *Tomson W., Tait P. G.* National Philosophy. Cambridge, 1890.
185. *Tribus M.* Information theory as the basic for thermostatics and thermodynamics // J. Appl. Mech. Ser. E. 1961. V. 28. № 1. Pp. 1–8.
186. *Ulanowicz R. E.* Growth and development: Ecosystems Phenomenology. N.Y.: Springer, 1986. 203 p.
187. *Ulanowicz R. E., Hannon B. M.* Life and production of entropy // Proc. R. Soc. Lond, 1987. V. 232. Pp. 181–192.
188. *Varis O.* Associations between lake phytoplankton community and growth factors — a canonical correlation analysis // Hydrobiologia. 1991. V. 21. Pp. 209–216.
189. *Varis O.* Typpi, fosfori ja jarvien sinilevaongelmat // Vesitalous. 1992. V. 33. Pp. 12–21.
190. *Vollenweider R. A.* Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Paris, 1971.
191. *Volterra V.* Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together // Rapp. P.– V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 1928. V. 3. Pp. 3–51.
192. *Volterra V.* Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris: Gauthiers–Villars. 1931. 214 p.
193. *Vries P. J. R. de, Klapwijk S. P.* Bioassays using *Stigeoclonium tenue* Kutz. and *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. as testorganisms; a comparative study // Hydrobiologia. 1987. V. 153. Pp. 149–157.
194. *Wagensberg J., Valls J.* The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystems // Bull. of Math. Biology. 1987. V. 49. № 5. Pp. 531–538.

195. Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // *Mar. Biol.* 1987. V. 95. № 2. Pp. 193–200.
196. Washida T. Ecosystem configurations consequent on the maximum respiration hypothesis // *Ecological Modelling.* 1995. V. 78. P. 173–193
197. Webb J. N. Hamilton's variational principle and ecological models // *Ecological Modelling.* 1995. V. 80. Pp. 35–40.
198. Whittaker R. H., Woodwell G. M. Evolution of natural communities // *Ecosystem Structure and Function.* Corvallis: Oregon State University Press, 1971. Pp. 137–159.
199. Wilcox G. R. and De Costa J. The effects of *Anabaena flos-aquae* inoculation, pH elevation, and N/P manipulation on the algal biomass and species composition of an acid lake // *Hydrobiologia.* 1990. V. 202. Pp. 85–104.
200. Wilhelm T., Brüggemann R. Goal functions for the development of natural systems // *Ecological Modelling.* 2000. V. 132. Pp. 231–246.
201. Wilhelm T., Hoffmann-Klipp E., and Heinrich R. An evolutionary approach to enzyme kinetics: optimization of ordered mechanisms // *Bull. Math. Biol.* 1994. V. 56. № 1. Pp. 65–106.
202. Zeide B. Quality as a characteristic of ecological models // *Ecological Modelling.* 1991. V. 55. № 3–4. Pp. 161–174.
203. Zipf G. K. Human Behavior and the Principle of Least Effort. An Introduction to Human Ecology. Cambridge: Addison-Wesley Press, 1949. 573 p.
204. Абакумов В. А. Длина и частота поколений // *Труды ВНИРО.* 1969. Т. 67. С. 344–356.
205. Абросов Н. С. Экологические факторы и механизмы формирования видовой разнообразия экосистем // *Экология в России на рубеже XXI века.* М.: Научный мир, 1999. 428 с.
206. Абросов Н. С., Боголюбов А. А. Экологические и генетические закономерности существования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 327 с.
207. Абросов Н. С., Ковров Б. Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск: Наука, 1977. 187 с.
208. Абросов Н. С., Ковров Б. Г., Черепанов О. А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука, 1982. 301 с.
209. Аверинцев В. Г. Оценка сезонной динамики функционального состояния высокоарктических мелководных экосистем Земли Франца-Иосифа методом ABC // *Проблемы экологии полярных областей.* Вып. 2. М.: Наука, 1991. С. 23–24.
210. Аквис М. А., Розенфельд Б. А. Эли Картан. М.: МЦНМО, 2007. 328 с.
211. Акчурина И. А. Единство естественнонаучного знания. М.: Наука, 1974. 207 с.
212. Алексеев В. В. Динамические модели водных биогеоценозов // *Человек и биосфера.* Вып. 1. М. 1976. С. 3.
213. Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1992. 367 с.
214. Алексеев В. В., Мурзин Н. В. Изучение роста микроводорослей при смене лимитирующего биогена // *Моделирование процессов экологического развития.* М., 1982. С. 61–64. (Тр. ВНИИ системных исследований. Вып. 2.)
215. Алексеев В. В., Сазыкина Т. Г. Модель конкуренции между водорослями в замкнутом фитоценозе // *Журнал общей биологии.* 1981. Т. 42. № 3. С. 448–456.

