

ПРИНЦИП МАКСИМУМА ЭНТРОПИИ И ТЕОРЕМЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ В ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ

А.П.Левич

*Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,
биологический факультет*

ВВЕДЕНИЕ

Обычный путь формального моделирования динамики систем – использование дифференциальных уравнений. Эти уравнения угадывают или получают феноменологически, формализуя эмпирические закономерности и пользуясь правдоподобными рассуждениями. Также существует подход, при котором постулируются не уравнения, а экстремальный принцип и вид экстремизируемого функционала. Сами уравнения становятся следствиями решения соответствующей вариационной задачи. Такой подход применяется как в задачах теоретической экологии (см. обзор [35]), так и при решении широкого круга общебиологических проблем. Одна из нерешенных задач состоит в углублении традиционного подхода, а именно, в попытке отыскать доводы не к угадыванию, а к выводу самих функционалов, на которых могло бы базироваться вариационное моделирование в экологии.

Известно, что угадыванию функционалов, например, в теоретической физике часто помогают соображения об их инвариантности к преобразованиям, допустимым физическими принципами. Предлагается аналогичные соображения отыскать для надорганизменных биологических систем.

Цель нынешней публикации — представить уважаемым читателям полученные к настоящему моменту теоретические и прикладные результаты вариационного моделирования в экологии сообществ. О степени осуществления замыслов предлагается судить по адекватности полученной вариационной модели и по предсказательной силе аналитических следствий модели в описании ими важных экологических принципов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ КОНТЕКСТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные экологические приложения модели относятся к группам организмов, нуждающихся в нескольких взаимозаменяемых ресурсах. Это могут быть, на-

пример, сообщества автотрофов, потребляющих углерод, азот, фосфор, кремний, энергию света и т.п. или сообщества бактерий, растущих на нескольких необходимых им одновременно субстратах. Речь идёт о существенно многовидовых сообществах конкурирующих за общие ресурсы организмов.

Модель описывает рост организмов 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 изымание 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 почти всегда видоспецифична. В то же время накопительное культивирование может служить прообразом некоторых естественных систем, например, водоёмов, в которых запасы биогенных элементов пополняются один-два раза в сезон при перемешивании обогащенных вод из-под термоклина с водными массами фотического слоя [31].

Изучается период развития от инокуляции до остановки роста, вызванной истощением одного из ресурсов, но не какими-либо иными причинами (например, не аутоксикацией, не аллелопатическими взаимодействиями и др.).

Учитывается, что рост организмов определяется не только запасами ресурсов в среде, но и внутриклеточными их запасами. А именно, подразумевается один из физиологических механизмов влияния запасов на рост: деление клеток прекращается, когда внутриклеточный запас по одному из взаимозаменяемых ресурсов достигает некоторого видоспецифического минимального значения [43]. Учет указанного обстоятельства требует специальной экспериментальной проработки [18].

Верификация модели и апробация следующих из неё путей управления структурой сообществ проводились на данных о лабораторных и природных сообществах фитопланктона. Описание материалов и методик, на основании которых получены эти данные, приводятся в тех разделах работы, где упоминаются соответствующие эксперименты, чтобы избавить читателя от обращения к ранее прочитанному материалу.

ФОРМУЛИРОВКА МОДЕЛИ

Моделируется сообщество групп организмов, где группы различаются между собой по физиологическим потребностям в ресурсах (это могут быть популяции различных видов или другие физиологически однородные группы особей). Удобно описывать такое сообщество множеством из n элементов, разбитым на w непересекающихся классов с количеством элементов в классе n_i ($i = \overline{1, w}$; $\sum_{i=1}^w n_i = n$), т.е. математической структурой множеств с разбиениями. Классы разбиения как раз соответствуют физиологиче-

ски различающимся группам организмов. Набор численностей, входящих в сообщество видов $\vec{n} = \{n_1, n_2, \dots, n_w\}$, назову состоянием сообщества.

Постулируется, что динамические системы из заданного состояния переходят в состояние, обладающее экстремальной структурой и допустимое запасами ресурсов в системе. В настоящей работе предсказывается не динамика численностей в астрономическом времени, а конечное стационарное состояние сообщества — состояние, в котором остановился рост каждой из популяций в связи с исчерпанием запасов ресурсов как в среде, так и внутри клеток.

В силу этого обстоятельства используется следствие из приведенной выше локальной формулировки экстремального принципа: система оказывается в состоянии с наиболее экстремальной (в пределах, допускаемых имеющимися ресурсами) структурой.

Поскольку системы моделируются математическими структурами, то речь идёт о сравнении и выборе экстремальных объектов именно для математических структур. Категорно-функторный метод сравнения математических структур предлагает теорему, согласно которой произвольные математические структуры упорядочены так же, как их числовые инварианты [11, 65], а инварианты структур рассчитываются через количество допустимых рассматриваемой математической структурой морфизмов структуры (или на биологическом языке — допустимых преобразований сообщества). Замечу, что инварианты структур есть обобщение кардинальных чисел на структурированные множества и зависят как от мощностей базовых множеств, так и от свойств заданной на этих множествах структуры. Поэтому в модели должны фигурировать удельные инварианты, для которых элиминирована зависимость от базовых мощностей.

Рассматривается сообщество одноклеточных организмов, где допустимы смертность и деление клеток, но не допустимы их слияние и интродукция извне. В этом случае удельный инвариант структуры множеств с разбиениями есть [63]:

$$J(\vec{n}) = \frac{n^n}{\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}},$$

где $n = \sum_{i=1}^w n_i$ есть полная численность сообщества. Логарифм такого инварианта, названный обобщённой энтропией [63], есть

$$H(\vec{n}) = \ln J(\vec{n}) = -n \sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$$

(более подробно связь инвариантов с больцмановским выражением для энтропии с индексами разнообразия и др. обсуждается в разделе об интерпретации экстремальных принципов настоящей работы).

Возникает вариационная задача на условный экстремум:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) = -\sum_{i=1}^w n_i \ln n_i + n \ln n \rightarrow \text{extr}; \\ \sum_{i=1}^w n_i = n; \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, k = \overline{1, m}; \\ n_i \geq 0, i = \overline{1, w}. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь n и n_i — искомые конечные численности, L^k — начальное содержание ресурса k в среде $L^k \geq 0$, q_i^k — конечные клеточные квоты вида i по ресурсу k , m — общее количество взаимонезаменимых ресурсов, потребляемых сообществом, w — число видов в сообществе. Акцентирую внимание на том, что ограничения в задаче заданы в виде неравенств. Обоснование ресурсных ограничений состоит в необходимости выполнения законов сохранения для ресурсов, потребленных сообществом из среды.

ТЕОРЕМЫ ВАРИАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ И ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ

ТЕОРЕМА СТРАТИФИКАЦИИ

Формулировка теоремы [23]. Все пространство ресурсных факторов $\prod_{k=1}^m L^k$ распадается (стратифицируется) на $2^m - 1$ непересекающихся областей (стратов), каждая из которых соответствует одному из подмножеств множества потребляемых сообществом ресурсов. В страте S^J , где $J \neq \emptyset$ — подмножество множества ресурсов $\{1, 2, \dots, m\}$, выполняется:

1) решение задачи (1) $n_i(\vec{L})$, где $\vec{L} \equiv \{L^1, L^2, \dots, L^m\}$, зависят только от тех L^k , для которых $k \in J$ (отметим, что, как указано в разделе о решении вариационной задачи, решение задачи (1) существует и единственно);

2) на этом решении нестрогие неравенства $\sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k$ обращаются в строгие равенства для всех $k \in J$ и в строгие неравенства для всех $k \notin J$;

Теорема задает алгоритм расчёта стратов для заданного в сообществе набора квот q_i^k . На рис.1 и 2 представлена стратификация пространства факторов среды для $m = 2$ и $m = 3$. Теорема стратификации влечёт редукцию задачи (1) к задачам:

$$\left\{ \begin{array}{l} H(\vec{n}) \rightarrow \text{extr}; \\ \sum_{i=1}^w n_i = n; \\ \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, j \in J; \\ n_i \geq 0, i = \overline{1, w}, \end{array} \right. \quad (2)$$

формулируемым для любого $J \subset \{1, 2, \dots, m\}$.

Правило лимитирующего звена. Биологическая интерпретация теоремы стратификации задаёт правило лимитирующего звена для многовидовых сообществ, популяции из которых конкурируют за несколько ресурсов [27]. Назову лимитирующими ресурсы, потребляемые сообществом из среды полностью, т.е. те, для которых балансовые неравенства задачи (1) превращаются в равенства. Согласно теореме стратификации, из заданной совокупности ресурсов \vec{L} полностью потребляются, т.е. лимитируют рост сообщества, ресурсы из набора J , идентифицирующего страт S^J , которому принадлежит заданный вектор \vec{L} . Таким образом, теорема стратификации позволяет строго предсказывать ресурсы, лимитирующие рост сообщества с заданным набором квот q_i^k .

Для монокультур правило лимитирующего звена совпадает с принципом минимума Либиха [67], а именно, при $\frac{L^1}{L^2} < \frac{q^1}{q^2}$ лимитирует фактор 1 (рис.3). Указанное условие эквивалентно $\frac{L^1}{q^1} < \frac{L^2}{q^2}$, т.е. лимитирующим оказывается ресурс, для которого достигаемая на его запасе численность минимальна (т.е. тот, который в указанном смысле “находится в минимуме”). Замечу, что формально задача (1) не определена для $w=1$, поскольку функционал в этом случае обращается в константу. Но решение задачи в этом случае может быть получено только из ресурсных ограничений, которые дают:

$$n_1 \leq \frac{L^k}{q_1^k}, \quad k = \overline{1, m},$$

т.е. реализуется $n_1 = \min_k \left\{ \frac{L^k}{q_1^k} \right\}$, или принцип минимума Либиха.

Для неодновидовых сообществ согласно правилу лимитирующего звена существуют как области, где рост ограничен одним фактором, так и несколькими, в частности, всеми факторами. Последняя ситуация в агрохимической литературе носит название “закона совокупного действия факторов” Митчерлиха [74]. Эксперименты с фитопланктоном и бактериями [43, 80, 38, 48, 36] демонстрируют предсказываемое переключение лимитирования.

Характер лимитирования при потенциальном ограничении роста сообщества, например, двумя ресурсами L^1 и L^2 рассчитывается следующим образом [24, 34]. Пусть x_0 — единственный корень уравнения $\sum_{i=1}^w x^{q_i^1} = 1$, а y_0 — единственный корень уравнения

$$\sum_{i=1}^w y^{q_i^2} = 1. \text{ Тогда величины } v(q_i^k) = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^1 x_0^{q_i^1}}{\sum_{i=1}^w q_i^2 x_0^{q_i^1}} \text{ и } \eta(q_i^k) = \frac{\sum_{i=1}^w q_i^1 y_0^{q_i^2}}{\sum_{i=1}^w q_i^2 y_0^{q_i^2}} \text{ определяют границы}$$

области $v(q_i^k) \leq \frac{L^1}{L^2} \leq \eta(q_i^k)$, где рост сообщества ограничен обоими ресурсами L^1 и L^2 .

При $\frac{L^1}{L^2} < v(q_i^k)$ лимитирует первый фактор, а при $\frac{L^1}{L^2} > \eta(q_i^k)$ — второй. В табл.1 при-

веден пример расчёта характера лимитирования при потенциальном ограничении роста альгоценоза азотом и фосфором. Примеры расчётов для других ценозов и для $m > 2$ содержатся в цитированной выше работе [27]. Опишу прямой эксперимент по проверке правила лимитирующего звена. Для альгоценоза с известными потребностями видов q_i^k ($i = \overline{1, w}$; $k = \overline{1, m}$) ставятся $2^m - 1$ колб с принадлежащими каждому из стратов J начальными значениями \vec{L}_0^J совокупности потребляемых ресурсов. После остановки роста содержимое каждой колбы разливается 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. Подобный эксперимент был проведён [21] с сообществом из трех видов микроорганизмов (зеленые водоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Ankistrodesmus falcatus* (Codra) Ralfs и цианобактерия *Anabaena variabilis* Kutz.), при различных начальных концентрациях азота и фосфора в среде. Квоты видов q_i^N и q_i^P определялись в монокультурах тех же видов по специальной методике [18]. Результаты эксперимента совпали с предсказанными наборами лимитирующих факторов (только азот, только фосфор или азот с фосфором совместно) для исходных значений концентраций веществ в среде (см. также опыты с бактериальными сообществами [36]).

Подбор видов для сбалансированной утилизации многокомпонентных субстратов. Решение задачи по подбору видов содержит два этапа [4]. Во-первых, следует выбрать матрицу квот q_i^k так, чтобы границы страта полного потребления охватили бы заданный вектор ресурсов среды (например, конус с границами $v(q_i^k)$ и $\eta(q_i^k)$ для $m = 2$ и вектор \vec{L} на рис.1). На втором этапе по найденной матрице q_i^k можно подобрать реальные виды с нужными потребностями (квотами). Подобная задача может оказаться полезной в вопросах биологической очистки вод, составления сред для культивирования и т.п.

РЕШЕНИЕ ВАРИАЦИОННОЙ ЗАДАЧИ

Формула видовой структуры. Достаточные и необходимые условия экстремума. Задачи (2) имеют решения

$$n_i(\bar{L}^J) = ne^{-\bar{\lambda}^J \bar{q}_i^J}, \quad (3)$$

где вектора \bar{L}^J , $\bar{\lambda}^J$ и \bar{q}_i^J имеют компоненты j из набора J , идентифицирующего страт, которому принадлежит вектор \bar{L}^J . Множители Лагранжа $\bar{\lambda}^J$ и полная численность n как функции потребляемых полностью в страте S^J ресурсов \bar{L}^J ищутся из алгебраических уравнений

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w e^{-\bar{\lambda}^J \bar{q}_i^J} = 1; \\ n \sum_{i=1}^w q_i^j e^{-\bar{\lambda}^J \bar{q}_i^J} = L^j, \quad j \in J. \end{cases} \quad (4)$$

Показано [23], что решение (3) всегда существует, единственно и осуществляет максимум функционала $H(\bar{n})$. В прикладной экологии формула видовой структуры (3) позволяет рассчитывать:

- численности n_i и n , если заданы запасы ресурсов L^k и потребности q_i^k ;
- парциальные потребления лимитирующих ресурсов среды популяциями сообщества $\Delta L_i^k = q_i^k \Delta n_i$, если заданы суммарные потребления ресурсов ΔL_i^k ($k \in J$)
- всем сообществам $\Delta L^k = \sum_{i=1}^w \Delta L_i^k$;
- парциальные $\Delta \tilde{L}_i^k$ и полные $\Delta \tilde{L}^k$ реальные потребления нелимитирующих ресурсов, не входящих в страт S^J ($k \notin J$).
- потребности видов q_i^k , если известны численности популяций n_i и потребления L^k (в m сериях опытов для m ресурсов).

Адекватность модели. Формула видовой структуры качественно объясняет происхождение ранговых распределений численности n_i популяций в сообществах. Более подробно происхождение ранговых распределений обсуждается в соответствующем разделе настоящей работы.

В опыте с поликультурой из 10-ти видов зелёных микроводорослей (*Chlorella vulgaris* (Bejerink.), *Scotiella nivalis* (Fritsch.), *Chromochloris cinnoborina* (Chodat.), *S. quadricauda* (Turp.), *Scenedesmus bijugatus* (Lagerh.), *Scenedesmus obliquus* (Kruger.), *Ankistrodesmus acicularis* (Korschik.), *A. braunii* (Brunnth.), *Stichococcus mirabilis*

(Lagerh.) и *Chlamydomonas humicola* (Luksch.) в течение 70 суток в нескольких повторностях измеряли численности и биомассы видов, первичную продукцию, концентрации минеральных форм азота и фосфора. В монокультурах тех же видов измеряли потребности клеток в фосфоре. Водоросли росли в накопительном режиме без барботажа на среде Бенеке. Содержание биогенных элементов в среде было подобрано так, чтобы развитие водорослей ограничивалось фосфором среды. На стационарной фазе роста распределение численности клеток описывалось формулой видовой структуры $n_i = ne^{-\lambda q_i^p}$ с коэффициентом множественной корреляции 0.97 [28]. Эта же серия опытов наряду с ещё шестнадцатью сериями экспериментов была проанализирована с помощью ранговых критериев адекватности выборок и с помощью калибровки клеточных квот [5]. Серии опытов отличались друг от друга наборами таксонов (от четырех до десяти видов в поликультуре) и начальными концентрациями азота и фосфора в среде [29]. При лимитировании роста единственным ресурсом место вида в ранжированном по убыванию ряду численностей на стационарной фазе согласно формуле видовой структуры полностью определяется рангом клеточной квоты вида по лимитирующему ресурсу (наибольшая численность соответствует наименьшей клеточной квоте). Была сделана попытка подобрать в пределах экспериментальной ошибки единственный набор рангов измеренных в опыте клеточных квот так, чтобы воспроизвести экспериментальные ранги численностей уже во всех сериях, где рост был ограничен единственным ресурсом. Это удалось сделать с ранговым коэффициентом корреляции Спирмена в пределах от 0.92 до 1.00 (табл.2). Для серий с неоднофакторным лимитированием процедура проверки адекватности формулы видовой структуры состояла в следующем. По численностям видов в паре серий рассчитывали клеточные квоты по азоту и фосфору, а для всех остальных серий с этими откалиброванными квотами по формуле видовой структуры рассчитывали численности видов и сравнивали их с экспериментальными значениями. Сравнение показало, что рассчитанные значения численностей совпадают с измеренными в опыте в пределах экспериментальных ошибок. Адекватными также оказались расчеты для сообщества диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa* [37].

