

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
С И Б И Р С К О Е О Т Д Е Л Е Н И Е
И Н С Т И Т У Т Ф И З И К И И М . Л . В . К И Р Е Н С К О Г О

На правах рукописи

Юрий Иосифович КОЛКЕР

МОДЕЛИ ОНТОГЕНЕЗА И ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ
РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

03.00.02 – биофизика

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание учёной степени
кандидата физико-математических наук

Красноярск • 1978

Работа выполнена в Северном научно-исследовательском институте гидротехники и мелиорации Минводхоза РСФСР

Научный руководитель – доктор технических наук,
профессор Р.А. ПОЛУЭКТОВ

Официальные оппоненты: доктор биологических наук В.Л. КАЛЕР, Минск,
кандидат физико-математических наук,
старший научный сотрудник В.Н. БЕЛЯНИН,
Красноярск.

Ведущее предприятие – Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова, кафедра биофизики

Защита состоится " 18 " мая 1978
в _____ часов на заседании специализированного совета Д 002.67.01
по присуждению ученой степени докторе наук при Институте физики
им. Л.В.Киренского СО АН СССР, 660036, Красноярск-36, Академгородок.
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Автореферат разослан " _____ " _____

Ученый секретарь
специализированного совета,
кандидат физ-мат. наук



Н.С. АБРОСОВ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Математическое моделирование является одним из основных методов современной теоретической биофизики. С его помощью достигнуты большие успехи в исследовании законов клеточной регуляции, ферментативной кинетики, динамики микробных и зоологических популяций. Значительно меньше сделано для создания математической теории растительных сообществ. Между тем исследования такого рода важны уже потому, что автотрофы являются единственным поставщиком первичной биологической продукции, без которой невозможно существование гетеротрофных организмов. Математические модели растений и растительных сообществ необходимы также для планирования и прогнозирования сельскохозяйственного урожая. Поэтому тема реферируемой диссертации представляется актуальной.

Цель работы – формализация основных ростовых физиологических и популяционных процессов, принимающих участие в накоплении фитомассы в течение онтогенеза /и начальных этапов филогенеза/ сообществом высших растений; исследование сообществ как целостных многокомпонентных структур, развивающихся во времени; исследование возможностей управления развитием сообществ: их управляемости, наблюдаемости и идентифицируемости; моделирование конечного сельскохозяйственного урожая с помощью принципа лимитирующих факторов.

Метод исследования. Растительные сообщества изучаются с общих позиций теории систем и теории автоматического управления путем построения аналитических моделей, которые получены в форме нелинейных дифференциальных и разностных уравнений. При выводе уравнений используются два общебиологических принципа: принцип лимитирующих факторов и принцип независимости от субстрата. Результаты моделирования подтверждены биометрическими данными, взятыми из литературных источников, и качественными соответствиями. Для обработки статистического материала составлены необходимые программы.

Научная новизна. Разработанная в диссертации принципиальная схема физиологических механизмов высшего растения не повторяет известные схемы, а является их последовательным развитием. Моделирование онтогенеза потребовало введения ряда общих понятий, таких как свободный и вынужденный режимы фотосинтеза и органогенеза, обобщенный орган, партиципная структура, параллельная и последовательная репродукция. Идентификация подтвердила целесообразность этих понятий. Показано, что органы растения в благоприятных условиях развиваются как клеточные популяции, заполняющие пространственные формы, заданные генетическим кодом организма; при этом в вегетационный период их общей "пищей" являются ассимиляты фотосинтеза, а в периоды репродуктивной перестройки организма они взаимодействуют по схеме "хищник-жертва". Задача вегетативно-репродуктивного органогенеза, решенная в диссертации, существовала прежде только в качественной постановке. Установлены возможные пути и порядок величин потоков "старых" ассимилятов. Вывод о малости вегетативных потоков "старых" ассимилятов не является новым, однако он впервые получен путем идентификации, а не прямого эксперимента. Формализована и сопоставлена с экспериментом гипотеза о механизме возникновения вновь синтезируемых репродуктивных органов. Построена и исследована динамическая модель разновозрастного растительного сообщества с учетом лимитирующего действия среды; она описывает не только логарифмическую, но и стационарную фазу накопления численностей. Все модели, исключая систему Лесли, являются новыми математическими объектами; их свойства исследованы и интерпретированы.