216. *Алексеев В. Л.* Экстремальная модель стационарной фазы накопительной культуры фитопланктона, растущей на многокомпонентном субстрате : Дис. ... канд. физ.-матем. наук, 1998. 102 с.
217. *Алексеев В. М., Тихомиров В. М., Фомин С. В.* Оптимальное управление. М.: Наука, 1979. 429 с.
218. *Алексеев В. П.* Вектор времени в таксономическом континууме // Вопросы антропологии. 1975. Вып. 49. С. 65–77.
219. *Аношкин А. Г., Арискина Е. В., Кочетков В. В., Аринтасаров М. В.* Льдообразующие бактерии: скрининг и селекция активных штаммов, культивирование, перспективы, использование // II Откр. гор. науч. конф. мол. ученых. Пушкино, 23–25 апр., 1997. Тез. докл. Пушкино. 1997. С. 159–160.
220. *Аранов М. В., Шрейдер Ю. А.* Классификация и ранговые распределения // Научно-техническая информация. Сер. 2. 1977. № 11–12. С. 15–21.
221. *Артюхова В. И., Быкова Н. И., Горюнова С. В. и др.* Кинетика роста, потребления и потребности в азоте и фосфоре четырех видов зеленых микроводорослей // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1988. № 1. С. 47–52.
222. *Барабашева Ю. М., Девяткова Г. Н., Тутубалин В. Н., Угер Е. Г.* Некоторые модели динамики численностей взаимодействующих видов с точки зрения математической статистики // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57. № 2. С. 123–139.
223. *Баранов И. В.* Нормы извести и азотно-фосфорных удобрений для прудов гумифицированного типа // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Вып. 67. С. 321–330.
224. *Бертсекас Д.* Условная оптимизация и методы множителей Лагранжа. М.: Радио и связь, 1987. 400 с.
225. *Боголюбов А. Г.* Математические модели эколого-генетических процессов конкуренции видов : Автореф. дис. ... докт. физ.-матем. наук. С.-Пб., 1995. 34 с.
226. *Болсуновский А. Я.* Эколого-биофизические механизмы доминирования микроводорослей в культуре и водоеме : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 1999. 48 с.
227. *Больцман Л.* Лекции по кинетической теории газов. М.: Гостехиздат, 1953.
228. *Борчердс Р.* Квантовая теория поля. М.–Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2006. 96 с.
229. *Брагинский Л. П.* О соотношении между составом прудового фитопланктона и проявлением его «потребности» в биогенных элементах // Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961. С. 139–147.
230. *Букур И., Деляну А.* Введение в теорию категорий и функторов. М.: Мир, 1972. 259 с.
231. *Булгаков Н. Г.* Светозависимые характеристики роста микроводорослей // Биол. науки. 1990. № 7. С. 58–64.
232. *Булгаков Н. Г., Курочкина В. А., Левич А. П., Максимов В. Н., Мамихин С. В.* Биоиндикация экологического состояния по размерной и ранговой структурам фитопланктона водных объектов Московского региона // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 4. 2009. Вып. №3. Приложение 1. Часть 1. С. 106–114.
233. *Булгаков Н. Г., Левич А. П., Никонова Р. С., Саломатина Т. В.* О связи между экологическими параметрами и продукционными показателями выростного рыбного пруда // Вестник Моск. ун-та. Сер. биологическая. 1992. № 2. С. 57–62.

234. Булгаков Н. Г., Максимов В. Н., Левич А. П. Региональный экологический контроль на основе биотических и абиотических данных мониторинга // Экологический мониторинг. Часть 5. Учебное пособие под ред. проф. Д. Б. Гелашвили. Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2003. С. 93–259.
235. Булгаков Н. Г., Рисник Д. В., Левич А. П., Милько Е. С. Анализ экологического состояния вод для отдельных створов Нижней Волги на основе биоиндикации по показателям видового разнообразия фитопланктона // Вода: химия и экология. 2010. № 12. С. 27–34.
236. Бумбу Я. В., Гаритя Л. Я., Чекой В. Н. и др. Коагулирующее действие сернокислого глинозема и влияние микроэлементов на массовое развитие фитопланктона в открытых водоемах // «Цветение воды» и методы его ограничения и использование водорослей. Вып. 2. Киев, 1976. С. 98.
237. Бумбу Я. В., Мокряк А. С., Доготарь Т. В. О влиянии минеральных коагулянтов на развитие планктонных водорослей // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1974. № 3. С. 87.
238. Бурбаки Н. Архитектура математики // Очерки по истории математики. М.: Мир, 1963. С. 245–259.
239. Бурбаки Н. Теория множеств. М.: Мир, 1965. 455 с.
240. Визгин В. П. «Догмат веры» физика-теоретика: «предустановленная гармония между чистой математикой и физикой» // Проблема знания в истории науки и культуры / Отв. ред. Е. Н. Молодцова. С-Пб.: Алетейа, 2001. С. 123–141.
241. Визгин В. П. Непостижимая эффективность аналитической механики в физике // Философия физики: актуальные проблемы. М.: Ленанд, 2010. 400 с.
242. Витгенштейн Л. Логико-философский трактат. 1921.
243. Владимиров Ю. С. Бинарная геометрофизика // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. С. 29–47.
244. Время и современная физика / Под ред. Дж. Ригала. М.: Мир, 1970. 152 с.
245. Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14. № 4. С. 243–270.
246. Галеев Э. М., Тихомиров В. М. Краткий курс теории экстремальных задач. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 204 с.
247. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. М.: Гостехиздат, 1953. 492 с.
248. Гельмгольц Г. О физическом значении принципа наименьшего действия (1886) // Вариационные принципы механики / под ред. Л. С. Полака. М.: Физматгиз, 1959. С. 430–459.
249. Голдблатт Р. Топосы. Категорный анализ логики. М.: Мир, 1983. 488 с.
250. Голицын Г. А., Левич А. П. Вариационные принципы в научном знании // Философские науки. 2004. № 1. С. 105–136.
251. Головаха Е. И., Кроник А. А. Психологическое время личности. Киев: Наукова думка, 1984. 206 с.
252. Губин В. Б. История с энтропией // Философские науки. 1997. Вып. 3–4. С. 98–120.
253. Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л., 1986. 154 с.