Инвариантность формулы видовой структуры. Система алгебраических уравнений (4) после исключения переменной n записывается в виде:

$$\begin{cases} \sum_i \exp(-\bar{\lambda} \bar{q}_i) = 1; \\ \frac{\sum_i q_i^j \exp(-\bar{\lambda} \bar{q}_i)}{\sum_i q_i^r \exp(-\bar{\lambda} \bar{q}_i)} = \frac{L^j}{L^r}, j \in J, r \neq j, \end{cases} \quad (5)$$

откуда следует, что множители Лагранжа λ^k и вместе с ними относительные численности $\frac{n_i}{n} = e^{-\bar{\lambda} \bar{q}_i}$ зависят только от отношений ресурсов. Этот факт предоставляет возмож-

ность управления видовыми обилиями с помощью отношений ресурсов в среде (см. следующий раздел).

Видовые обилия $\frac{n_i}{n}$ также инвариантны к преобразованием подобия квот \bar{q}_i [23],

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 и его энтропийного индекса разнообразия [23]:

$$n = \sqrt[|J|]{\prod_{j \in J} L^j f(\bar{\gamma})}; \quad H = \sqrt[|J|]{\prod_{j \in J} L^j g(\bar{\gamma})},$$

где $|J|$ — количество лимитирующих ресурсов, соответствующее страту S^J ; $\gamma^j = \frac{L^j}{L}$ — отношения ресурсов, f и g — некоторые функции.

Примеры функции видовой структуры (обоснование расчётов содержится в работах [10, 23].

1) $m = 1$; $q_i = q_1 i$; $n_i = 0.36 \frac{L}{q_1} e^{-0.57i}$ — экспоненциальное распределение численностей.

2) $m = 1$; $q_i = q_1(1 + \ln i)$; $n_i = 0.23 \frac{L}{q_1} i^{-1.28}$ — гиперболическое распределение численностей.

Рис.4 иллюстрирует экспоненциальное и гиперболическое ранговые распределения видовых обилий;

3) $m = 2$; $w = 4$. Приведу экспериментальные значения квот в азоте и фосфоре для одной из серий опытов с лабораторными альгоценозами (размерность 10^{-9} мг/кл):

$$q_1^N = 3.94; \quad q_2^N = 0.91; \quad q_3^N = 1.69; \quad q_4^N = 0.41;$$

$$q_1^P = 0.79; \quad q_2^P = 0.28; \quad q_3^P = 0.22; \quad q_4^P = 0.21.$$

Результаты численных расчётов по формуле видовой структуры приведены на рис. 5, 6 и 7.

4) $m = 2$; $q_i^1 = q_1^1 i^2$, $q_i^2 = q_1^2 / i^2$ (двухфакторная “квадратичная” модель). Результаты расчётов представлены на рис. 8, 9 и 10.

5) $m = 3$; $w = 4$. Приведу экспериментальные значения потребностей в световой энергии (условные единицы, [1]) для той же опытной серии, для которой в примере (3) приведены потребности в азоте и фосфоре:

$$q_1^E = 3.24; \quad q_2^E = 1.64; \quad q_3^E = 1.14; \quad q_4^E = 0.84.$$

Результаты расчётов продемонстрированы на рис.11.

ТЕОРЕМА О МАКСИМУМЕ ВИДОВЫХ ОБИЛИЙ

Аналитический результат. Как указывалось выше, из системы уравнений (5) следует, что относительные численности видов зависят только от отношений лимитирующих рост ресурсов среды. Доказано [24, 39], что относительная численность некоторого вида принимает наибольшее возможное значение при отношениях ресурсов в среде, равных отношениям потребностей в этих ресурсах у данного вида. Рис. 12 иллюстрирует этот результат численным расчётом для случая $m = 2$, $w = 4$ и экспериментальных отношений квот.

Феноменологическая верификация теоремы. Существует ряд хорошо установленных феноменологических зависимостей, отражающих эмпирические представления о росте и потреблении фитопланктона. К ним относятся, в частности, закон Моно [75] для поглощения ресурсов из среды $\frac{dn}{dt} \sim \frac{L}{M^L + L}$, закон Друпа [43] для зависимости скорости роста от внутриклеточных концентраций веществ $\frac{dn}{dt} \sim 1 - \frac{q_{\min}^L}{q^L}$, закон сохранения вещества и т.д. На основании этих зависимостей созданы имитационные модели, учитывающие эмпирические обобщения. Поскольку в такие модели заложены реалистичные описания данных, то модели должны как “большие аппроксимирующие формулы” имплицитно описывать “правильное” поведение сообществ. Исходя из этих предпосылок, гипотеза об управляющем влиянии отношений лимитирующих рост ресурсов была испытана на следующей имитационной модели [7]:

$$\begin{cases} \frac{db_i}{dt} = V_{\max,i} F_{\text{rad},i} \prod_{k=1}^m \left(1 - \frac{q_{\min,i}^k}{q_i^k} \right) b_i, i = \overline{1, w}; \\ \frac{d(q_i^k b_i)}{dt} = u_{\max,i}^k \frac{q_{\max,i}^k - q_i^k}{q_{\max,i}^k - q_{\min,i}^k} \cdot \frac{L^k}{M_i^k + L^k} b_i, i = \overline{1, w}, k = \overline{1, m}; \\ \frac{dL^k}{dt} = - \sum_{i=1}^w \frac{d(q_i^k b_i)}{dt} \end{cases}$$

для $w = 3$ и 4 ; $m = 2$ [21]. Помимо уже введенных обозначений, здесь: b_i — биомасса вида i ; V_{\max} и u_{\max} — наибольшие скорости соответственно роста и поглощения, а M_i^k соответствующая константа полунасыщения.

После калибровки модели по данным экспериментов с лабораторным альгоценозом были проведены три машинных эксперимента соответственно с 45, 240 и 17 комбинациями начальных концентраций азота и фосфора. Зависимость видовых обилий от отношения N/P не закладывалась в модель. Результаты имитаций подтверждают гипотезу о зависимости относительных численностей от отношения N/P и о близости оптимального отношения N/P к отношению соответствующих откалиброванных минимальных квот для каждого из видов. (табл. 3, рис. 13).

Экспериментальная регуляция состава альгоценоза с помощью отношения в среде. Собственные эксперименты проводились с лабораторными поликультурами и с сообществами естественного фитопланктона *in vitro* и *in situ* [41].

Многочисленные серии лабораторных экспериментов [29] отличались друг от друга составом альгоценозов и начальными концентрациями биогенных веществ в среде. В повторностях измерялись численности, объёмы клеток; концентрации ресурсов в среде как в поликультурах, так и в соответствующих монокультурах. Контролировали начальные внутриклеточные запасы лимитирующих ресурсов; нелимитирующие параметры: свет, температура, кислотность, микроэлементы; альгологическая и бактериологическая чистота, отсутствие метаболического взаимодействия. Рассчитывали потребления всем сообществом ресурса, клеточные потребности. Опыты в режиме накопительного культивирования продолжались до стационарной стадии роста. На рис. 14 приведены результаты двух экспериментов с двухвидовыми поликультурами [19]. Замечу, что ни один из проведённых опытов не противоречил следствиям вариационного моделирования.

С естественным прудовым фитопланктоном *in vitro* проводили два опыта в различные сезоны [30]. Прудовое сообщество содержало более сотни видов, принадлежащих к нескольким крупным таксонам: Chlorophyta (Chlorococcales, Chlamydomonadales, Desmidiaceae), Bacillariophyta, Cyanophyta. В одной из серий (20 литровые аквариумы) были испытаны три различных отношения азота к фосфору в интервале от 5 до 16, в другой серии (двухлитровые колбы) — пять отношений в интервале от 2 до 200. Опыты проводились в нескольких повторностях. Рис. 15 иллюстрирует основную тенденцию: для протококковых водорослей оптимальны высокие отношения N/P, а для синезелёных и диатомовых — низкие (на отношение N/P реагируют, конечно, не высшие таксоны, а доминирующие в них виды: в Chlorococcales это *S. quadricauda*, в Cyanophyta — виды рода *Microcystis*, в Bacillariophyta — *Nitzschia sp.*). Замечу, что отношение q^N/q^P для *S. quadricauda* измеряется в десятках единиц [18], а для видов рода *Microcystis* оптимальное отношение составляет 5-10 [81]. В описываемом опыте оценивалось влияние отношения N/P и на размерную структуру сообщества. Оказалось (рис. 16), что с ростом величины N/P растёт биомасса классов мелких клеток и убывает — крупных (естественно, что меняются не размеры клеток, а доля в сообществе видов, имеющих соответствующие размеры).

Исследования *in situ* вели [64, 26, 25] в течение 3-х лет на семи экспериментальных рыбоводных прудах от 0.25 до 3.5 га и глубиной около 1.5 м. В опытные и контрольные пруды с начала апреля вносили минеральные азот и фосфор в различных пропорциях: N/P = 4 в контрольных прудах и N/P = 25-50 – в опытных. Кроме того, привлекались данные о фитопланктоне и гидрохимических характеристиках тех же прудов в другие сезоны (всего около 20 “годопрудов”). Исследовали биомассы популяций фитопланктона, контролировали гидрохимические показатели прудов. Высокие отношения N/P приводили к увеличению доли протококковых водорослей и снижению

доли синезелёных (в составе которых доминировали неазотфиксирующие виды). Рис. 17 иллюстрирует типичную динамику относительных биомасс для одного из прудов в одном из сезонов.

Многочисленные лабораторные опыты с проточным культивированием штаммов и природного фитопланктона обнаруживают существование оптимальных видоспецифичных отношений для концентраций азота, фосфора, кремния [90, 86, 60, 89, 81, 49, 88, 77, 54, 44, 50].

В природных водах первые наблюдения роли отношений веществ для развития фитопланктона относятся ещё к 30-м годам [78]. Показательны работы Смита [84, 85], который проанализировал данные по десяткам озёр мира и обнаружил, что доля синезелёных в озёрных альгоценозах резко падает при превышении для атомных отношений N/P значения, равного 25. Тилман [90] назвал обнаруженную закономерность “драматическим воздействием отношения N/P на таксономический состав озёр.” Широко известна серия многолетних экспериментов на малых озёрах Швеции [82, 45], где изменение отношения N/P также приводило к смене типа цветения водоёма. Зависимость высокого обилия синезелёных от низких отношений N/P (или высокого обилия зелёных при высоких значениях N/P) была замечена в озёрах США [71, 87], Юго-восточной Азии [42], Южной Африки [52], Франции [73]. Обратнопорциональная зависимость между численностью синезелёных водорослей и величиной N/P показана путём статистического корреляционного анализа для многих озёрных экосистем [91].

Одним из возможных механизмов подобных обнаруженных зависимостей численностей синезелёных и зелёных водорослей от отношения N/P может быть выявленная теоремой о максимуме видовых обилий зависимость оптимального отношения N/P от отношения соответствующих потребностей клеток (в тех случаях, если для доминирующих в ценозах видов зелёных водорослей это отношение высокое, а для синезелёных — низкое).

Модельные и эмпирические данные о роли отношений N/P для видовой и размерной структур фитопланктонных сообществ позволили сформулировать концепцию направленного регулирования типов цветения водоёмов с помощью биогенного манипулирования [13, 62]. В вопросах деэвтрофирования регулирование с помощью отношения N/P предоставляет возможность парадоксального управления. А именно, обычный путь деэвтрофирования состоит в снижении фосфорной нагрузки (стрелка АВ на рис. 1). Но если для доминирования цианобактерий действительно существенно низкое отношение N/P, а не абсолютные дозы биогенных веществ, то переход от цветения водоёма синезелёными к цветению, например, протококковыми можно добиться и добавками азотных соединений в водоёмы (стрелка АС на рис. 1), что технически и экономически гораздо доступнее, чем изъятие фосфора или его ограничение в стоках. Возникающая при повышенных дозах питательных веществ дополнительная первичная продукция (теперь уже в виде биомассы протококковых) легко может быть утилизирована и превращена во вторичную продукцию консументами (например специально индуци-

руемыми в водоём фитопланктоидными рыбами), поскольку зелёные водоросли в отличие от многих таксонов синезелёных не являются трофическим тупиком и, как правило, не токсичны. Переход из области однофакторного лимитирования (точка А на рис. 1) в область двухфакторного (точка С на рис. 1) к тому же гарантирует отсутствие накопления биогенных веществ в среде в виду их полного сбалансированного потребления.

Регуляция состава фитопланктонного сообщества может оказаться полезной и в случае оптимизации (по видовому или биохимическому составу, по размерной структуре) кормовых фитопланктонных сообществ при выращивании беспозвоночных, растительноядных рыб и других форм аквакультуры [25, 26].

Увеличение доли синезелёных с помощью снижения отношения N/P в среде может оказаться полезным в целях обеззараживания сточных вод при их использовании для полива или в целях улучшения биологических свойств поливных вод.

ИНТЕРПРЕТАЦИИ И ОБСУЖДЕНИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ПРИНЦИПОВ.

ТЕОРЕМА ГИББСА

Экстремизируемый инвариант и энтропия. Экстремизируемый в рассмотренных вариационных задачах функционал обобщённой энтропии $H(\bar{n})$ был получен как логарифм удельного инварианта, возникшего при упорядочении описывающих систему математических структур. Сходство величины H с формулой для больцмановской энтропии не случайно, поскольку и инварианты структур и статистическая энтропия рассчитываются как количества некоторых преобразований (в случае статистики о них говорят как о “микросостояниях”). Однако, полученный в нашем случае при функторном сравнении структур функционал никак не связан со статистическим контекстом: его применение не требует ни больших численностей n_i , ни большого числа видов w .

Конкретный вид формулы обобщённой энтропии зависит от типа допустимых структурой исследуемой системы преобразований. В табл. 4 в качестве иллюстрации сведены некоторые из функторных инвариантов структур [11].

Подстановка решения задачи (1) — формулы видовой структуры (3) — в формулу для энтропии представляет энтропию как функцию лимитирующих развитие системы ресурсов

$$H(\bar{L}) = \sum_{k \in J} \lambda^k(\bar{L}) L^k .$$

В термодинамическом случае, когда речь идет о максимуме энтропии газа при ограничении только потоком тепла $L^1 \equiv \Delta Q$, получаем $H = \Delta Q/T$, где $1/T \equiv \lambda^1$ — соответствующий множитель Лагранжа. Тем самым устанавливается связь “обобщенной энтропии” H с энтропией феноменологической термодинамики.

Таким образом, применённый экстремальный принцип может рассматриваться как одна из модификаций или, если это покажется приемлемым, как обоснование принципа максимальной энтропии [40, 47, 55, 33, 66, 53, 51], нашего широчайшее при-

менение в задачах из самых различных областей – от чистой математики и теоретической физики до экологии и лингвистики.

Энтропийному принципу эквивалентны и другие термодинамические экстремальные принципы:

Максимум энтропии H с ограничением по энергии E влечёт минимум функции Лагранжа $F = E - TH$, называемой в термодинамике свободной энергией (связь абсолютной температуры T с множителем Лагранжа указана двумя абзацами выше).

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 [56, 57, 59] 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 (“обобщённой энтропией”). Таким образом, предложенный в данной работе экстремальный принцип представляет собой модификацию принципа максимальной эксергии С. Йоргенсена, дополненную нетермодинамическим методом расчёта энтропии.

Сложность, информация, самоорганизация, экспансия, мера структурированности, "устойчивость", разнообразие. “Энтропийное” происхождение функционала H порождает для него ещё несколько возможных интерпретаций:

Мера сложности систем.

Количество информации, заключённой в структуре системы [58, 9].

Степень самоорганизации системы [8, 14].