Практическая ценность. Идентификация параметров показала не только состоятельность моделей, но и их пригодность к практическим расчетам типа прогноза. Модели органогенеза позволяют следить за ростом органов, недоступных прямому наблюдению, например, подземных, по измерениям наблюдаемых органов. Конечным числом замеров фитомассы

органов можно в ряде случаев установить характер внутреннего обмена структурными углеводами. Модель кинетики численностей позволяет восстановить структуру возрастного состава сообщества по измерениям численности одной, притом любой, возрастной группы; искусственно меняя численность только одной возрастной группы можно придать всей возрастной структуре любой желаемый вид. Статическая модель конечного урожая, следующая из модели органогенеза, позволяет получить простые зависимости выхода сухой биомассы /в рассмотренных примерах - картофеля и овса/ от лимитирующего фактора /влагообеспеченности/. Перечисленные результаты могут быть полезны как в опытной, так и в сельской озяйственной практике.

Апробация работы. Результаты диссертации докладывались на Всесоюзной конференции по проблемам теоретической кибернетики, Новосибирск, 1969; на семинаре лаборатории математического моделирования и конференции молодых ученых Агрофизического института, Ленинград, 1970-1971; на Межреспубликанской конференции общественной аспирантуры, Ленинград, 1972; на 2-ой Всесоюзной конференции "Программирование урожаев сельскохозяйственных культур", Волгоград, 1973; на Всесоюзном семинаре "Погода, урожай и математика", Зеленогорск, 1973; на Международном /в рамках СЭВ/ симпозиуме "Применение математического моделирования к изучению фотосинтеза листа, растений и растительного покрова", Таллин, 1974; на Всесоюзной конференции молодых ученых "Биология и научно-технический прогресс", Пушкино-на-Оке, 1974; на Всесоюзном симпозиуме "Погода, урожай и математика", Эльва, 1975; на семинаре лаборатории фотосинтеза Всесоюзного института растениеводства, Пушкин, 1975; на семинаре отдела биофизики Института физики СО АН СССР, Красноярск, 1976; на семинаре кафедры биофизики Московского государственного университета, Москва, 1976.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 статей общим объемом в три печатных листа.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, заключения, списка литературы и двух приложений; содержит 129 страниц, из них 106 страниц текста; 17 рисунков; 9 таблиц. Список цитированной литературы включает 125 наименований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В диссертации изучаются количественные закономерности формирования структур сообществ высших растений двух типов: одновозрастного и разновозрастного. Рассмотрены два вида структур: партиционная, т.е. соотношение фитомасс органов "среднего" растения, заменяющего собой одновозрастное сообщество; и возрастная, т.е. соотношение численностей одновозрастных слоев в разновозрастном поликарпическом сообществе. Все построенные в работе модели приспособлены для описания осредненных ситуаций и не учитывают возможностей аномального развития растений и растительных сообществ.

В Главе I помещены обзор литературы и постановка задачи. Изложена история развития количественных представлений о характере онтогенетических изменений и росте растений, начиная с работ Ю.Сакса, В.Блекмана, Т.Робертсона. Саксу принадлежит положение о большом периоде роста, получившее в дальнейшем силу общебиологического закона. Согласно этому положению фитомасса некоторой растительной ткани, например, органа высшего растения, изменяясь во времени в естественных и благоприятных условиях, описывает сигмоидальную кривую. Первой математической моделью в фитофизиологии развития была, по-видимому, модель В.Блекмана, аппроксимирующая начальный участок кривой Сакса экспонентой. Обобщением модели Блекмана явилось логистическое уравнение Робертсона; оно удовлетворительно описывает всю кривую Сакса. В диссертации обсуждаются различные модификации этих моделей, получившие признание в последние годы. Детально рассмотрен принцип лимитирующих факторов Ю.фон Либиха. Динамическую интерпретацию этого