254. Дегерменджи А. Г. Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск: Наука, 1981. 106 с.
255. Дегерменджи А. Г. Механизмы и критерий сосуществования взаимодействующих микробных популяций в проточных системах (гомогенных и пространственно разделенных) // Экологический прогноз. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. С. 57–69.
256. Детлаф Т. А. Часы для изучения временных закономерностей развития животных // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. С. 135–151.
257. Джонстон П. Т. Теория топосов. М.: Наука, 1986. 440 с.
258. Домбровский Ю. А., Ильичёв В. Г., Селютин В. В., Сурков Ф. А. Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продукции водоемов. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1990. 176 с.
259. Евдокимов Е. В. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в основных моделях популяционной динамики (Теория и эксперимент) : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 1999. 40 с.
260. Егоров А. А., Ощепков А. П., Степанов Б. В. Категорные методы в автоматизированных системах управления. Л.: ЛТИ им. Ленсовета, 1990. 81 с.
261. Елизарова В. А., Королёва М. Б. Рост фитопланктона Рыбинского водохранилища под действием небольших добавок фосфора и азота // Труды Института биологии внутренних вод АН СССР. 1990. №5. С. 189–199.
262. Журавлев Ю. Н. Некоторые аспекты оптимизации развития фитопланктона рыбохозяйственных водоемов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С-Пб., 1994. 27 с.
263. Замолодчиков Д. Г., Левич А. П. Подбор видов планктонных микроводорослей для полной утилизации многобиогенной нагрузки // Вестник Моск. ун-та. Сер. биол. 1992. № 3. С. 40.
264. Замолодчиков Д. Г., Левич А. П., Рыбакова С. Ю. Исследование адекватности теоретико-категорной модели фитопланктонных сообществ // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 15. Л.: Гидрометеиздат, 1993. С. 234–246.
265. Зернов С. А. Общая гидробиология. М.–Л., 1934. 580 с.
266. Зотин А. И., Зотин А. А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции: Термодинамические и экспериментальные основы. М.: Наука, 1999. 320 с.
267. Иванов И. Нужна ли физикам теория категорий? // <http://elementy.ru/news/430819.2008>.
268. Иерусалимский Н. Д. Теоретические и промышленные аспекты микробиологического синтеза // Вестник АН СССР. 1965. № 4. С. 42.
269. Инсаров Г. Э. Ступенчатая модель роста и размножения организмов // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 114.
270. Интрилигатор М. Математические методы оптимизации и экономическая теория. М.: Прогресс, 1975. 606 с.
271. Ичас М. Генетический код. М.: Мир, 1971. 352 с.
272. Йоргенсен С. Э. Управление озерными экосистемами. М., 1985. 160 с.
273. Калакуцкий Л. В., Озёрская С. М., Евтушенко Л. И. Российская коллекция микроорганизмов // Прикл. биохимия и микробиология. 1996. Т. 32. Вып. 1. С. 144–154.