В своей первоначальной формулировке (см. раздел о формулировке модели) обсуждаемый экстремальный принцип постулируется как реализация состояний системы с экстремальной структурой. Конструкция сравнения структурированных множеств [3, 11, 65] аналогична конструкции сравнения бесструктурных множеств по мощностям. Поэтому предложенный экстремальный принцип обобщает на многовидовые сообщества принцип максимальной экспансии (в пределах доступных ресурсов), подразумеваемый обычно в биологии для отдельных популяций.

О функционале $H(\bar{n})$ можно говорить как о мере структурированности сообщества, т.е. как о степени удалённости разбиения множества от его бесструктурного аналога [16]. И мы возвращаемся к формулировке экстремального принципа как принципа реализации экстремальной структуры.

Для систем с одинаковой мощностью базового множества n величина удельного инварианта $J(\bar{n}) = \frac{n^n}{\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}}$ будет наибольшей, если минимален знаменатель

$\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}$. Эта величина есть количество допустимых структурой системы (в данном случае структурой разбиения на непересекающиеся группы особей) преобразований. Таким образом, экстремальный принцип сводится к требованию реализации состояния с наименьшим количеством допустимых преобразований, или, в указанном смысле, — наиболее “устойчивой” структурой.

Величину $\frac{1}{n} H(\bar{n}) = -\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \log \frac{n_i}{n}$ экологи применяют как индекс разнообразия

видовой структуры сообществ [70]. Замечу, что рассмотрение сообществ с иными, нежели в предложенной модели (раздел о формулировке модели), допустимыми преобразованиями приводит к формулам инвариантов структуры, совпадающими с другими известными индексами разнообразия (подробнее см. начало следующего раздела). В силу указанных отождествлений рассматриваемый экстремальный принцип может интерпретироваться как требование максимального видового разнообразия сообществ (см., например, [68]).

Теорема Гиббса. Можно показать [17, 22], что задача (1)

$$\begin{cases} H(\bar{n}) \rightarrow \max; \\ L^k(\bar{n}) = \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, k = \overline{1, m} \end{cases}$$

для любого $j = \overline{1, m}$ равносильна задачам

$$\begin{cases} L^j(\bar{n}) \rightarrow \min; \\ L^k(\bar{n}) \leq L^k, k = \overline{1, m}; k \neq j; \\ H(\bar{n}) \geq H_0. \end{cases}$$

Таким образом, оказывается, что вместо формулировки экстремального принципа “энтропия системы максимальна, при условии, что потребление ресурсов ниже определённого запаса” справедлива формулировка “потребление системой ресурсов минимально, при условии, что энтропия системы (или её сложность, разнообразие, и т.д.) выше некоторого порога”, т.е. принцип максимума энтропии эквивалентен принципу минимума потребления системой лимитирующих ресурсов. Указанная теорема является обобщением теоремы Гиббса [47] о равносильности требования максимума энтропии газа (при заданной энергии) процедуре минимизации энергии (при заданной энтропии).

О принципе полного потребления. В контексте интерпретации энтропийного экстремального принципа полезно сопоставить его с другими возможными экстремальными принципами. Рассмотрим балансовые ограничения из (1), представляющие собой законы сохранения ресурсов, в качестве самостоятельных исходных предпосылок для моделирования:

$$\sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}. \quad (6)$$

Можно показать [20], что в системе (6) в равенстве могут обратиться все неравенства, а могут только некоторые из них. Матрица потребностей (клеточных квот) q_i^k порождает в пространстве ресурсов $\prod_{k=1}^m L^k$ выпуклый конус (рис. 18) — линейную оболочку, натянутую на вектора $\vec{q}_i = \{q_i^1, q_i^2, \dots, q_i^m\}$, — внутри которого (и только внутри), исходя из законов сохранения (6), все m ресурсов могут потребиться полностью. Для вектора ресурсов \vec{L} с вершиной вне этого конуса полностью потребляются ресурсы, для которых оси пространства ресурсов перпендикулярны тем граням параллелепипеда с диагональю \vec{L} , которые пересекаются с конусом полного потребления.

Для модели (6) можно ввести экстремальный принцип “полного потребления”: ресурсы, которые могут быть потреблены полностью согласно законам сохранения, обязательно потребляются полностью.

Если ориентироваться на принцип полного потребления, то вместо задачи с неравенствами (1) следует сформулировать задачу

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \text{extr}; \\ \sum_{k=1}^w q_i^k n_i = L^k, k \in T, \end{cases} \quad (7)$$

где в множество индексов T входят ресурсы, полностью потребляемые согласно законам сохранения (6).

Конус полного потребления задачи (6) оказывается более широким, чем криволинейный конус полного потребления из теоремы стратификации для задачи (1) (см. раздел о теореме стратификации). Это обстоятельство позволяет попытаться сделать выбор между энтропийным экстремальным принципом и принципом полного потребления с помощью обращения к эксперименту: на рис. 19 приведены различающиеся в пространстве между конусами зависимости численностей от величины L^1/L^2 в двухфакторной задаче.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ МОДЕЛЬНЫХ КОНСТРУКТОВ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РАНГОВЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ

Если пронумеровать группы организмов в порядке убывания их численностей, то номер группы i называют рангом группы, а зависимость численностей групп $n(i)$ от их ранга — ранговыми распределениями. Ранговые распределения численностей (или биомасс) представляют собой действенный инструмент количественного исследования структуры экологических сообществ и нормирования нарушающих структуру воздействий.

В качестве групп могут выступать биологические таксоны; размерные классы; совокупности особей, объединенные по каким-либо физиологическим или иным призна-

кам. В обзорах по применению ранговых распределений в экологии [10, 46, 32] можно найти немало ссылок на исследования сообществ планктона, бентоса, перифитона, птиц, млекопитающих, насекомых, высших растений и многих других организмов.

Для феноменологического описания ранговых распределений [10] в экологии применяются 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” $n(i) \sim \ln 1/i$ (в формулах $n(i)$ обозначает численность особей ранга i ; z , β и B — параметры моделей).

Формула видовой структуры (3) (см. соответствующий раздел) объясняет происхождение ранговых распределений.

Пусть $m = 1$, т.е. потребляется единственный ресурс. Пусть потребности видов в этом ресурсе распределены линейно: $q_i \equiv q_1 i$. Тогда формула видовой структуры задает экспоненциальное ранговое распределение $n_i/n = z^i$, где $z = \exp\{-\lambda q_1\}$ (см. также примеры в разделе о формуле видовой структуры). Пусть потребности видов распределены по закону $q_i = q_1 \ln(B+i)$, тогда $n_i/n \propto 1/(B+i)^\beta$, где $\beta = \lambda q_1$. Для такого медленно меняющегося распределения потребностей, как $q_i \sim \ln \ln i$, получаем распределение численностей, близкое к задаваемой модели “разломанного стержня” распределению $n_i \sim -\ln i$. В случае двух ресурсов и распределений потребностей $q_i^1 \sim i$ и $q_i^2 \sim \ln i$ получаем двухпараметрическое дзета-распределение численностей. Становится понятной резко убывающая форма ранговых распределений: согласно формуле видовой структуры, численности экспоненциально зависят от монотонных распределений потребностей. Таким образом, распределение численностей полностью порождается распределением их потребностей. См. также другие примеры в разделе о формуле видовой структуры. Рис.4. иллюстрирует эмпирические ранговые распределения для фитопланктона.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Происхождение индексов разнообразия. Параметры ранговых распределений (множители Лагранжа модели) отражают скорость (резкость, выровненность, 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 — $\frac{w-1}{\log n}$ [69], для гиперболических распределений — $\frac{w}{\sqrt{n}}$ при $\beta = 2$ [72] или $\frac{w-1}{n}$ при $\beta = 1$ [76]. Эти индексы выделяют в класс параметрических [10].

Другой класс образуют императивные индексы разнообразия типа энтропийного индекса $-\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$ [70], индекса Симпсона $1 - \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^2$ [83] или индекса Пилоу

$\frac{1}{n} \ln \frac{n!}{\prod_{i=1}^w n_i!}$ [79]. Эти индексы однозначно связаны с инвариантами математических

структур, порождающими функционалы вариационной модели. Энтропийный функционал возник (см. раздел о формулировке модели) при моделировании сообщества структурой множеств с разбиениями, а также со смертностью и делением клеток в качестве допустимых преобразований (инъективные и сюръективные, но не функциональные и не всюду определённые соответствия в табл.4). Если допустить, кроме названных преобразований, поглощение одних организмов другими и интродукцию особей извне (произвольные соответствия в табл.4), то удельный инвариант приобретает вид $2^n / \prod_{i=1}^w 2^{n_i^2}$, а экстремизируемый функционал — логарифм инварианта —

$n^2 \left(1 - \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n} \right)^2 \right)$, т.е. оказывается пропорциональным индексу разнообразия Симпсона.

Если допустимо только неизменное существование особей (инъективные, функциональные, всюду определённые 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.

Теорема о биологическом разнообразии. Согласно вариационной модели можно утверждать, что биологическое разнообразие есть следствие ограниченности биогенных ресурсов на Земле. Точнее, справедлива теорема: неограниченность ресурсов влечёт возможность существования только одновидовых сообществ. Действительно, решение методом неопределённых множителей Лагранжа вариационной задачи (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

$\sum_{i=1}^w n_i = n$ влечёт $w = 1$.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ МНОЖИТЕЛЕЙ ЛАГРАНЖА

Интерпретация множителей Лагранжа (во всяком случае при $m = 1$) как параметрических индексов разнообразия уже была продемонстрирована в предыдущем разделе.

Другая интерпретация связана с анализом размерности множителей Лагранжа. В виду безразмерности показателя экспоненты в формуле видовой структуры (3), 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 . (Замечу, что в случае термодинамики идеального газа при заданной энергии выполняется $1/\lambda = T$, где абсолютная температура T пропорциональна средней кинетической энергии молекул.)

Ещё одна интерпретация связана с теоремой вариационного моделирования, утверждающей, что

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} = \lambda^k$$

[61], т.е. множитель Лагранжа λ^k является скоростью изменения энтропии H при изменениях ресурса k , поэтому его можно интерпретировать [6] как “силу влияния” фактора k на “целевую функцию” H .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Работы в области вариационного моделирования могут быть продолжены в нескольких направлениях.

Дальнейшего развития требует категорно-функторный базис модели. В частности, необходимо формальное, а не эвристическое обоснование формулы удельного инварианта. Возможны расчёты функционалов для сообществ с более сложными типами структур, например, с возрастной или трофической структурами.

Желательна “локальная”, а не глобальная формулировка экстремального принципа, позволяющая описывать траектории системы, а не только стационарные состояния. Поиск динамических уравнений может оказаться перспективным на пути выбора динамических систем, для которых вычисляемая обобщённая энтропия является функцией Ляпунова.

Доступно решение вариационных задач для иных, нежели рассмотренный в настоящей работе, функционалов и ограничений; доступны формулировки и доказательства соответствующих аналогов уже имеющих теорем, формализация подходов к учёту потребления взаимозаменяемых ресурсов, моделирование эксплуатируемых популяций и т.п.

Необходима дальнейшая опытная верификация следствий модели, в частности проведение описанных выше экспериментов по проверке правила лимитирующего зве-

на и по выбору между энтропийным экстремальным принципом и принципом полного потребления. Интересен поиск физиологических механизмов, ответственных за реализацию теоремы о максимуме видовых обилий в случае равенства для организма отношений внешних и внутренних концентраций лимитирующих ресурсов.

Заслуживает внимания приложение идей вариационного моделирования в экологии к описанию техноценозов или экономических систем, функционирующих в условиях конкуренции за ресурсы [15].

Важное прикладное значение может иметь применение следствий вариационного моделирования к проблемам экологического нормирования. Дело в том, что конструкции модели (функционалы, множители Лагранжа, решения вариационной задачи) задают количественные закономерности, отклонение от которых может интерпретироваться как степень нарушения нормального функционирования системы. Многие из этих конструкций, в частности ранговые распределения, параметрические и императивные индексы разнообразия, систематически используются в качестве интегральных оценочных характеристик в экологии сообществ [10, 15]. Вариационная модель позволяет осознанно выбрать адекватные исследуемой ситуации характеристики и осуществлять по биологическим показателям оценку экологического состояния природных объектов на шкале “норма-патология”. Наличие же такой оценки, в свою очередь, позволяет рассчитывать региональные нормативы экологически допустимых уровней для факторов среды, нарушающих экологическое благополучие [12, 2].

Работа выполнена при поддержке Российского гуманитарного научного фонда (грант № 03-03-00040а) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 02-04-48085).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Булгаков Н.Г.* // Биологические науки. 1990. № 7. С. 58.
2. *Булгаков Н.Г., Левич А.П., Максимов В.Н.* // Экологический мониторинг. Часть 5. Учебное пособие. Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2003. С.93.
3. *Бурбаки Н.* Теория множеств. М.: Мир, 1965.
4. *Замолодчиков Д.Г., Левич А.П.* // Вестник Моск. ун-та. Сер.биологическая. 1992. № 3. С. 40.
5. *Замолодчиков Д.Г., Левич А.П., Рыбакова С.Ю.* // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.15. Л.: Гидрометеиздат, 1993. С. 234.
6. *Интрилигатор М.* Математические методы оптимизации и экономическая теория. М.: Прогресс, 1975.
7. *Йоргенсен С.Э.* Управление озерными экосистемами. М.: Агропромиздат, 1985. 160 с.
8. *Климонтович Ю.Л.* Статистическая теория открытых систем. М.: Янус, 1995.
9. *Левич А.П.* // Семиотика и информатика. 1978. № 10. С. 116.
10. *Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 182 с.
11. *Левич А.П.* Теория множеств, язык теории категорий и их применение в теоретической биологии. Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 190 с.
12. *Левич А.П.* // Доклады Академии наук. 1994. Т. 337. № 2. С. 257.
13. *Левич А.П.* // Доклады Академии наук. 1995. Т. 341. № 1. С. 130.
14. *Левич А.П.* // Труды международной конференции “Критерии самоорганизации в физических, химических и биологических системах”. Суздаль, 1995. С. 108.
15. *Левич А.П.* // Математическое описание ценозов и закономерности технетики. Абакан: Центр системных исследований, 1996. С. 93.
16. *Левич А.П.* // Труды семинара “Время, хаос и математические проблемы”. М.: Ин-т математических исследований сложных систем МГУ, 2000. Вып. 2. С.163.
17. *Левич А.П., Алексеев В.Л.* // Биофизика. 1997. Т. 42. Вып. 2. С. 534.
18. *Левич А.П., Артюхова В.И.* // Изв. АН СССР. 1991. № 1. С. 114.
19. *Левич А.П., Булгаков Н.Г.* // Известия РАН. Сер. биол. 1993. № 4. С. 569.
20. *Левич А.П., Лебедь А.Б.* // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1987. Т. 10. С. 268.
21. *Левич А.П., Личман Е.Г.* // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 5. С. 689.
22. *Левич А.П., Фурсова П.В.* // Фунд. и прикл. математика. 2002. Т. 8. Вып. 4. С. 1035.
23. *Левич А.П., Алексеев В.Л., Никулин В.А.* // Мат. моделирование. 1994. Т. 6. № 5. С. 55.
24. *Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю.* // Биофизика. 1993. Т. 38. Вып. 5. С. 877.
25. *Левич А.П., Булгаков Н.Г., Замолодчиков Д.Г.* Оптимизация структуры кормовых фитопланктонных сообществ. Под редакцией проф. В.Н.Максимова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1996б. 136 с.