принципа дал И.А.Полетаев. Модели с лимитирование, иначе Л-системы, строятся следующим образом. Пусть некоторый j -ый ростовой процесс снабжается набором входных компонент, поступающих с интенсивностями Ω_{ij} , где $i = 1, 2, \dots$ - номер компоненты, тогда реальная интенсивность P_j этого процесса определяется как минимальное из отношений Ω_{ij} / ψ_{ij} , где ψ_{ij} - набор стехиометрических констант. При этом динамика биомассы x будет описываться уравнением

$$\frac{dx}{dt} = \mathcal{F}(P_1, P_2, \dots, P_j, \dots)$$

Так организованы модели И.А.Полетаева, А.А.Ляпунова, Дж.Полтриджа, К.Н.Кудриной и ряда других авторов. Идея лимитирования использована Ц.Т.де Витом с соавторами для моделирования "световых" кривых. Ему же принадлежит модельная схема растения с распределительным пулом ассимилятов фотосинтеза. Ю.Россом отмечена и описана репродуктивная перестройка растений за счет транспорта "старых" ассимилятов.

Р.Том, автор серии работ по динамической теории морфогенеза, высказал принцип независимости от субстрата. Согласно этому принципу в фазовом пространстве вектора внешних поступлений /т.е. интенсивностей ростовых факторов на "входе" модельного растения/ имеется область оптимальности, в которой лимитирующее действие среды прекращается, избыток ростовых факторов отфильтровывается, и живая система свободно развивает заложенную в ней генетическую программу. При этом ее развитие может быть описано с помощью системы постоянных параметров.

Рассмотрены модели кинетики численностей сообществ: популяционные модели П.Ферхюльста, В.А.Костицина, А.Лотки, В.Вольтерры, П.Х.Лесли, Г.Ф.Хельми и других авторов. Отмечены родственные черты между ними и моделями динамики фитомасс, что позволяет взглянуть на меристему растений как на клеточную популяцию, заполняющую заданную генетическим кодом пространственную форму. Описаны имитационные динамические модели накопления фитомассы Ц.Т.де Вита с соавторами,

Дж.Бирна и К.Тогнетти, Р.Карри и Л.Чена и другие, а также статические модели конечного урожая Ю.фон Лябиха, Э.Митчерлиха, И.А.Шатилова.

Далее в Главе I формализована задача описания сезонного органогенеза растений одновозрастного сообщества. Такое сообщество мысленно заменяется одним модельным растением, обладающим несколькими обобщенными органами. Под обобщенным органом понимается морфологически обособленная ткань - орган, часть органа, группа органов, поддерживающая энергетический и массовый обмен с другими такими тканями и внешней средой. Фитомассу обобщенного органа обозначим через x_i , где i - номер органа. Совокупность фитомасс x_i образует вектор партиционной структуры $x = \{x_i\}$. Динамика вектора x называется органогенезом. Все обобщенные органы делятся на вегетативные с номерами $1, \dots, K$ и репродуктивные с номерами $K+1, \dots, n$. Органогенез состоит из одного или нескольких интервалов сезонного органогенеза. В свою очередь интервал сезонного органогенеза состоит из трех сегментов: обратной репродукции $T_1 = [t_0, t_1]$, вегетации $T_2 = [t_1, t_2]$ и прямой репродукции $T_3 = [t_2, T]$. На первом из них начальная репродуктивная масса, например, семена, расходуется на синтез зачатков вегетативных органов; на втором вегетативные органы растут и развиваются, потребляя ассимиляты фотосинтеза; на третьем вегетативные органы отдадут накопленную фитомассу на образование новой репродуктивной фитомассы - семян следующего поколения.