274. *Кассандров В. В.* Предсвет, время, материя // На пути к пониманию феномена времени: конструкции времени в естествознании. Часть 3. Методология. Физика. Биология. Математика. Теория систем / Под ред. А. П. Левича. М.: Прогресс-Традиция, 2009. С. 117–150.
275. *Касымова Г. А., Ходжибаева С. М., Бородин Г. И., Рунов В. И.* Выделение и изучение некоторых биологически активных соединений из биомассы *N. muscorum* // Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве. Материалы респ. конф., Ташкент, 27–29 августа 1984 г. Ташкент, 1984. С. 49.
276. *Кирпенко Ю. А., Сиренко Л. А., Орловский В. М., Лукина Л. Ф.* Токсины синезеленых водорослей и организм животного. Киев, 1977. 252 с.
277. *Кирсанов А. Е.* Теория Митчерлиха, ее анализ и практическое применение. М.–Л., 1931. 200 с.
278. *Комаренко Л. Е., Васильева И. И.* Влияние водорослей на питьевые качества воды и необходимость охранных мероприятий // Природа Якутии и ее охрана. Якутск, 1972. С. 140.
279. *Краснянская Н. Б., Чепенко Л. И., Ходжибаева С. М., Рунов В. И.* Биологически активные метаболиты *Nostoc muscorum* // Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве. Материалы респ. конф., Ташкент, 27–29 августа 1984. Ташкент, 1984. С. 48.
280. *Крестин С. В., Розенберг Г. С.* Об одном механизме «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Биофизика. 1996. Т. 41. Вып. 3. С. 650–654.
281. *Кричевский И. Р.* Понятия и основы термодинамики. М.: Химия, 1970. 440 с.
282. *Крупаткина Д. К.* Особенности роста фитопланктона в связи с содержанием биогенных элементов в клетках // Биология моря. 1978. Вып. 47. С. 18–25.
283. *Кулаков Ю. И.* Время как физическая структура // Развитие учения о времени в геологии. Киев: Наукова думка, 1982. С. 126–150.
284. *Куракин П. В., Малинецкий Г. Г.* Концепция скрытого времени и квантовая электродинамика // Квантовая магия. 2004. Т. 1. Вып. 2. С. 2101–2109.
285. *Кучай Л. А.* Использование концепции клеточной квоты в моделях динамики фитопланктона. ДЕП 8567-В85. ВИНТИ, 1985. 35 с.
286. *Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М.* Механика. М.: Наука, 1965. 204 с.
287. *Левич А. П.* Экстремальный принцип в теории систем и видовая структура сообществ // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Труды ИПГ. Т.1. Л., 1978а. С. 164–183.
288. *Левич А. П.* Информация как структура систем // Семиотика и информатика. 1978б. Вып. 10. С. 116–132.
289. *Левич А. П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 181 с.
290. *Левич А. П.* Теория множеств, язык теорий категорий и их применение в теоретической биологии. Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 190 с.
291. *Левич А. П.* Много ли видов могут сосуществовать на одном субстрате? // Второй Всесоюзный съезд паразитологов. Тез. докладов. Киев: Наукова думка, 1983. С. 183–184.

292. Левич А. П. Возможные пути отыскания уравнений динамики в экологии сообществ // Ж. общ. биол. 1988. Т. 49. № 2. С. 245–254.
293. Левич А. П. Потребности фитопланктона в ресурсах среды и пути управления структурой альгоценозов // Ж. общ. биологии. 1989. Т. 50. № 3. С. 316–328.
294. Левич А. П. Биотическая концепция контроля природной среды // Доклады Академии наук. 1994. Т. 337. № 2. С. 257–259.
295. Левич А. П. Экологические подходы к регулированию типов цветения эвтрофных водоемов // Доклады Академии наук. 1995. Т. 341. № 1. С. 130–133.
296. Левич А. П. Время как изменчивость естественных систем: способы количественного описания изменений и порождение изменений субстанциональными потоками // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. Часть 1. Междисциплинарное исследование. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996а. С. 235–288.
297. Левич А. П. Мотивы и задачи изучения времени // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996б. С. 9–27.
298. Левич А. П. Энтропия как мера структурированности сложных систем // Время, хаос и математические проблемы. М.: Институт исследований сложных систем МГУ им. М. В. Ломоносова. 2000. Вып. 2. С. 163–176.
299. Левич А. П. Энтропийная параметризация времени в общей теории систем // Системный подход в современной науке. М.: Прогресс-Традиция, 2004. С. 167–190.
300. Левич А. П. Модель частиц, порождающая пространство-время и становление // Основания физики и геометрии. М.: РУДН, 2008а. С. 153–188.
301. Левич А. П. Язык категорий и функторов как архетип количественного и динамического описания мира // Системы и модели: границы интерпретаций. Томск: Издательство ТГПУ, 2008б. С. 25–33.
302. Левич А. П. Моделирование «динамических» множеств // Необратимые процессы в природе и технике. М.: МГТУ им. Баумана, 2009а. С. 43–46.
303. Левич А. П. Моделирование природных референтов времени: метаболическое время и пространство // На пути к пониманию феномена времени: Конструкции времени в естествознании. Часть 3. Методология. Физика. Биология. Математика. Теория систем. М.: Прогресс-Традиция, 2009б. С. 259–335.
304. Левич А. П. Поиск законов изменчивости систем как задача темпорологии // На пути к пониманию феномена времени: Конструкции времени в естествознании. Часть 3. Методология. Физика. Биология. Математика. Теория систем. М.: Прогресс-Традиция, 2009в. С. 397–425.
305. Левич А. П. Экспликация и расчеты энтропии при формальном моделировании систем // Необратимые процессы в природе и технике. М.: МГТУ имени Баумана, 2011. С. 95–103.
306. Левич А. П., Алексеев В. Л. Энтропийный экстремальный принцип в экологии сообществ: результаты и обсуждение // Биофизика. 1997. Т. 42. Вып. 2. С. 534–541.
307. Левич А. П., Алексеев В. Л., Никулин В. А. Математические аспекты вариационного моделирования в экологии сообществ // Математическое моделирование. 1994. Т. 6. № 5. С. 55–76.