26. Левич А.П., Булгаков Н.Г., Никонова Р.С. // Известия РАН. Сер. биол. 1996. № 1. С. 121.
27. Левич А.П., Замолотчиков Д.Г., Алексеев В.Л. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 3. С. 282.
28. Левич А.П., Любимова Е.Д., Марташвили Г.Ш. // Экологический прогноз. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. С. 69.
29. Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г. Экспериментальная и теоретическая экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ. М.: Изд-во НИЛ, 1997. 188 с.
30. Левич А.П., Худоян А.А., Булгаков Н.Г., Артюхова В.И. // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1992. № 7. С. 17.
31. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 328 с.
32. Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 1. С. 1.
33. Фейнман Р. Статистическая механика. М.: Мир, 1975.
34. Фурсова П.В. // Мат. моделирование. 2003. Т. 15. № 5. С. 115.
35. Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.Л. // Усп. соврем. биол. 2003. Т. 123. № 2. С. 115.
36. Фурсова П.В., Милько Е.С., Ильиных И.А., Левич // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 2004. № 1. С. 19.
37. Фурсова П.В., Милько Е.С., Ильиных И.А., Левич А.П. // Биотехнология. 2004 (в печати).
38. Ahlgren G. Effects on algal growth rates by multiple nutrient limitation // Archiv. f. hydrobiologie. 1980. V. 89. № 1-2. P. 43.
39. Alexeyev V.L., Levich A.P. // Bull. of Mathemat. Biology. 1997. V. 59. № 4. P. 649.
40. Boltzmann L. Lectures on Gas Theory. Berkley: California Univ.Press, 1964.
41. Bulgakov N.G., Levich A.P. // Archiv für Hydrobiologie. 1999. V. 46. № 1. P. 3.
42. Cho K-S., Kim B-Ch., Heo W-M. // Dev. Ecol. Perspect. 21st Cent. 5th Int. Congr. Ecol., 23-30 August, at Yokohama. Yokohama, 1990. P. 356.
43. Droop M.R. // J. Phycol. 1973. V. 9. P. 264.
44. Egge J.K., Heimdal B.R. // Sarsia. 1994. V. 79. P. 333.
45. Findley D.L., Kasian S.E.M. // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1987. V. 44. Suppl. P. 35.
46. Frontier S. // Oceanogr. and Mar. Biol. Annual. Rev. 1985. V. 23. P. 253.
47. Gibbs J.W. Elementary principles in statistical mechanics. N.Y.: Longmans, 1902.
48. Groot W.T. de. Modelling the multiple limitation of algal growth // Ecological Modelling. 1983. V. 18. P. 99.
49. Grover J.P. // Limnol. and Oceanogr. 1989. V. 34. P. 349.
50. Grover J.P. Resource competition. Population and community ecology series 19. New York:Chapman and Hall, 1997.
51. Gzyl H. The Method of Maximum Entropy. Singapore, New Jersey, London, Hong Kong: World Scientific, 1995.
52. Haarhoff J., Langenegger O., Merwe P.J. // Water S. Afr. 1992. V. 18. P. 27.

53. *Haken H.* Information and Self-organization: a Macroscopic Approach to Complex Systems. Berlin: Springer, 1988.
54. *Holm N.P., Armstrong D.* // Limnol. and Oceanogr. 1981. V. 26. P. 622.
55. *Jaynes E.T.* // Phys. Rev. 1957. V. 106. P. 620.
56. *Jørgensen S.E.* // Ecological Modelling. 1986. V. 31. P. 1.
57. *Jørgensen S.E.* // Ecological Modelling. 1988. V. 41. P. 117.
58. *Jørgensen S.E.* // J. Theor. Biology. 1995. V. 175. P. 13.
59. *Jørgensen S.E., Nielsen S.N., Mejer H.* // Ecological modelling. 1995. V. 77. P. 99.
60. *Kilham S.S.* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1986. V. 43. P. 351.
61. *Lancaster K.* Mathematical Economics. N.Y., 1968.
62. *Levich A.P.* // J. of Aquatic Ecosystem Health. 1996. V. 5. P. 1.
63. *Levich A.P.* // On the Way to Understanding the Time Phenomenon: the Construction of Time in Natural Science. Part 1. Interdisciplinary Time Studies. World Scientific, 1995. P. 149.
64. *Levich A.P., Bulgacov N.G.* // Russian Journal of Aquatic Ecology. 1992. № 2. P. 149.
65. *Levich A.P., Solov'yov A.V.* // Cybernetics and Systems. 1999. V. 30. № 6. P. 571.
66. *Levine R.D., Tribus M.* (Eds.). The Maximum Entropy Formalism. Cambridge, Mass.: MTT Press, 1978.
67. *Liebig J.* Chemistry in its application to agriculture and physiology. L.: Taylor and Walton, 1840.
68. *Lurie D., Valls J., Wagensberg J.* // Bull. Math. Biology. 1983. V. 45. P. 869.
69. *Margalef R.* // Publnes. Inst. Bilo. Apl. Barcelona. 1951. V. 9. № 5.
70. *McArthur R.H.* // Ecology. 1955. V. 36. № 7. P. 533.
71. *McQueen D.J., Lean D.R.S.* // Can. J. Fish and Aquat. Sci. 1987. V. 44. P. 598.
72. *Menhinick E.F.* // Ecology. 1964. V. 48. P. 392.
73. *Michard M., Aleya L., Verneaux J.* // Arch. Hydrobiol. 1996. V. 135. №3. P. 337.
74. *Mitscherlich E.A.* // Landw. Jahrb. 1909. V. 38. S. 595.
75. *Monod J.* Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. Paris: Hermann, 1942.
76. *Odum H.T., Cantlon J.E., Kornicker L.S.* // Ecology. 1960. V. 41. P. 395.
77. *Pauw N. de, Naessens-Foucquaert E.* // Hydrobiol. Bull. 1991. V. 25. P. 23.
78. *Pearsall W.H.* // J. Ecol. 1930. V. 18. P. 306.
79. *Pielou E.C.* Ecological diversity. N.Y.-London-Sydney-Toronto: Wiley Interscience Publ, 1975.
80. *Rhee G.-Yull.* // Limnol. and Oceanogr. 1978. V. 23. P. 10.
81. *Rhee G.-Yull., Gotham J.T.* // J. Phycol. 1980. V. 16. P. 486.
82. *Schindler D.W.* // Science 1977. V. 195. P. 260.
83. *Simpson E.H.* // Nature. 1949. V. 169. P. 688.
84. *Smith V.H.* // Science. 1983. V. 225. P. 669.
85. *Smith V.H.* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1986. V. 43. P. 148.
86. *Sommer U.* // Archiv für Hydrobiologie. 1983. V. 96. P. 399.
87. *Stockner G., Shortreed S.* // Limnol. and Oceanogr. 1988. V. 33. P. 1348.

88. *Suttle C.A., Cochlan W.P., Stockner J.G.* // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1991. V. 48. P. 1226.
89. *Suttle C.A., Harrison J.* // *Limnol. and Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 186.
90. *Tilman D.* *Resource competition and community structure.* Princeton, New Jersey, 1982. 290 p.
91. *Varis O.* // *Hydrobiologia.* 1991. V. 21. P. 209.

Таблица 1а. Характер лимитирования при потенциальном ограничении роста четырехвидового альгоценоза азотом (N) и фосфором (P). Клеточные квоты q_i^k (10^{-9} мг/кл) и параметры границы страта $v(q_i^k)$ и $\eta(q_i^k)$, зависящие от квот q_i^k

Вид водоросли	Ресурсы		
	N	P	N/P
<i>S. quadricauda</i>	1.2	0.02	60.0
<i>S. obliquus</i>	0.46	0.025	18.4
<i>A. falcatus</i>	0.4	0.04	10.0
<i>Ch. vulgaris</i>	0.6	0.02	30.0
$v(q_i^k)$			17.5
$\eta(q_i^k)$			31.7

Таблица 1б. Характер лимитирования при потенциальном ограничении роста четырехвидового альгоценоза азотом (N) и фосфором (P). Содержание ресурсов в средах (мг/л), принадлежащих различным стратам, и лимитирующий ресурс

Номер среды	Ресурсы			Лимитирующий ресурс
	N	P	N/P	
1	6	0.05	120	P
2	6	0.10	60	P
3	6	0.20	30	N, P
4	6	0.40	15	N
5	6	1.00	6	N

Таблица 2. Общий набор калиброванных квот (q) и результаты предсказания с его помощью относительной численности видов в сообществах (r_e — ранг вида в сообществе в эксперименте, r_m — ранг вида в сообществе по модели, r_q — ранг квоты, S — ранговый коэффициент корреляции по Спирмену)

Вид	r_q	Серия опыта									
		1		2		3		4		5	
		r_e	r_m	r_e	r_m	r_e	r_m	r_e	r_m	r_e	r_m
<i>A. brauni</i>	4	3	3								
<i>A. acicularis</i>	9	4	6	7	7	7	7	7	7	4	4
<i>S. obliquus</i>	2	1	1								
<i>S. nivalis</i>	8	5	5	5	6	6	6	6	6		
<i>Ch. cinnoborina</i>	12	9	9								
<i>Ch. humicola</i>	13	10	10								
<i>Ch. vulgaris</i>	5	7	4	3	3	4	3	3	3	3	3
<i>S. mirabilis</i>	11	8	8	8	8	8	8	8	8		
<i>S. bijugatus</i>	10	6	7								
<i>S. quadricauda</i>	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>A. 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	

Таблица 3. Зависимость относительных численностей видов в сообществе от отношения N/P в среде при имитационном моделировании

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: *S.q.* — *S. quadricauda*, *S.o.* — *S. obliquus*, *A.f.* — *A. falcatus*, *C.v.* — *Ch. vulgaris*, N — азот, P — фосфор.

Таблица 4. Количество соответствий из множества X (с количеством элементов x) в множество A (с количеством элементов a). C^k означает множество C с количеством элементов в нем k . Нижние индексы означают, что подсчитывается количество соответствий, обладающих теми свойствами, обозначения которых вошли в индексы:

p — всюду определенные соответствия;

f — функциональные соответствия;

i — инъективные соответствия;

s — сюръективные соответствия.

$I^X(A) = 2^{xa}$	$I_{fs}^X(A) = \sum_{k=0}^x \binom{x}{k} I_{pfs}^A(C^k)$
$I_p^X(A) = (2^a - 1)^x$	$I_{fi}^X(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} \binom{x}{k} k!$
$I_f^X(A) = (a + 1)^x$	$I_{si}^X(A) = x^a$
$I_s^X(A) = (2^x - 1)^a$	$I_{pfs}^X(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} (-1)^k (a - k)^x$
$I_i^X(A) = (x + 1)^a$	$I_{pfi}^X(A) = \frac{a!}{(a - x)!}$
$I_{pf}^X(A) = a^x$	$I_{fsi}^X(A) = \frac{x!}{(x - a)!}$
$I_{ps}^X(A) = \sum_{P_A \in \mathcal{T}_A} I_{pfs}^X(P_A)$, где \mathcal{T}_A — множество всевозможных покрытий множества A	$I_{psi}^X(A) = \sum_{k=0}^x \binom{x}{k} (-1)^k (x - k)^a$
$I_{pi}^X(A) = \sum_{k=0}^a \binom{a}{k} I_{pfs}^X(C^k)$	$I_{pfsi}^X(A) = x!$

Список подрисовочных подписей к статье А.П.Левича ”Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования в экологии сообществ”

Рис. 1. Стратификация пространства ресурсов для $m = 2$. В I лимитирует ресурс 2, в II — ресурсы 1 и 2, в III — ресурс 1. Обозначения и пояснения в тексте.

Рис. 2. Стратификация пространства ресурсов для $m = 3$. В I лимитируют три ресурса, 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 и в VII — L^3 .

Рис. 3. Стратификация пространства ресурсов для одновидового “сообщества”.

Рис. 4. Графики гиперболического (А) и экспоненциального (Б) ранговых распределений. Крестиками отмечены эмпирические значения численностей фитопланктона Рыбинского водохранилища.

Рис. 5. Относительные численности $p_i = x_i/n$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче, как функции от L^1/L^2 ($v = 3.06$; $\eta = 4.36$).

Рис. 6. Численности n_1 (рис. А) и n_2 (рис. Б) как функции ($L^1; L^2$) для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче (L^2 меняется от 0.001 до 50, L^1 — от 0.001 до 99, n_1 — от $7.833 \cdot 10^{-6}$ до 4.192, n_2 — от $4.2 \cdot 10^{-4}$ до 83.16).

Рис. 7. 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 $1.389 \cdot 10^{-3}$ до 275).

Рис. 8. Относительные численности $p_i = x_i/n$ ($i = \overline{1, 7}$) двухфакторной “квадратичной” модели как функции от L^1/L^2 ($q_i^1 = i^2$, $q_i^2 = 1/i^2$).

Рис. 9. Численность $n_3(L^1, L^2)$ в двухфакторной “квадратичной” модели (L^1 и L^2 меняются от 0.001 до 100, n_3 — от $7.932 \cdot 10^{-8}$ до 3.791).

Рис. 10. Полная численность $n(L^1, L^2)$ в двухфакторной “квадратичной” модели (L^1 и L^2 меняются от 0.001 до 100, n — от $5.267 \cdot 10^{-4}$ до 52.67).

Рис. 11. Относительные численности $p_i = x_i/n$ ($i = 2$ для А, $i = 4$ для Б) как функции L^1/L^2 и L^1/L^3 в трехфакторной задаче (L^1/L^2 меняется от 0 до 4.955 в А и от 0 до 6.494 в Б, L^1/L^3 — от 0 до 0.952, p_2 — от 0 до 0.3153, p_4 — от 0 до 0.8752).

Рис. 12. Зависимости относительных численностей в четырёхвидовой культуре от начального отношения в среде азота к фосфору. 1 — *Ch. vulgaris* (отношение потребностей $q^N/q^P = 8$); 2 — *S. oblicuus* ($q^N/q^P = 13$); 3 — *S. quadricauda* ($q^N/q^P = 19$); 4 — *Ankistrodesmus sp.* ($q^N/q^P = 25$).

Рис. 13. Зависимость относительных биомасс в трехвидовой культуре от отношения 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.

Рис. 14. Зависимость относительных численностей видов от отношения азота к фосфору в лабораторных экспериментах с двухвидовыми культурами. На рис. А: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *Ch. vulgaris*; на рис. Б: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *A. falcatus*.

Рис. 15. Зависимость конечных абсолютных биомасс от начального отношения азота и фосфора в опытах *in vitro*. А — Chlorococcales; Б — Bacillariophyta (1), Cyanophyta (2), Volvocales (3).

Рис. 16. 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 в опытах *in vitro*.

Рис. 17. Динамика относительных биомасс протококковых (А) и синезеленых (Б) в прудовом фитопланктоне.

Рис. 18. Конус полного потребления, задаваемый законами сохранения ресурсов.

Рис. 19. Зависимость относительных численностей от ресурсов среды для задачи (1) с энтропийным экстремальным принципом и ограничениями в виде неравенств (кривая 1) и для задачи (7) с энтропийным экстремальным принципом и ограничениями в виде равенств, задаваемых принципом полного потребления (кривая 2).

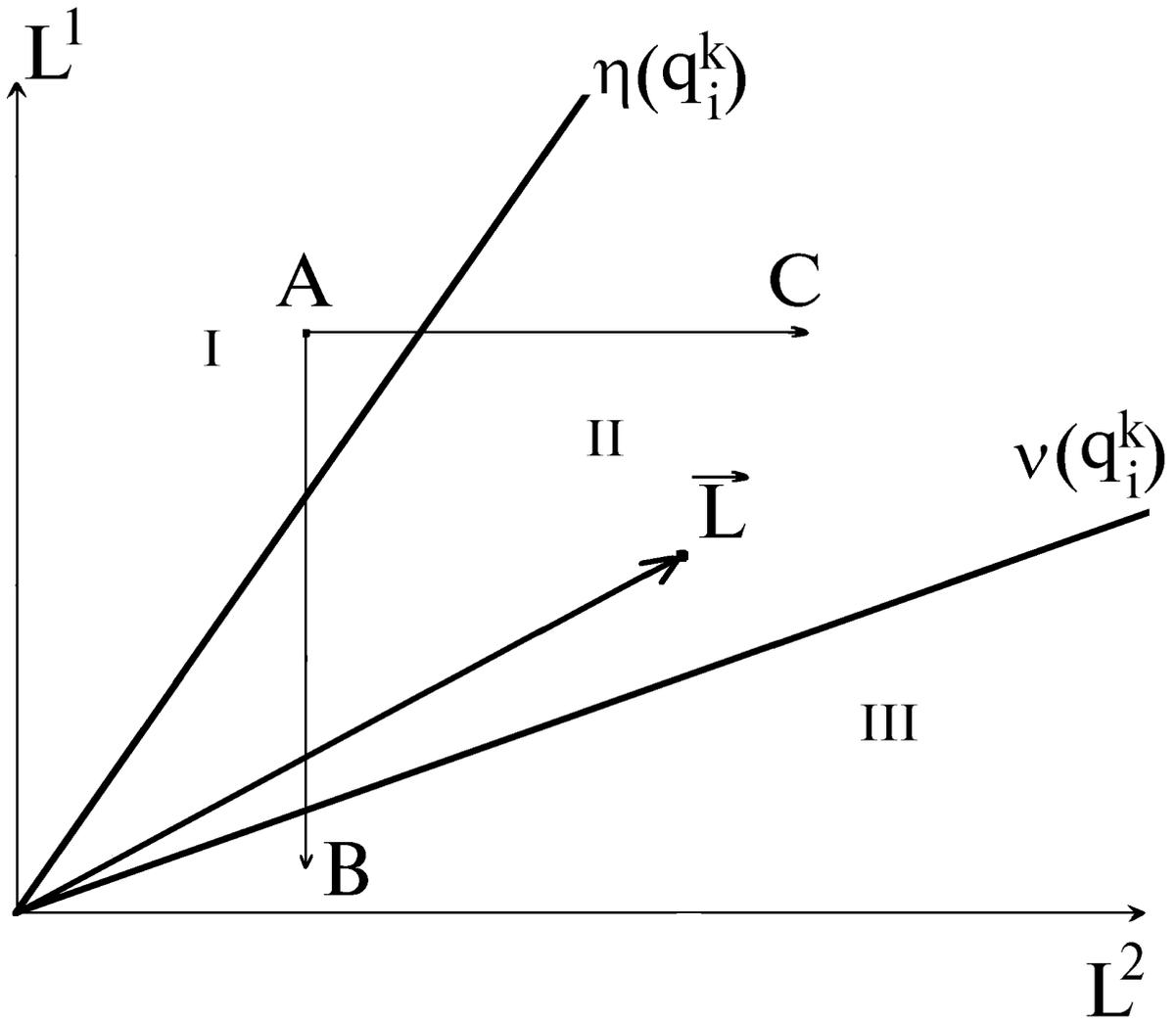


Рис. 1. Стратификация пространства ресурсов для $m = 2$. В I лимитирует ресурс 2, в II — ресурсы 1 и 2, в III — ресурс 1. Обозначения и пояснения в тексте.