Разработана принципиальная схема физиологических механизмов высшего растения /Рис. I/, последовательно развивающая и обобщающая схемы, известные по литературным источникам. Из нее прямо следует система уравнений органогенеза в форме закона сохранения вещества:

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n [\alpha_{ij}(x) - \alpha_{ji}(x)] + \alpha_{i0}(x, P) - \alpha_{0i}(x, P)$$

В Главе 2 моделируются вегетативные процессы органогенеза. Исследован вопрос о зависимости интенсивностей фотосинтеза и дыхания

от внешних ростовых факторов типа ФАР, CO_2 , воды, минеральных солей, микроэлементов. На основе анализа литературных данных установлено, что "световые", "углекислотные", "водные" и т.п. кривые имеют воз-

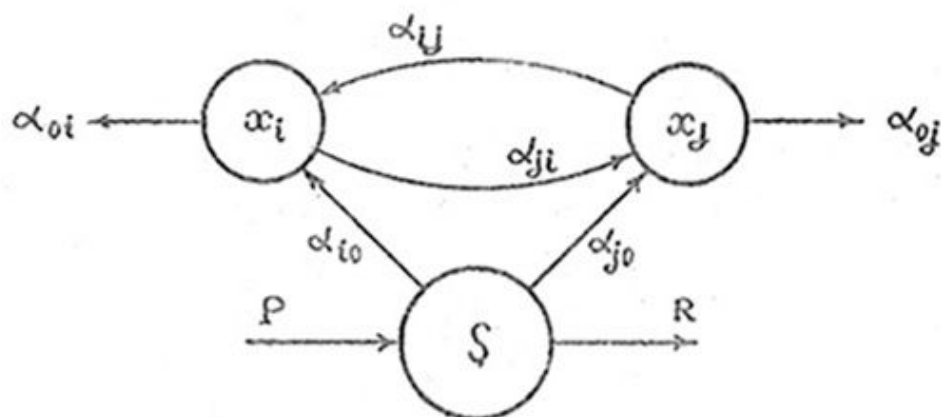


Рис. I. Схема основных физиологических механизмов высшего растения. Здесь P и R - интенсивности фотосинтеза и фотодыхания всего модельного растения; α_{i0} - интенсивность транспорта ассимилятов фотосинтеза из центрального распределительного пула S к i -ому органу; α_{oi} - интенсивность дыхания поддержания структур и прямых потерь /отмирание, опад/ фитомассы i -го органа; α_{ij} - интенсивность потока старых ассимилятов из j -го органа в i -ый. Процессы P и R воздействуют непосредственно на пул ассимилятов. Динамика пула не исследуется.

растающий выпуклый с насыщением характер. В работах А.Лайска, М.И. Будико, А.А.Ничипоровича и ряда других авторов предложены количественные модели, аппроксимирующие гиперболой зависимость интенсивности фотосинтеза единицы растительной ткани от интенсивности ФАР. Другая группа моделей, не являющихся аппроксимационными, основана на применении принципа Либиха. Формулы Ц.Т.де Вита и И.А.Полетаева имеют вид

$$p = a \cdot \min \{ y(t), b \} \quad \text{и} \quad P = a' \min \{ Y(t) x^{2/3}, b' x \}$$

В первой из них, принадлежащей де Виту, p - интенсивность фотосинтеза единицы растительной ткани. Во второй, принадлежащей Полетаеву, P - интенсивность фотосинтеза всего модельного растения, которое,