308. Левич А. П., Алексеев В. Л., Рыбакова С. Ю. Оптимизация структуры экологических сообществ: модельный анализ // Биофизика. 1993. Т. 38. Вып. 5. С. 877–885.
309. Левич А. П., Артюхова В. И. Измерение потребностей фитопланктона в субстратных факторах среды // Изв. АН СССР. Серия биол. 1991. № 1. С. 114–123.
310. Левич А. П., Булгаков Н. Г. О возможности регулирования видовой структуры лабораторного альгоценоза // Изв. РАН. Серия биол. 1993. № 4. С. 569–578.
311. Левич А. П., Булгаков Н. Г. Потребности планктонных водорослей в субстратных и энергетических ресурсах среды: концепция и измерение // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. № 1. С. 107–121.
312. Левич А. П., Булгаков Н. Г., Замолодчиков Д. Г. Оптимизация структуры кормовых фитопланктонных сообществ. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1996б. 136 с.
313. Левич А. П., Булгаков Н. Г., Максимов В. Н. Теоретические и методические основы технологии регионального контроля природной среды по данным экологического мониторинга. М.: НИА-Природа, 2004. 271 с.
314. Левич А. П., Булгаков Н. Г., Никонова Р. С. Рациональное удобрение рыбоводных прудов с разновидной посадкой // Известия РАН. Сер. биол. 1996а. № 1. С. 121–124.
315. Левич А. П., Булгаков Н. Г., Рисник Д. В., Милько Е. С. Экологический контроль окружающей среды по данным биологического и физико-химического мониторинга природных объектов // Компьютерные исследования и моделирование. 2010а. № 2. С. 199–207.
316. Левич А. П., Булгаков Н. Г., Саломатина Т. В. Гидробиологическое состояние рыбоводного пруда в ответ на учащенное внесение минеральных удобрений // Тр. ГосНИОРХ. Л., 1988. Т. 280. С. 143–149.
317. Левич А. П., Гаврилов Г. П., Столяров А. Ю. Адекватность альтернативных моделей в экологии сообществ // Экологический прогноз. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986в. С. 190–196.
318. Левич А. П., Забурдаева Е. А., Максимов В. Н., Булгаков Н. Г., Мамихин С. В. Поиск целевых показателей качества для биоиндикаторов экологического состояния и факторов окружающей среды (на примере водных объектов р. Дон) // Водные ресурсы. 2009. Т. 36. № 6. С. 730–742.
319. Левич А. П., Замолодчиков Д. Г., Алексеев В. Л. Правило лимитирующего звена для многовидовых экологических сообществ // Журн. общ. биологии. 1993б. Т. 54. № 3. С. 282.
320. Левич А. П., Лебедь А. Б. Потребности биологических видов в компонентах питания и потребление экологическими сообществами факторов среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л., 1987. Т. 10. С. 268.
321. Левич А. П., Личман Е. Г. Модельное изучение возможностей направленного изменения структуры фитопланктонного сообщества // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 5. С. 689–703.
322. Левич А. П., Любимова Е. Д., Марташвили Г. М. Видовая структура и потребление субстратно-энергетических факторов в лабораторных альгоценозах // Экологический прогноз. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986а. С. 69–103.
323. Левич А. П., Максимов В. Н., Булгаков Н. Г. Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона. Управление структурой и функциями сообществ. Учебное пособие. М.: Изд-во НИЛ, 1997. 184 с.