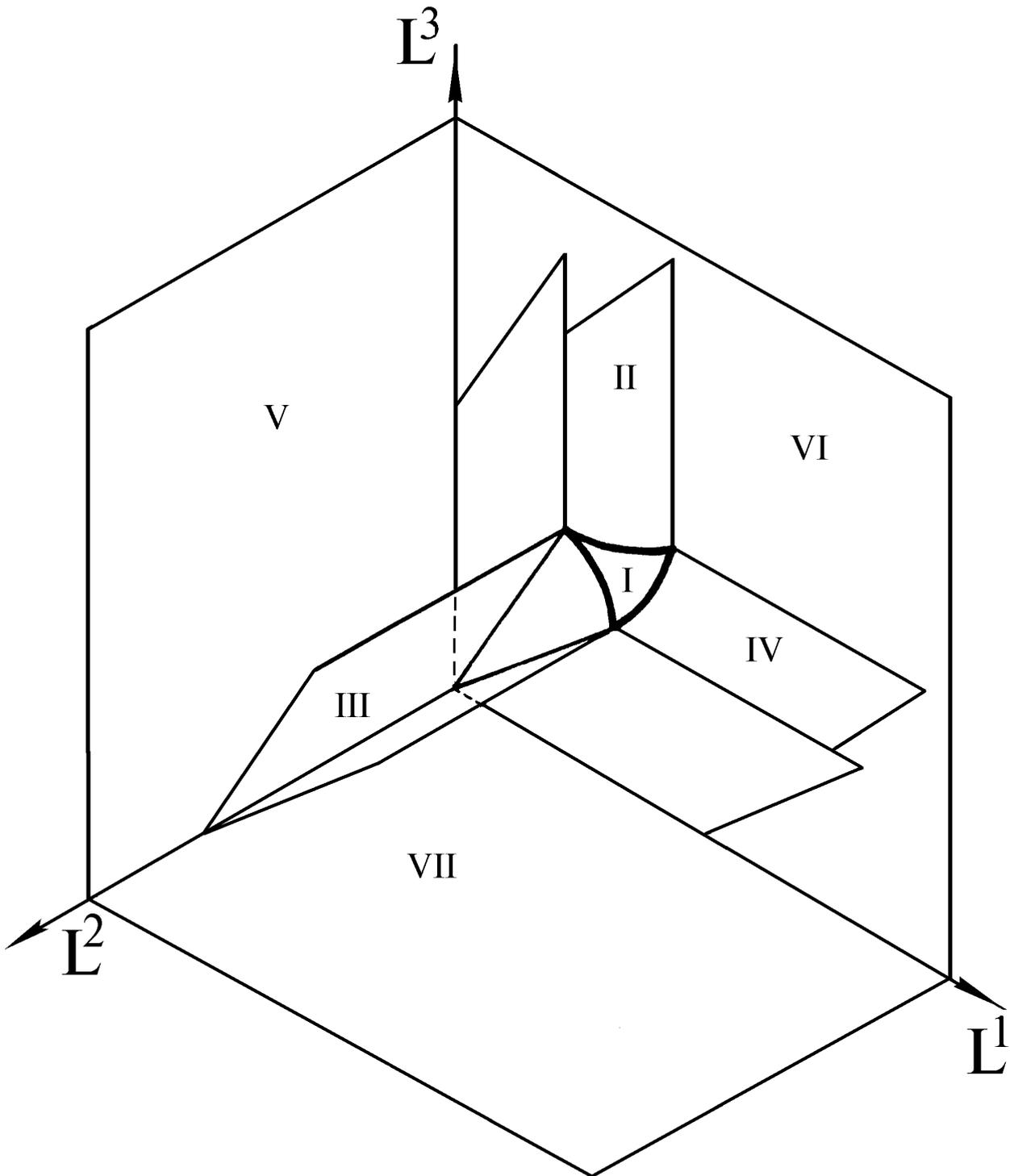


Рис. 2. Стратификация пространства ресурсов для $m = 3$. В I лимитируют три ресурса, в II — L^1 и L^2 , в III — L^1 и L^3 , в IV — L^2 и L^3 , в V — L^1 , в VI — L^2 и в VII — L^3 .

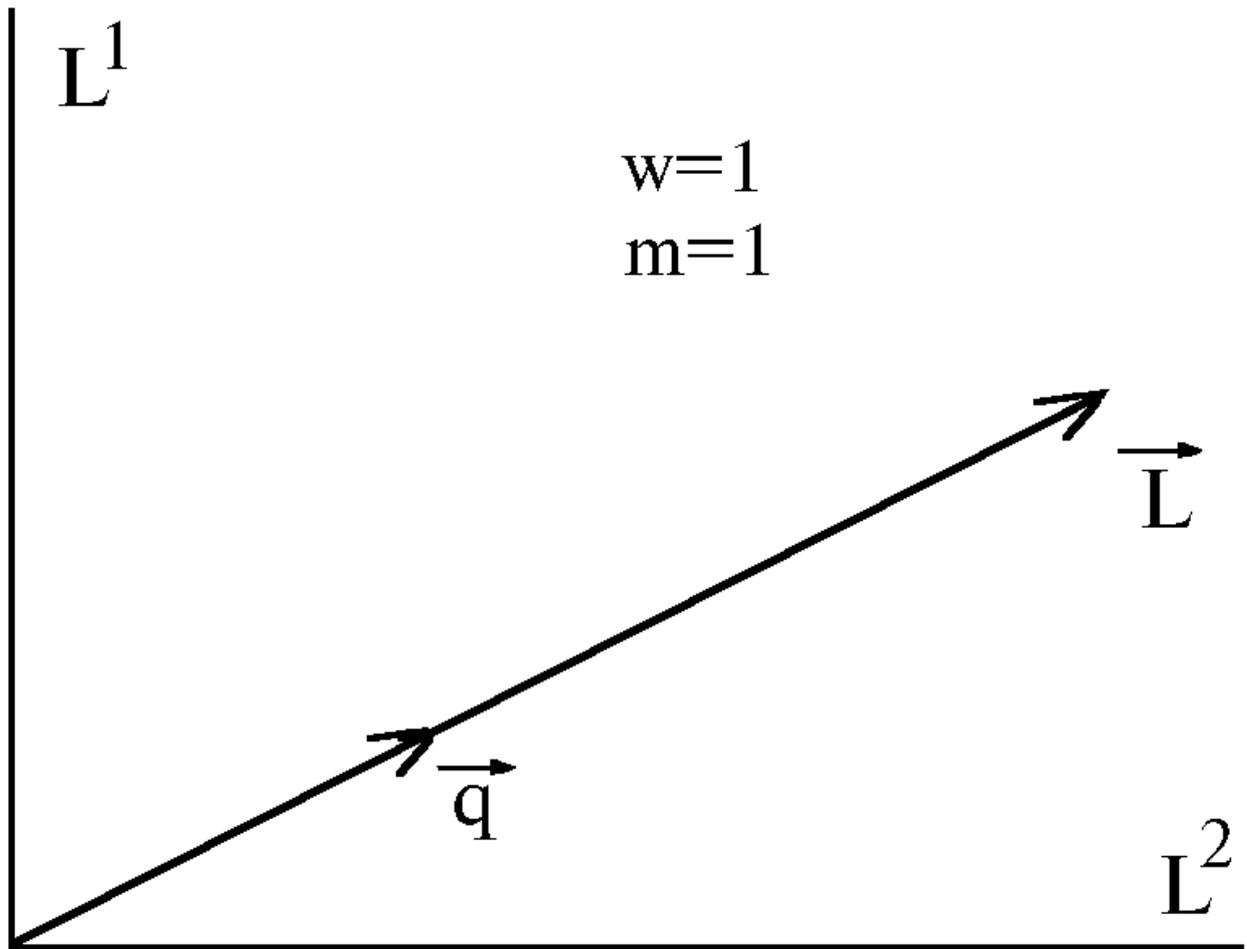


Рис. 3. Стратификация пространства ресурсов для одновидового “сообщества”.

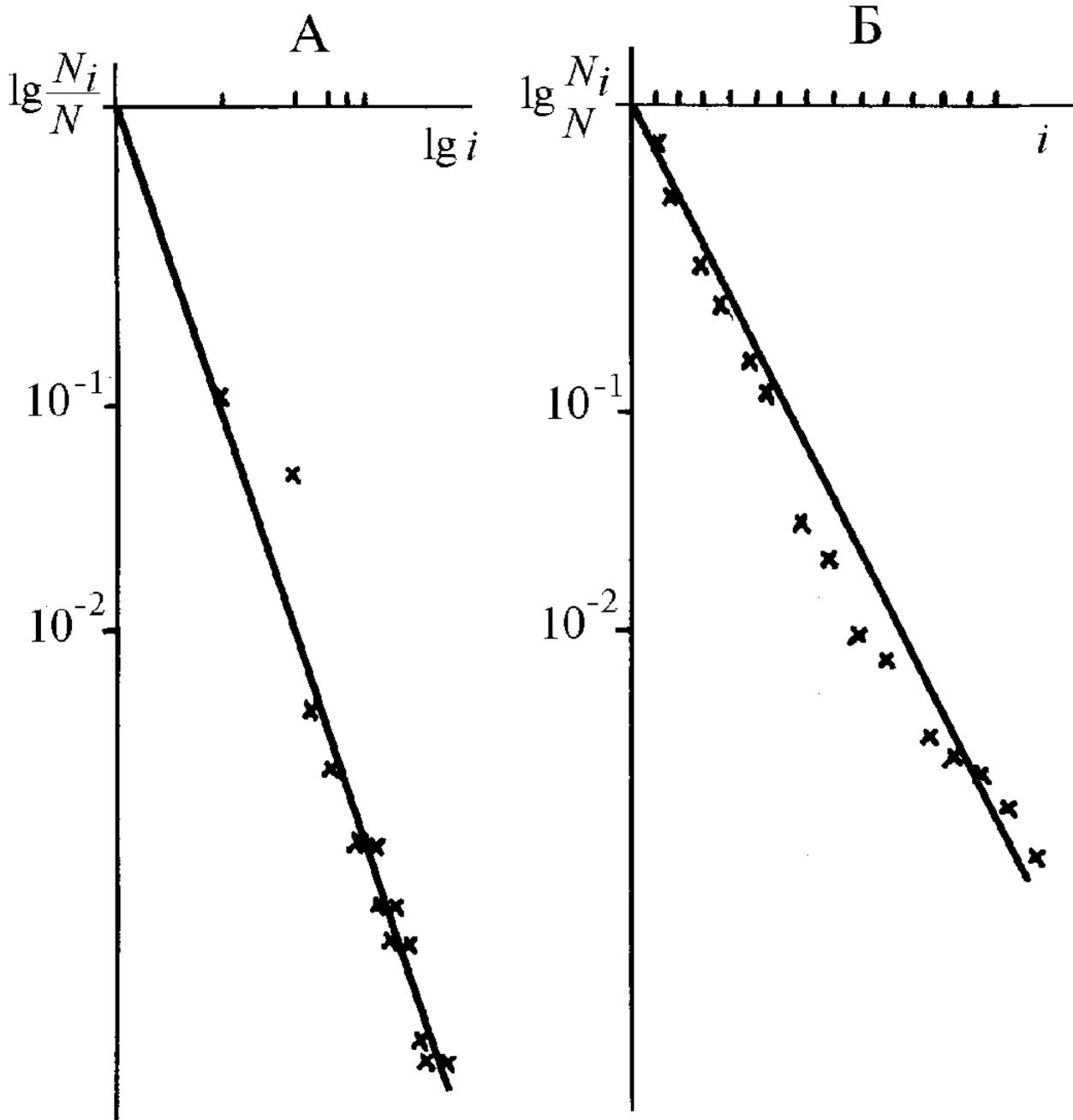


Рис. 4. Графики гиперболического (А) и экспоненциального (Б) ранговых распределений. Крестиками отмечены эмпирические значения численностей фитопланктона Рыбинского водохранилища.

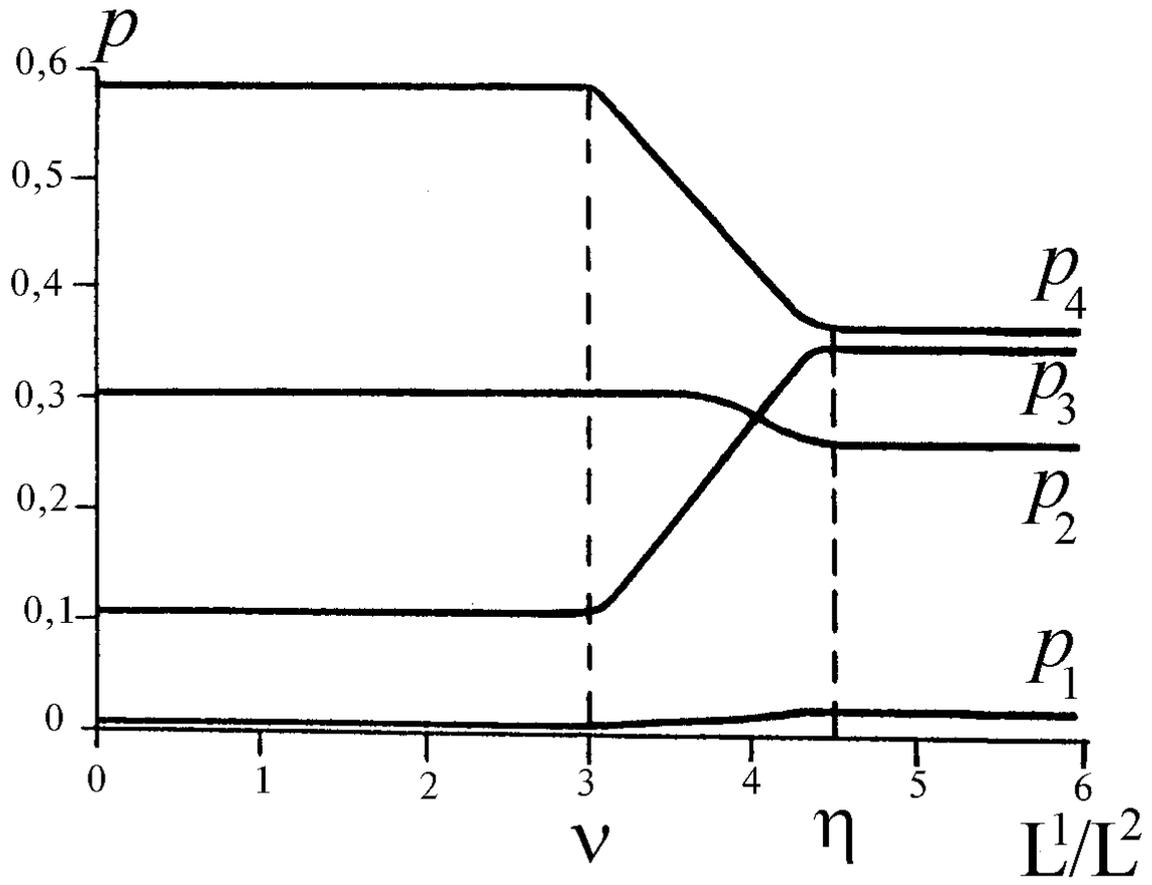


Рис.5. Относительные численности $p_i = x_i/n$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче, как функции от L^1/L^2 ($\nu = 3.06$; $\eta = 4.36$).