говоря в наших терминах, представлено единственным обобщенным органом. Функция $J(t)$ есть интенсивность лимитирующего фактора "на входе" модельного растения; предполагается, что интенсивности всевозможных факторов u_1, u_2, \dots измерены в условных единицах, позволяющих сравнивать эффекты их участия в фотосинтезе, и $J(t) = \min \{u_1, u_2, \dots\}$. Степень $x^{2/3}$ представляет собой результирующую площадь модельного растения. Она получена в такой форме из допущения о том, что растение в процессе роста сохраняет свое геометрическое подобие. В общем случае можно говорить о степени x^θ как о множителе пересчета функции p в функцию P . Если принять $\theta = 1$, то модели де Вита и Полегаева совпадают. Предлагаемое в диссертации обобщение этих моделей на многомерный случай имеет вид

$$P = \alpha X(x) \min \{J(t), b\}$$

где $X(x)$ - функция пересчета, массовая характеристика, однозначно определяемая из закона сохранения. Согласно современным представлениям потери фитомассы на фотодыхание пропорциональны приросту за счет фотосинтеза; поэтому в последней формуле P есть фактически разность $P - R$. Подбором единиц измерения P и J можно получить $\alpha = b = 1$. Тогда интеграл

$$\tau(t) = \int_{t_1}^t \frac{P(z)}{X(z)} dz$$

выражает "внутреннее" время вегетации, совпадающее с астрономическим временем в случае свободного режима. Рассматривая x_t как функцию τ , можно показать, что интенсивности потоков утилизации ассимилятов фотосинтеза α_{i0} должны быть пропорциональны отношению $P(t)/X(t)$. Кроме того, эти интенсивности, очевидно, возрастают с ростом x_t . Наконец, при больших значениях фитомассы начинает действовать фактор старения, ослабляющий потоки α_{i0} . Одним из возможных путей последовательного учета всех этих механизмов является применение принципа Либиха:

$$\alpha_{i0} = \beta_i \min \{ \alpha_i, W_i \} \frac{P}{X},$$

где β_i - константа ассоциации, W_i - константа пропускной способности канала ассимиляции, или константа старения. Таким образом, в предлагаемой модели учтено как внешнее, так и внутреннее лимитирование. Далее показано, что нормирующая функция имеет вид

$$X = \sum \beta_i \min \{ \alpha_i, W_i \}$$

Интенсивности α_{ij} и α_{0i} взяты пропорциональными донорным фитомассам: $\alpha_{ij} = \omega_{ij} \alpha_j$, $i \neq j$; $\alpha_{0i} = a_{0i} \alpha_i$; здесь ω_{ij} - удельная интенсивность потока "старых" ассимилятов из j -го органа в i -ый, в первом приближении постоянная; a_{0i} - удельная интенсивность диссоциации, зависящая от отношения P/X . Эта зависимость должна отражать тот факт, что лимитирующее действие среды приводит к интенсификации дыхания поддержания структур. Например, она может быть взята в форме $a_{0i} = \xi_i (X/P)$ или $a_{0i} = \xi_i + \xi'_i (P/X - 1)$; для конкретизации ее формы необходимы специальные эксперименты. Неравенствами $P/X \geq 1$ и $P/X < 1$ в работе определены свободный и вынужденный /лимитированный/ режимы фотосинтеза и органогенеза. Показано, что все три модели с лимитированием - де Вита, Полетаева и предлагаемая - являются частными формулировками общебиологического принципа независимости от субстрата. Окончательный вид системы уравнений вегетативного органогенеза таков:

$$\frac{d\alpha_i}{dt} = \beta_i \min \{ \alpha_i, W_i \} \frac{P}{X} + \sum_{j=1}^k \omega_{ij} \alpha_j, \quad i = \overline{1, k}; \quad (1)$$

где k - число вегетативных органов, и

$$\omega_{ii} = - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^k \omega_{ji} - a_{0i}$$

- удельная скорость потерь фитомассы i -ым органом.