324. Левич А. П., Ревкова Н. В., Булгаков Н. Г. Процесс «потребление – рост» в культурах микроводорослей и потребности клеток в компонентах минерального питания // Экологический прогноз. М., 1986б. С. 132–139.
325. Левич А. П., Рисник Д. В., Булгаков Н. Г., Милько Е. С., Леонов А. О. Методические вопросы применения показателей видового разнообразия фитопланктона для анализа качества вод Нижней Волги // Использование и охрана природных ресурсов России. 2010б. № 5. С. 44–48; № 6. С. 33–38.
326. Левич А. П., Титова Е. А., Личман Е. Г., Васин А. А. Модельный анализ управления структурой альгоценозов // Математические модели рационального природопользования. Ростов-на-Дону, 1989. С. 5–15.
327. Левич А. П., Фурсова П. В. Теоремы и задачи вариационного моделирования в экологии сообществ // Фундаментальная и прикладная математика. 2002. Т. 8. Вып. 4. С. 1035–1045.
328. Левич А. П., Худоян А. А., Булгаков Н. Г., Артюхова В. И. О возможности управления видовой и размерной структурами сообщества в экспериментах с природным фитопланктоном *in vitro*. 1 // Биологический журнал Армении. 1991. Т. 44. № 3. С. 186–193.
329. Левич А. П., Худоян А. А., Булгаков Н. Г., Артюхова В. И. О возможности управления видовой и размерной структурами сообщества в экспериментах с природным фитопланктоном *in vitro*. 2 // Биол. науки. 1992. № 7. С. 17–31.
330. Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. М.–Л., 1936. 408 с.
331. Логофет О. Д. Способна ли миграция стабилизировать экосистему (математический аспект)? // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. №1. С. 122–128.
332. Максимов В. Н., Джабруева Л. В., Булгаков Н. Г., Терёхин А. Т. Концепция выявления стрессовых состояний водных экосистем методом ранговых распределений и экологически допустимые уровни загрязняющих веществ для водоемов р. Элиста // Водные ресурсы. 1997. Т. 24. № 1. С. 79–85.
333. Максимов В. Н., Милько Е. С., Левич А. П. Потребности диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* в глюкозе, нитратах и фосфатах. Лимитирующие рост концентрации веществ при культивировании без пополнения запаса ресурсов // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. № 5. С. 607–612.
334. Максимова М. П. Минеральное питание и проблема обеспеченности фитопланктона питательными солями. Обзорная информация ЦНИИТЭИРХ, 1977. Вып. 1. 39 с.
335. Малый практикум по биохимии / Под ред. проф. В. В. Юркевича. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. 209 с.
336. Мандельброт Б. Теория информации и психологическая теория частот слов // Математические методы в социальных науках. М.: Наука, 1973. С. 316–447.
337. Месарович Н., Тахикара Я. Общая теория систем: математические основы. М.: Мир, 1978. 312 с.
338. Милько Е. С., Егоров Н. С. Гетерогенность популяции бактерий и процесс диссоциации. М.: Изд-во МГУ, 1991. 142 с.
339. Милько Е. С., Ильных И. А. Влияние концентраций основных биогенных элементов в среде на динамику роста и состав популяции R-, S- и M-диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* и пути использования ими глюкозы: окисление и брожение // Микробиология. 2004. № 1. С. 37–44.

340. Милько Е. С., Красильникова Е. Н. Особенности углеводного метаболизма R-, S- и M-диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* // Микробиология. 1999. Т. 68. № 2. С. 211–214.
341. Минкевич И. Г., Андреев С. В., Ерошин В. К. Влияние органического и минерального субстратов на величину затрат клеток на поддержание // Микробиология. 1998. Т. 67. № 2. С. 176–181.
342. Митчерлих Э. А. Определение потребности почвы в удобрении. М.–Л., 1931. 104 с.
343. Мордохова Е. А., Кочетков В. В., Лобанова Е. В., Степенькин А. В., Бородин А. М. Влияние салицилата натрия на популяционную динамику ризосферного штамма *Pseudomonas aureofaciens* в почве и на корнях пшеницы // Микробиология. 2000. Т. 69. № 6. С. 844–849.
344. Музафаров А. М., Джуманиязов И. Д., Казиев С. М., Шток Д. А. Задачи и перспективы альголизации орошаемых земель // Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве. Материалы респ. конф., Ташкент, 27–29 августа 1984 г. Ташкент, 1984. С. 9.
345. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Прогресс, 1992. 181 с.
346. Никольский С. М. Курс математического анализа. Т. 1. М.: Наука, 1990. 528 с.
347. Новожилова М. И., Сокольский А. Ф., Горбунов К. В. Микрофлора и удобрение прудов аридной зоны СССР. Алма-Ата: Наука, 1987. 152 с.
348. Ньютон И. Метод флюксий и бесконечных рядов с приложением его к геометрии кривых линий // Хрестоматия по истории математики / Под ред. А. П. Юшкевича. М.: Просвещение, 1977. 223 с.
349. Общие основы изучения водных систем / Под ред. Г. Г. Винберга. Л., 1979. 276 с.
350. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
351. Одум Ю. Экология в 2–х т. М.: Мир, 1986. 328 с., 376 с.
352. Паников Н. С. Кинетика роста микроорганизмов. Общие закономерности и экологические приложения. М.: Наука, 1991. 309 с.
353. Пенроуз Р. Путь к реальности, или законы, управляющие Вселенной. М.; Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2007. 912 с.
354. Песенко Ю. А. Концепция видового разнообразия и индексы, его измеряющие // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 3. С. 380–393.
355. Печуркин Н. С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск: Наука, 1982. 112 с.
356. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
357. Планк М. Принцип наименьшего действия (1914) // М. Планк. Единство физической картины мира. М.: Наука, 1966. С. 85–98.
358. Полак Л. С. Вариационные принципы механики, их развитие и применение в физике. М.: Физматгиз, 1960. 600 с.
359. Полетаев И. А. Модели Вольтерра «хищник–жертва» и некоторые их обобщения с использованием принципа Либиха // Ж. общ. биол. 1973. Т. 34. № 1. С. 43–57.
360. Поляков Г. Д. Пособие по гидрохимии для рыбоводов. М.: Пищепромиздат, 1950. 88 с.