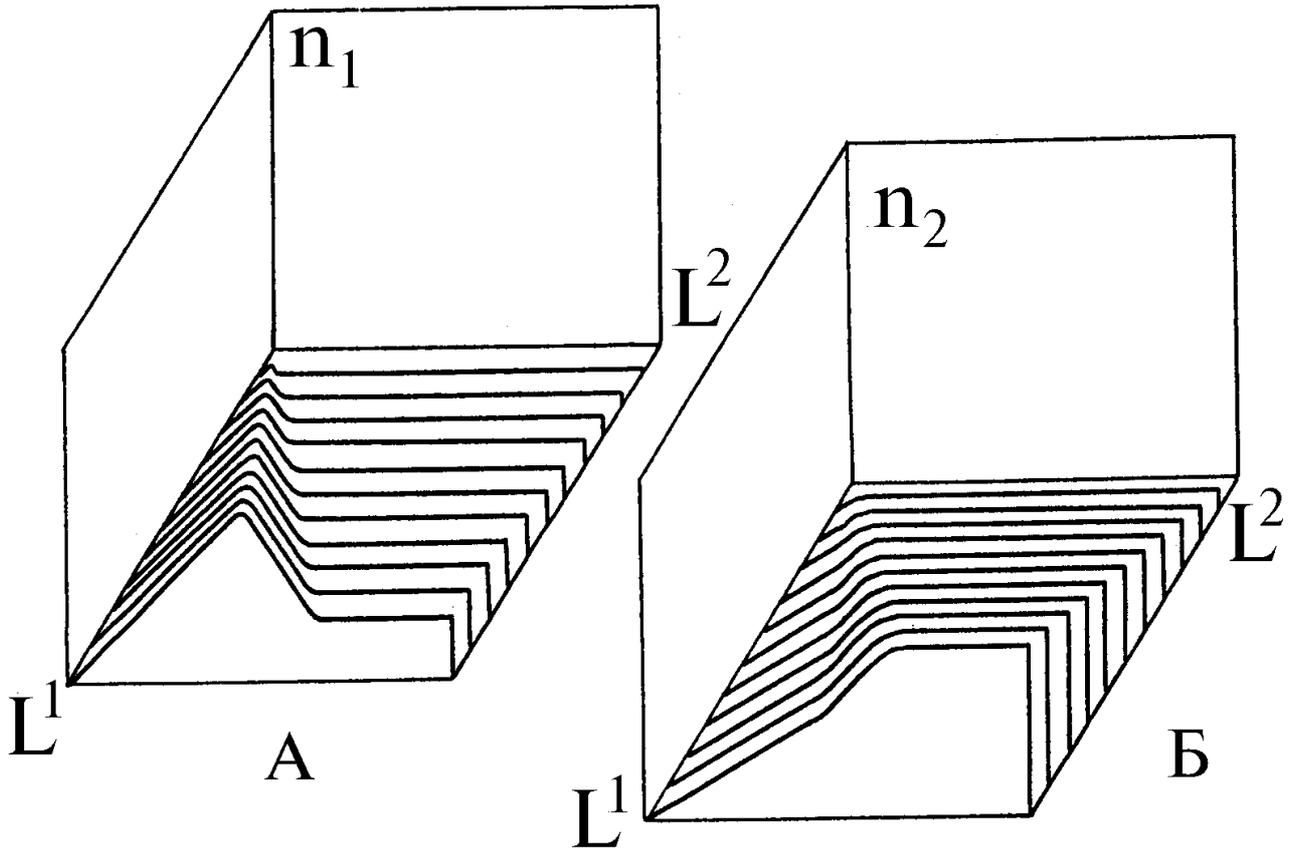


Рис. 6. Численности n_1 (рис. А) и n_2 (рис. Б) как функции $(L^1; L^2)$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче (L^2 меняется от 0.001 до 50, L^1 — от 0.001 до 99, n_1 — от $7.833 \cdot 10^{-6}$ до 4.192, n_2 — от $4.2 \cdot 10^{-4}$ до 83.16).

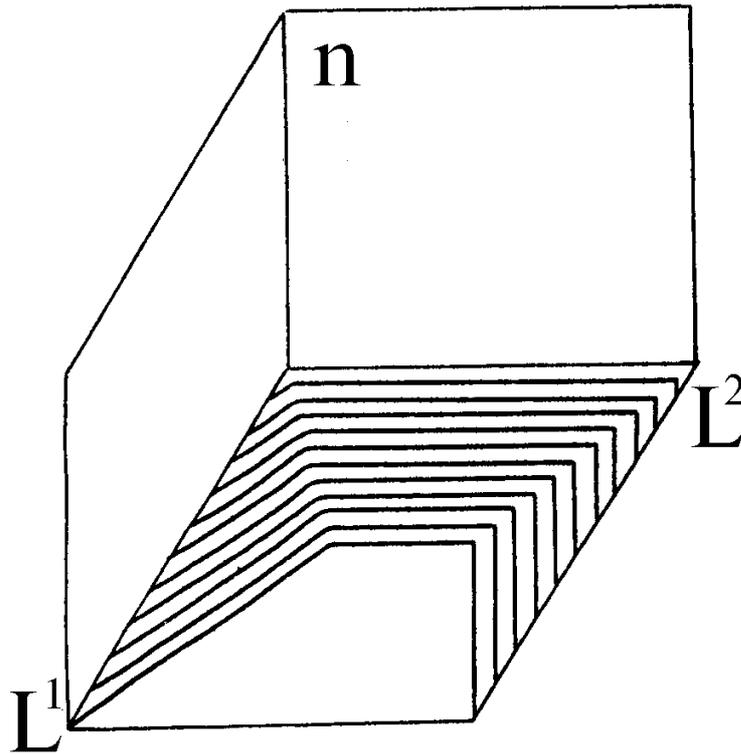


Рис. 7. Полная численность $n(L^1, L^2)$ для экспериментальных потребностей в двухфакторной задаче (L^2 меняется от 0.001 до 50, L^1 — от 0.001 до 99, n — от $1.389 \cdot 10^{-3}$ до 275).

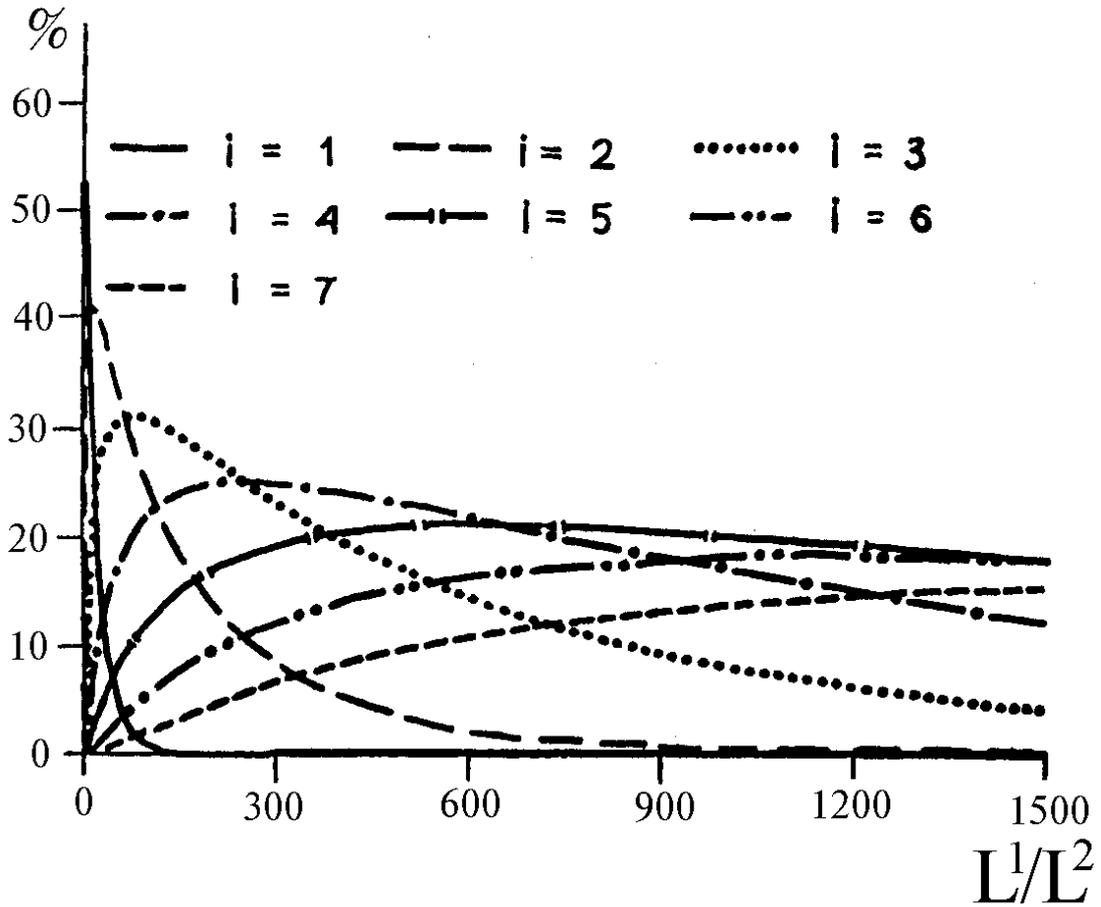


Рис. 8. Относительные численности $p_i = x_i/n$ ($i = \overline{1, 7}$) двухфакторной "квадратичной" модели как функции от L^1/L^2 ($q_i^1 = i^2$, $q_i^2 = 1/i^2$).

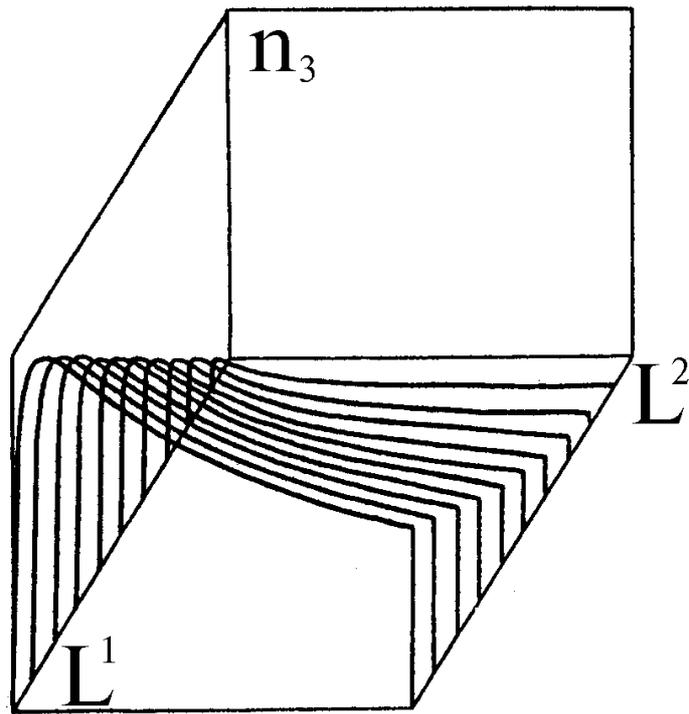


Рис. 9. Численность $n_3(L^1, L^2)$ в двухфакторной “квадратичной” модели (L^1 и L^2 меняются от 0.001 до 100, n_3 — от $7.932 \cdot 10^{-8}$ до 3.791).

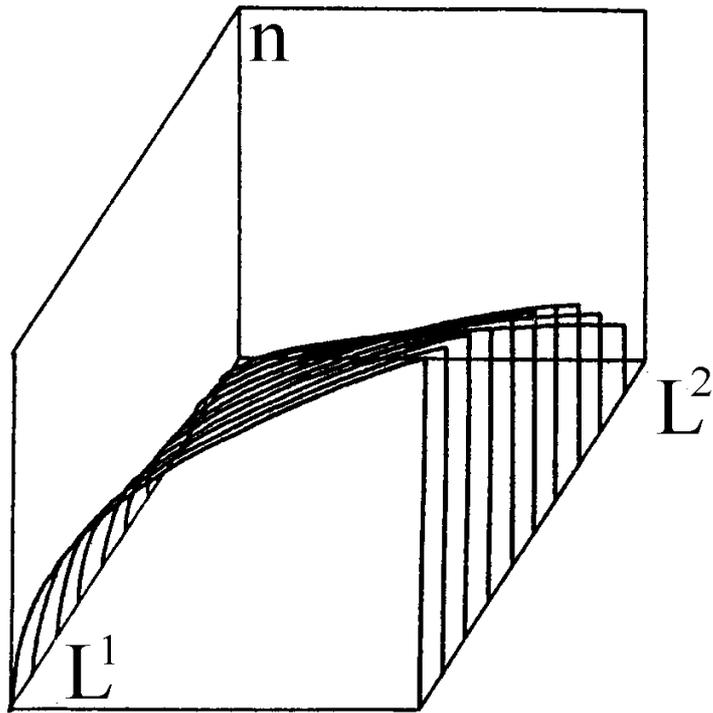


Рис. 10. Полная численность $n(L^1, L^2)$ в двухфакторной “квадратичной” модели (L^1 и L^2 меняются от 0.001 до 100, n — от $5.267 \cdot 10^{-4}$ до 52.67).

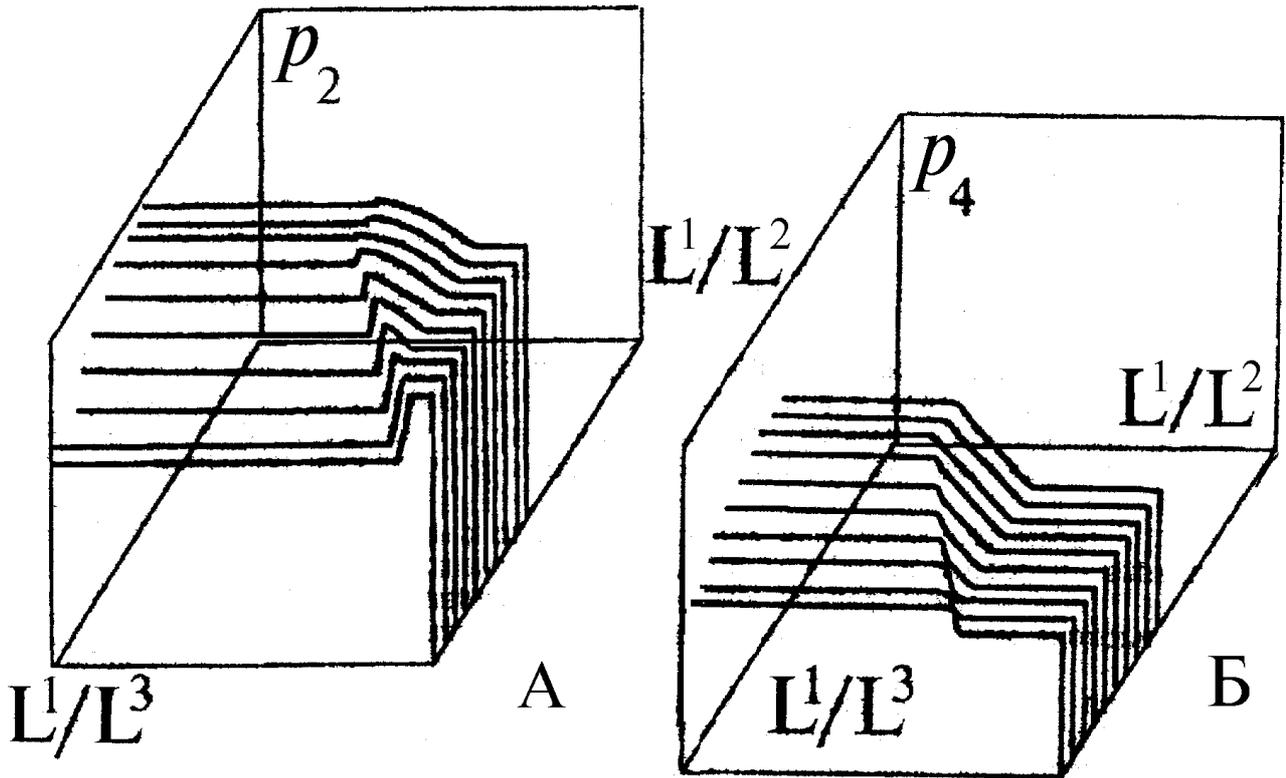


Рис. 11. Относительные численности $p_i = x_i/n$ ($i = 2$ для А, $i = 4$ для Б) как функции L^1/L^2 и L^1/L^3 в трехфакторной задаче (L^1/L^2 меняется от 0 до 4.955 в А и от 0 до 6.494 в Б, L^1/L^3 — от 0 до 0.952, p_2 — от 0 до 0.3153, p_4 — от 0 до 0.8752).