361. *Пригожин И.* От существующего к возникающему. М.: Прогресс, 1985. 328 с.
362. *Приц А. К.* Принцип стационарных состояний открытых систем и динамика популяций. Калининград, 1974. 123 с.
363. *Пузаченко Ю. Г., Пузаченко А. Ю.* Семантические аспекты биоразнообразия // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57. № 1. С. 1–43.
364. *Путилов К. А.* Термодинамика. М.: Наука, 1971. 376 с.
365. *Ревкова Н. В.* Сравнение роста водорослей в моно- и поликультурах на средах с разным содержанием фосфора // Биол. науки. 1987. С. 79–82.
366. *Ревкова Н. В.* Оценки клеточных квот азота и фосфора у хлорококковых водорослей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
367. *Ревкова Н. В., Булгаков Н. Г., Левич А. П.* Рост четырех видов зеленых планктонных водорослей в моно- и поликультурах и попытка расчета видовой структуры. Деп. в ВИНТИ, 1985. № 7259–В.
368. *Ризниченко Г. Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002. 232 с.
369. *Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов: Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. 302 с.
370. *Ринькис Г. Я., Ноллендорф В. Ф.* Сбалансированное питание растений макро- и микроэлементами. Рига: Зинатне, 1982. 304 с.
371. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.
372. *Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Что такое математическая биофизика (Кинетические модели в биофизике). М.: Просвещение, 1971. 136 с.
373. *Рябко Б. Я., Кудорин Б. И., Завалишин Н. Н., Кудорин А. И.* Модель формирования статистической структуры биоценозов // Известия СО АН СССР. Сер. биол. 1978. Вып. 1. С. 121–127.
374. *Сахаров В. Б., Ильяхи Л. В.* Применение метода функции желательности к анализу результатов изучения действия цинка и хрома на фитопланктон Рыбинского водохранилища // Биологические науки. 1982. № 8. С. 65–68.
375. *Свирижев Ю. М.* Феноменологическая термодинамика взаимодействующих популяций // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 6. С. 840–854.
376. *Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
377. *Свирижев Ю. М., Пасеков В. П.* Основы математической генетики. М.: Наука, 1982. 511 с.
378. *Семевский Ф. Н., Семенов С. М.* Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометиздат, 1982. 280 с.
379. *Силкин В. А., Хайлов К. М.* Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука, 1988. 230 с.
380. *Симаков К. В.* К проблеме естественнонаучного определения времени. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1994. 107 с.
381. *Сиренко Л. А.* Физиологические основы размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наукова думка, 1972. 204 с.
382. *Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я.* Цветение воды и эвтрофирование. Киев: Наукова думка, 1978. 231 с.

383. *Сиренко Л. А., Козицкая В. Н.* Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.
384. *Сироткина Н. В., Левич А. П.* Влияние тяжелых металлов на видовую и надвидовую структуры фитопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища // Человек и биосфера. Вып. 6. М.: Изд-во Московского ун-та, 1981. С. 142–150.
385. *Смирнов Н. А.* Моделирование процессов эвтрофикации // Человек и биосфера. 1982. Вып. 6. С. 42–60.
386. *Сокольская Н. И.* Формирование биопродуктивности водоемов дельты Волги и пути использования ее закономерностей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 23 с.
387. *Сокольский А. Ф.* Биопродуктивность малых озер. Астрахань: Каспрыба, 1995. 310 с.
388. *Сокольский А. Ф., Тамразова Н. И.* Некоторые итоги изучения количественного развития фитопланктона в прудах дельты Волги // Промышленное рыбководство и рыболовство во внутренних водоемах. М., 1980. С. 19–21.
389. *Сосинский А. Б.* Умер ли господин Бурбаки? // Математическое просвещение. 1998. Сер. 3. Вып. 2. С. 4–12.
390. *Страшкраба М., Гнаук А.* Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. М.: Мир. 1989. 373 с.
391. *Тейл Г.* Экономические прогнозы и принятие решений. М.: Мир, 1971.
392. *Терёхин А. Т.* Оптимизационное моделирование эволюции жизненного цикла. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2001. 53 с.
393. *Тутубалин В. Н., Барабашева Ю. М., Григорян А. А., Девяткова Г. Н., Угер Е. Г.* Дифференциальные уравнения в экологии: историко-методологическое размышление // Вопросы истории естествознания и техники. 1997. № 3. С. 141–151.
394. *Тутубалин В. Н., Барабашева Ю. М., Девяткова Г. Н., Угер Е. Г.* Научная судьба одного класса математических моделей в экологии на протяжении последнего полувека // Историко-математические исследования. Вторая серия. Вып. 3(38). М.: Янус-К, 1999. С. 249–269.
395. *Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
396. *Умнов А. А.* Математическая модель биотического круговорота вещества и энергии, происходящего в загрязненной реке // Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере Верхнего Днепра). Минск, 1973. С. 157–190.
397. *Фёдоров В. Д.* Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня // Человек и биосфера. Вып. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. С. 17–41.
398. *Фёдоров В. Д., Гильманов Т. Г.* Экология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 464 с.
399. *Фёдоров В. Д., Кафар-Заде Л.* Экспериментальное исследование физиологической активности метаболитов (фильтратов) планктонных водорослей как регуляторов их численности в смешанных культурах // Человек и биосфера. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. Вып. 1. С. 175–195.
400. *Фейнман Р.* Статистическая механика. М.: Мир, 1975.