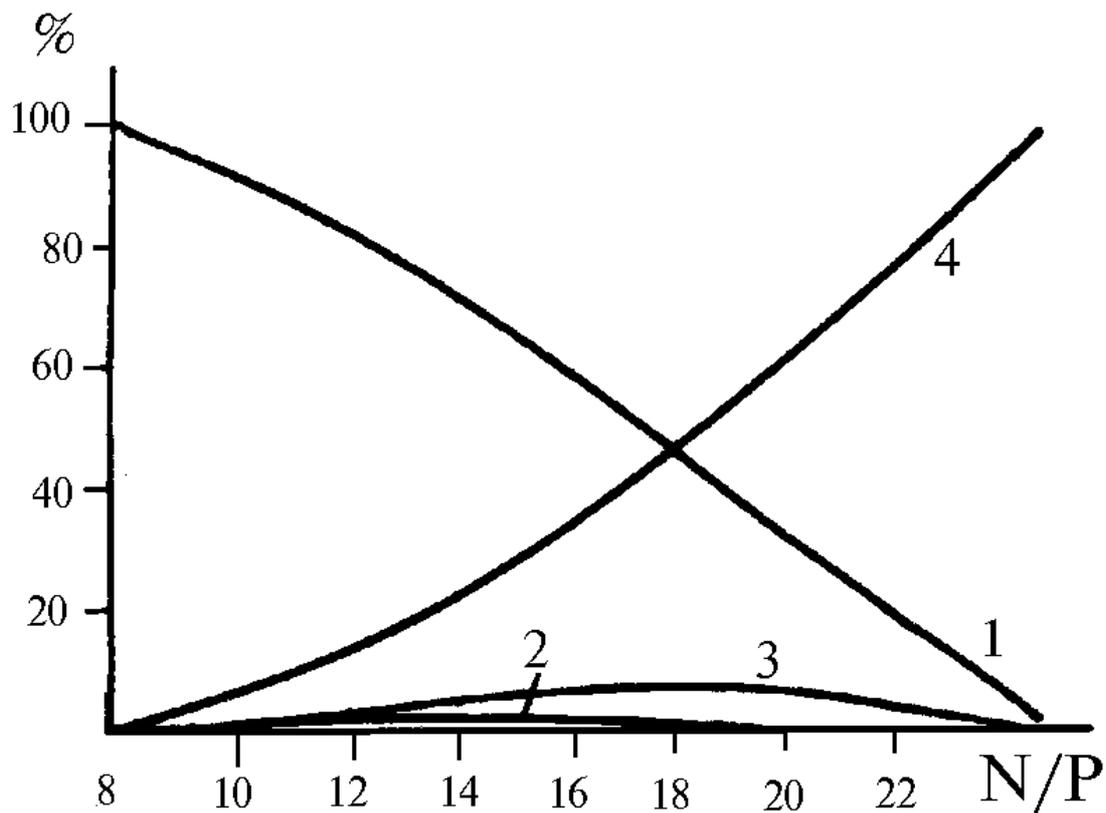


Рис. 12. Зависимости относительных численностей в четырёхвидовой культуре от начального отношения в среде азота к фосфору. 1 — *Ch. vulgaris* (отношение потребностей $q^N/q^P = 8$); 2 — *S. oblicuus* ($q^N/q^P = 13$); 3 — *S. quadricauda* ($q^N/q^P = 19$); 4 — *Ankistrodesmus sp.* ($q^N/q^P = 25$).

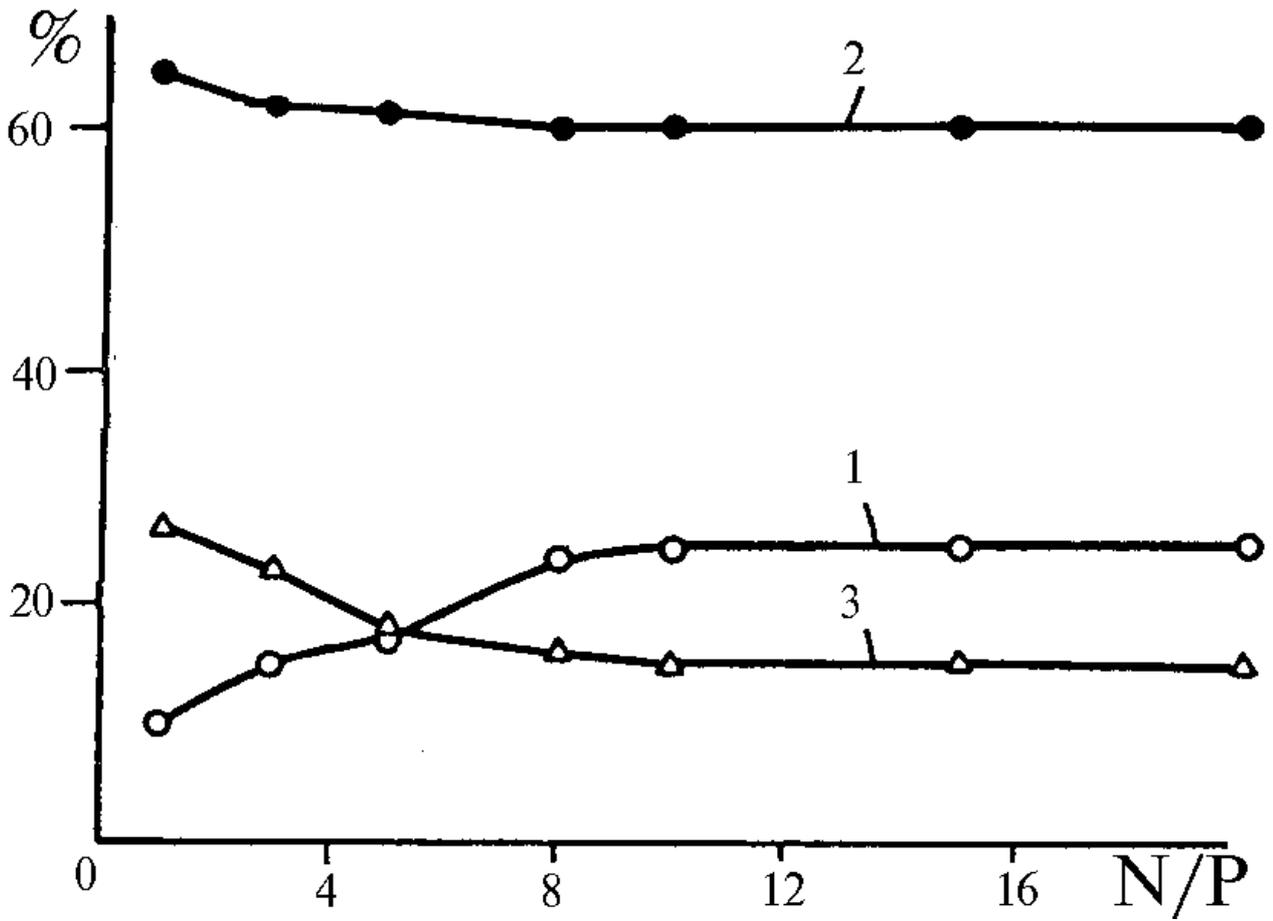


Рис. 13. Зависимость относительных биомасс в трехвидовой культуре от отношения начальных концентраций азота и фосфора в среде: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *A. falcatus*, 3 — *A. variabilis*. Начальная концентрация фосфора в среде 0.5 мг/л.

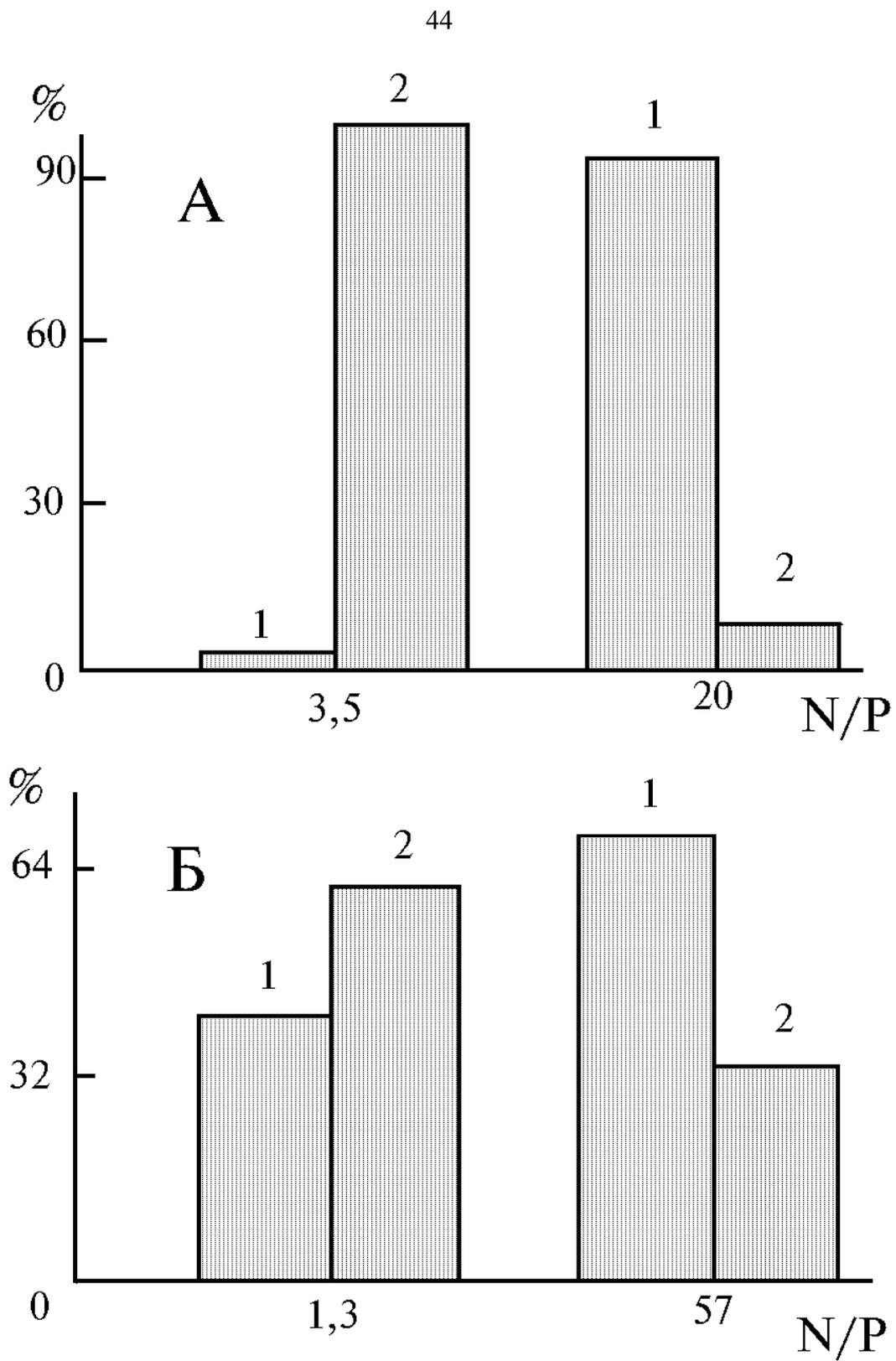


Рис. 14. Зависимость относительных численностей видов от отношения азота к фосфору в лабораторных экспериментах с двухвидовыми культурами. На рис. А: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *Ch. vulgaris*; на рис. Б: 1 — *S. quadricauda*, 2 — *A. falcatus*.

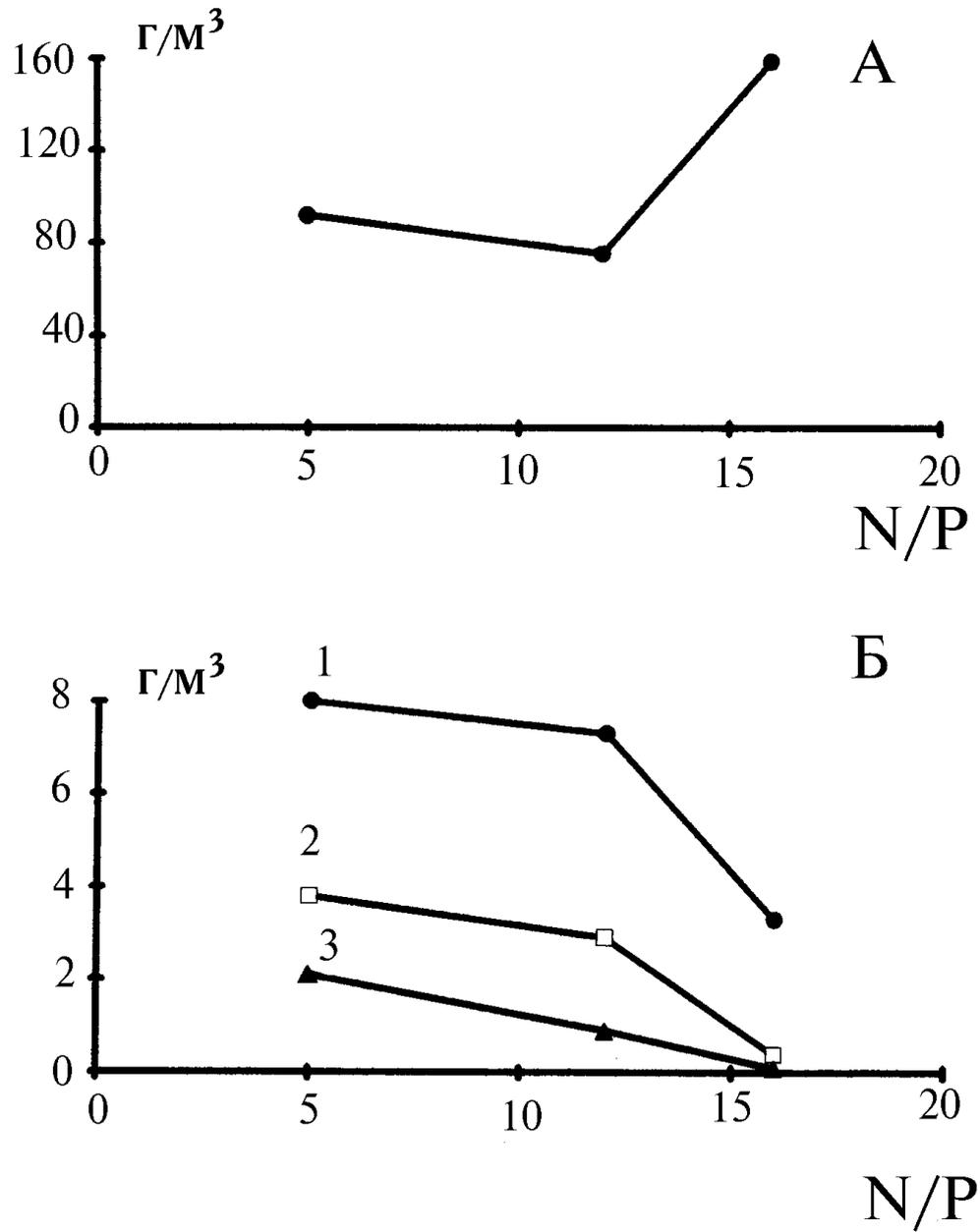


Рис. 15. Зависимость конечных абсолютных биомасс от начального отношения азота и фосфора в опытах in vitro. А — Chlorococcales; Б — Bacillariophyta (1), Cyanophyta (2), Volvocales (3).

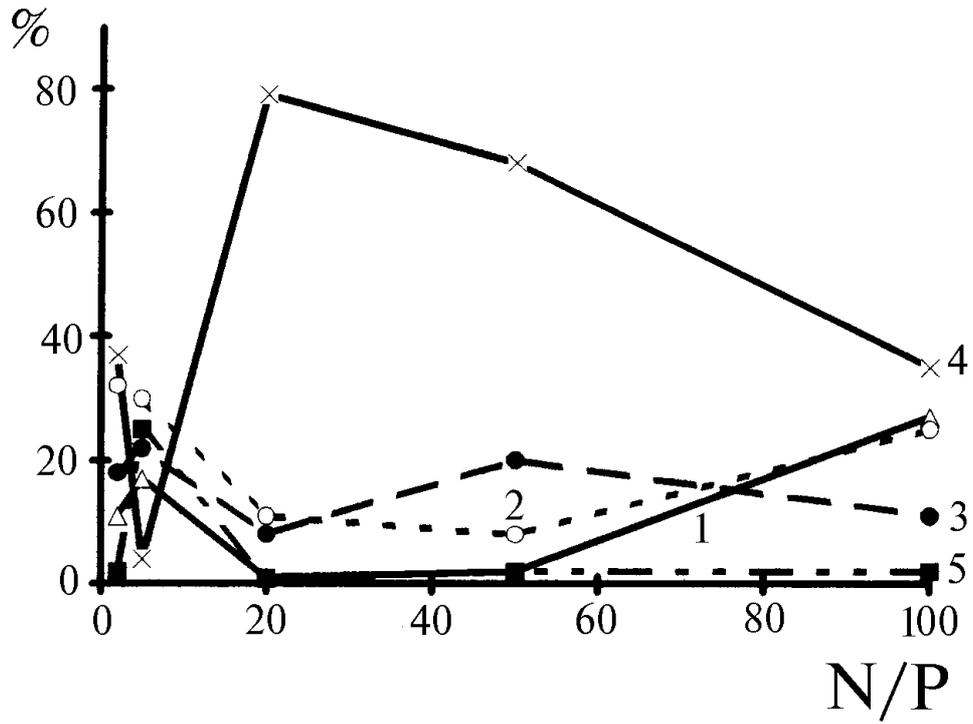


Рис. 16. Зависимость относительных биомасс размерных классов (до 0.1 нг (1), 0.1-0.3 нг (2), 0.4-1.0 нг (3), 1.1-3.2 нг (4), свыше 3.2 нг (5)) от отношения азота к фосфору в опытах *in vitro*.