401. Финенко З. З., Крупаткина-Акинина Д. К. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка, 1974. С. 120–135.
402. Фридман А. А. Мир как пространство и время. М.: Наука, 1965. 112 с.
403. Фурсова П. В. Алгоритмы расчетов в вариационной модели экологического сообщества // Математическое моделирование. 2003. Т. 15. № 5. С. 115–128.
404. Фурсова П. В. Вариационная модель развития поликультур микроорганизмов без пополнения запаса взаимозаменяемых ресурсов : Дис. ... канд физ.-матем. наук. М., 2004. 284 с.
405. Фурсова П. В., Левич А. П. Математическое моделирование в экологии сообществ // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. Обзорная информация, 2002. № 9. С. 1–100.
406. Фурсова П. В., Левич А. П. О регулировании состава экологического сообщества с помощью изменения отношения концентраций ресурсов в среде // Биофизика. 2004. Т. 49. № 5. С. 912–919.
407. Фурсова П. В., Левич А. П. Дифференциальные уравнения в моделировании сообществ микроорганизмов // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. № 2. С. 149–179.
408. Фурсова П. В., Левич А. П. Количественные закономерности развития сообщества диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* // Известия РАН. Сер. Биол. 2007. № 1. С. 58–67
409. Фурсова П. В., Левич А. П., Алексеев В. Л. Экстремальные принципы в математической биологии // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. № 2. С. 115–137.
410. Фурсова П. В., Милько Е. С., Ильиных И. А., Левич А. П. Выявление компонентов питания, ограничивающих рост моно- и смешанных культур диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa* // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. 2004а. № 1. С. 19–23.
411. Фурсова П. В., Милько Е. С., Ильиных И. А., Левич А. П. Подходы к управлению составом сообщества диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa*: экспериментальные данные и модельные расчеты // Биотехнология. 2005. № 1. С. 73–82.
412. Фурсова П. В., Милько Е. С., Ильиных И. А., Максимов В. Н., Левич А. П. Определение потребностей диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* в углероде, азоте и фосфоре // Микробиология. 2004б. Т. 73. № 1. С. 45–50.
413. Фурсова П. В., Милько Е. С., Левич А. П. Лимитирующие ресурсы и состав сообщества бактерий: экспериментальный и модельный анализ. М.: Геос, 2008в. 162 с.
414. Хазен А. М. Введение меры информации в аксиоматическую базу механики. М.: Рауб, 1998. 168 с.
415. Хайтун С. Д. Механика и необратимость. М.: Янус, 1996. 448 с.
416. Ханин М. А. Энергетика и критерии оптимальности онтогенетических процессов // Математическая биология развития. М.: Наука, 1982. С. 177–187.
417. Ханин М. А., Дорфман Н. Л., Кухаров И. Б., Левадный В. Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. 256 с.
418. Харленд У. Б., Кокс А. В., Ллевеллин П. Г., Пиктон К. А. Г., Смит А. Г., Уолтерс Р. Шкала геологического времени. М.: Мир, 1985. 139 с.

419. Химия углеводов / Под ред. Н. К. Кочеткова и др. М.: Изд-во «Химия», 1967. 671 с.
420. Цаленко М. Ш., Шульгейфер Е. Г. Основы теории категорий. М.: Наука, 1974. 256 с.
421. Церлинг В. В. Диагностика питания сельскохозяйственных культур. М., 1990. 235 с.
422. Шаров А. А. Понятие информации в теории категорий // Семиотика и информатика. 1976. № 8. С. 166–178.
423. Шаров А. А. Анализ типологической концепции времени С. В. Мейена // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. С. 96–111.
424. Шрейдер Ю. А. О возможности теоретического вывода статистических закономерностей текста // Проблемы передачи информации. Вып. 1. М.: Наука, 1967. С. 3–10.
425. Шрейдер Ю. А. Равенство, сходство, порядок. М.: Наука, 1971. 254 с.
426. Яблонский А. И. Математические модели в исследовании науки. М.: Наука, 1986. 352 с.

Левич Александр Петрович

Искусство и метод в моделировании систем:

вариационные методы в экологии сообществ,
структурные и экстремальные принципы,
категории и функторы

*Технический редактор А. В. Широбоков
Компьютерная верстка Д. П. Вакуленко
Корректор О. А. Шемякина*

Подписано в печать 26.03.2012. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 44,34. Уч. изд. л. 42,32.
Гарнитура Таймс. Бумага офсетная № 1. Заказ №

АНО «Ижевский институт компьютерных исследований»
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1
<http://shop.rcd.ru> E-mail: mail@rcd.ru Тел./факс: +7 (3412) 500–295

Отпечатано в полном соответствии с качеством
предоставленного электронного оригинал-макета
в типографии филиала ОАО «ТАТМЕДИЯ» «ПИК «Идел-Пресс».
420066, г. Казань, ул. Декабристов, 2