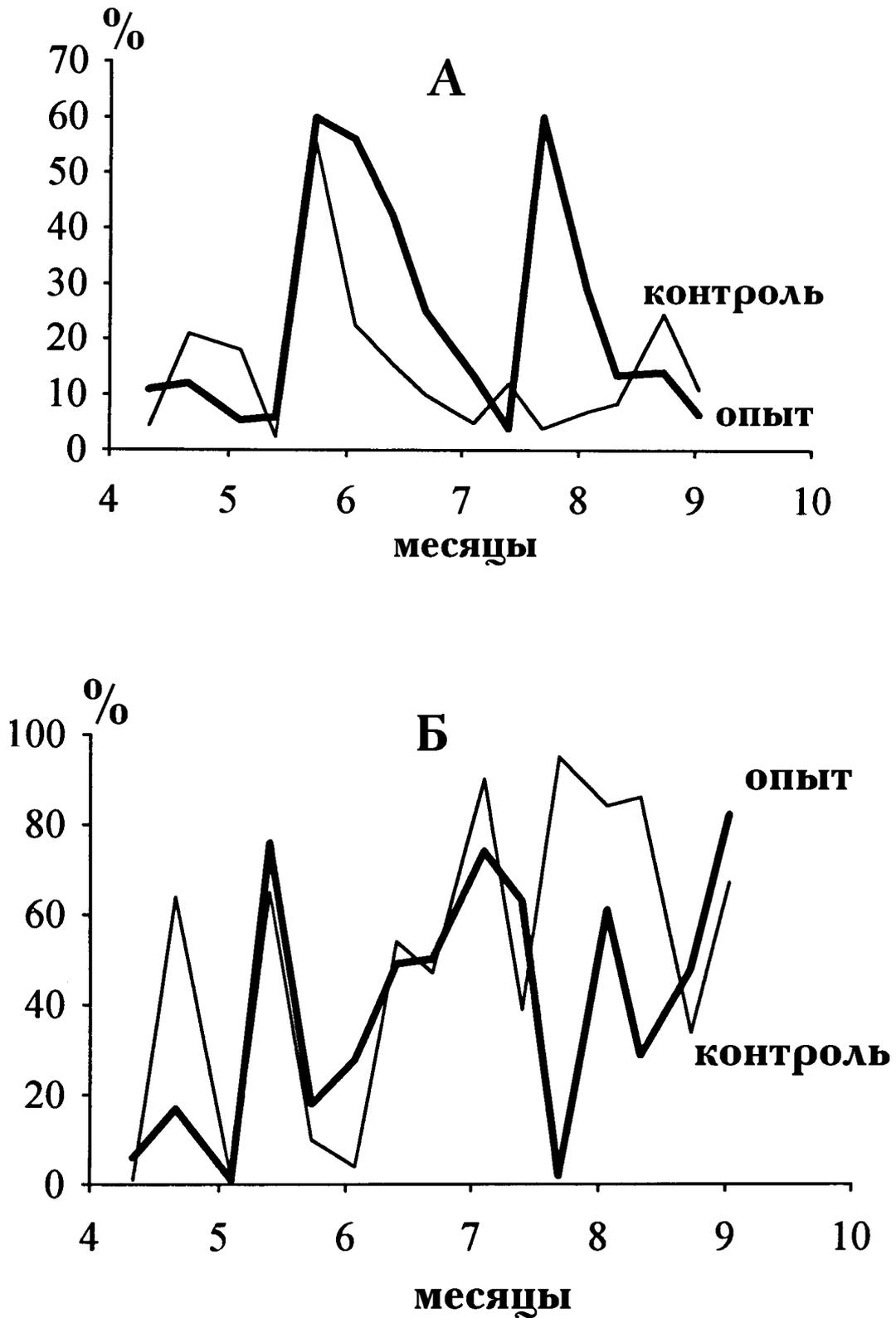


Рис. 17. Динамика относительных биомасс протококковых (А) и синезеленых (Б) в прудовом фитопланктоне.

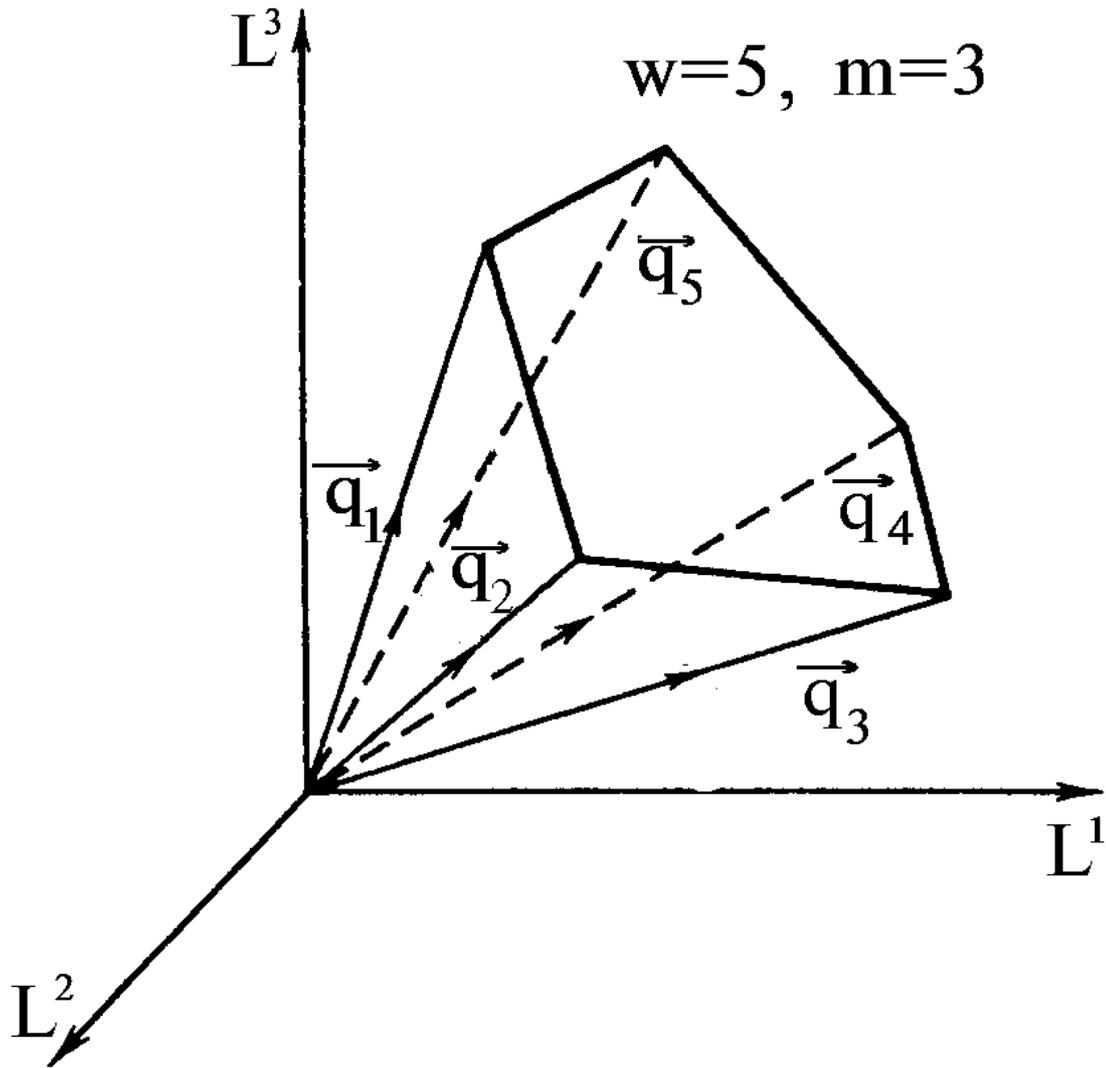


Рис. 18. Конус полного потребления, задаваемый законами сохранения ресурсов.

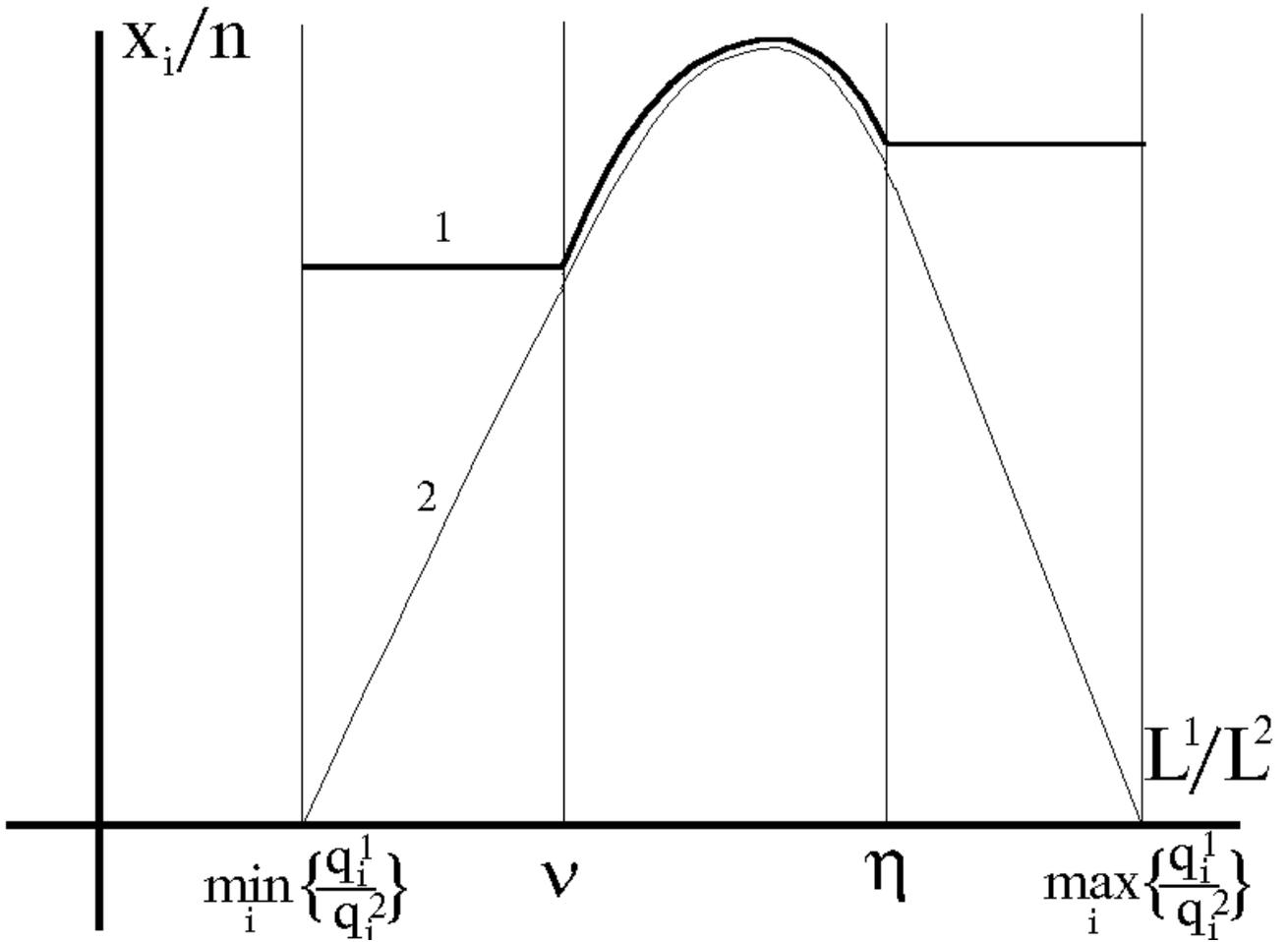


Рис. 19. Зависимость относительных численностей от ресурсов среды для задачи (1) с энтропийным экстремальным принципом и ограничениями в виде неравенств (кривая 1) и для задачи (7) с энтропийным экстремальным принципом и ограничениями в виде равенств, задаваемых принципом полного потребления (кривая 2).

Аннотация

Моделирование структуры естественных систем на основе теории категорий и функторов позволяет формулировать экстремальные принципы моделирования систем и выводить функционалы для постановки вариационных задач в экологии сообществ.

Вариационное моделирование позволяет предсказать и понять ряд особенностей стационарных состояний многовидовых сообществ, потребляющих множество взаимонезаменимых ресурсов.

Теорема стратификации позволяет строго сформулировать принципы экологического лимитирования: в пространстве ресурсных факторов существуют области, где рост сообщества ограничен любым (непустым) подмножеством совокупности всех потребляемых сообществом ресурсов (и только им). Теорема задает алгоритм расчета границ таких областей (стратов). Вводимое теоремой правило лимитирующего звена обобщает на многовидовые сообщества закон минимума Либиха и закон совокупного действия факторов Митчерлиха. С помощью расчетных алгоритмов становится также возможным подбор видов для сбалансированной утилизации из среды многокомпонентных субстратов.

Решение вариационной задачи — формула видовой структуры — позволяет рассчитывать численность видов сообщества как функции лимитирующих его развитие ресурсов и потребностей особей в этих ресурсах, а также решать обратную задачу — оценивать потребности по известным численностям популяций и запасам лимитирующих ресурсов. Становится возможным и расчет парциальных потреблений каждой из популяций любого ресурса, если известно потребление этого ресурса всем сообществом.

Теорема о максимуме видовых обилий позволяет предложить пути для достижения доминирования или элиминации видов в сообществе: относительные численности видов зависят от отношений ресурсных факторов и достигают своих максимальных значений при величинах отношений ресурсов, равных отношениям соответствующих потребностей видов.

Аналитические следствия вариационного моделирования позволяют также корректно обсуждать интерпретации и аналоги экстремизируемого функционала: энтропию, свободную энергию, эксергию, сложность, информацию, самоорганизацию, экспансию, меру структурированности, степень устойчивости, разнообразие, величину потребления лимитирующих ресурсов. Обсуждается происхождение и экологический

смысл модельных конструктов: ранговых распределений, индексов разнообразия, множителей Лагранжа.

Адекватные следствия вариационного моделирования верифицированы на многочисленных данных о лабораторных и натуральных (*in vitro* и *in situ*) ценозах одноклеточных организмов.

THE MAXIMUM ENTROPY PRINCIPLE AND VARIATIONAL MODELLING THEOREMS IN CENOSES ECOLOGY

A.P.Levich

Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, Russia

Natural system structure modelling on the basis of category and functor theory makes it possible to formulate extremal principles of system modelling and to derive functionals for setting up variational problems in the ecology of communities.

Variational modelling allows one to predict and understand many features of stationary states of communities of many species that consume mutually irreplaceable resources.

The Stratification Theorem allows one to rigorously formulate the ecological limitation principles: in the resource factor space there exist domains where the community growth is restricted by any (non-empty) subset of the whole set of resources consumed by the community (and only by this subset). The theorem specifies an algorithm for calculating the boundaries of such domains (strata). The Limiting Link Rule introduced by the theorem generalizes Liebig's Minimum Law and Mitscherlich's Law of Joint Action of Factors to communities of many species. The calculational algorithms also make it possible to select species for balanced utilization of multi-component nutrients from the environment.

A solution to the variational problem, that is, the species structure formula, allows one to calculate the abundance of a member species of a community as a function of the resources which restrict its development and the demands of individuals for these resources. It is possible as well to solve the inverse problem: given the population abundances and the amounts of limiting resources, estimate the demands. One can also calculate the partial consumption of any resource by each population, given its consumption by the whole community.

The Theorem of Maximum Species Abundances puts forward new ways of achieving the dominance or elimination of a species in a community: the relative abundances of the species depend on the resource factor ratios and reach their maximum values when the resource ratios are equal to the corresponding species demands ratios.

Analytical consequences of the variational modelling also suggest interpretations and analogues of the functional to be extremized: entropy, free energy, exergy, complexity, information, self-organization, expansion, degree of structuredness, degree of stability, diversity and the limiting resources consumption. The origin and the ecological meaning of the model constructs is discussed, including rank distributions, diversity indices and Lagrange multipliers.

The adequate consequences of variational modelling have been verified by numerous experimental data on laboratory and natural (in vitro and in situ) one-celled organism cenoses.