Для подтверждения модели ее параметры были идентифицированы по

биометрическим данным. Обработаны две серии кривых органогенеза кукурузы ВИР-338 и "Буковинка-3", снятые В.Россом в полевых условиях. Замеры фитомассы всех листьев, всех корней, всех стеблей и всех репродуктивных органов "математически средних" растений делались в опытах с интервалом в пять дней. В этих опытах реализовался режим, близкий к свободному. Идентификация производилась путем численной вариации параметров по методу наименьших квадратов. Сначала был рассмотрен двумерный случай. В качестве обобщенных органов были взяты надземная и подземная фитомассы x_1 и x_2 . Интенсивности ω_{12} и ω_{21} нашлись как малые положительные величины. Например, для кукурузы ВИР-338 найдено: $\omega_{21} = 0,012$ сутки⁻¹, $\omega_{12} = 0,005$ сутки⁻¹. Общий вывод состоит в том, что вегетационные потоки "старых" ассимилятов незначительны; в рассмотренном примере наблюдался преимущественный отток фитомассы от надземных органов в корневую систему. Итак, можно считать, что в вегетационный период $\omega_{ij} \approx 0$; при этом исходная система распадается на k одномерных уравнений вида

$$\dot{x} = \beta \cdot \min \{ x, W \} - \alpha x \quad (2)$$

Были выбраны четыре обобщенных органа: листья, стебли, корни и вся надземная фитомасса, и для каждого из них идентифицированы параметры одномерного уравнения. Например, для листьев кукурузы "Буковинка-3" и ВИР-338 получено соответственно

$$\begin{aligned} \beta &= 0,234 \text{ сутки}^{-1}; & W &= 11,0 \text{ г}; & \alpha &= 0,078 \text{ сутки}^{-1}; \\ \beta &= 0,218 \text{ сутки}^{-1}; & W &= 13,1 \text{ г}; & \alpha &= 0,060 \text{ сутки}^{-1}. \end{aligned}$$

Среднеквадратические отклонения экспериментальных кривых от расчетных не превосходят 1 г/сутки для листьев, стеблей и корней, и достигают 1,9 г/сутки для всей надземной фитомассы. Следовательно, учет потоков "старых" ассимилятов не приводит к существенной потере точности. Далее в работе показано, что уравнение (2) имеет априорски оптимальное преимущество над логистическим, для чего параметры

последнего идентифицированы для тех же четырех органов.

Подробно исследованы математические свойства системы (I) в предположении постоянства параметров, т.е. для свободного режима. В силу своего определения элементы главной диагонали матрицы $\{\omega_{ij}\}$ обладают доминантным свойством, определяющим асимптотику системы. Условия корректности системы, гарантирующие начальное возрастание фитомасс, получены в форме неравенств $\beta_i + \omega_{ii} > 0, i = \overline{1, K}$. Доказано, что система обладает единственным строго положительным и асимптотически устойчивым положением равновесия. Биологический смысл положения равновесия таков: фитомассы вегетативных органов стремятся к положительным конечным значениям, характерным для данных растений в отсутствие лимитирования; если сезон не содержит этапа прямой репродукции, эти значения фиксируются к моменту наступления межсезонного состояния "глубокого покоя" точек роста меристемы.

В Главе 3 моделируется вегетативно-репродуктивный органогенез растений одновозрастного сообщества. В отличие от вегетативных, репродуктивные потоки "старых" ассимилятов велики и играют существенную роль в процессе биосинтеза. Они непосредственно зафиксированы в ряде известных экспериментов. Сезонный период действия репродуктивных механизмов распадается на два характерных этапа, в каждом из которых две взаимодействующие фитомассы - вегетативная и репродуктивная - связаны только одной направленной дугой $\alpha_{ij}, i \neq j$, а дуальная к ней дуга α_{ji} отсутствует. На сегменте обратной репродукции донорной является репродуктивная фитомасса, например, фитомасса прорастающего семени. На сегменте прямой репродукции донорной является вегетативная фитомасса, например, фитомасса листьев и стеблей, расходуемая на синтез семян следующего поколения. Общее число органов n может быть различным на этих сегментах. В период формирования урожая /прямая репродукция/ у зерновых может оказаться целесообразным выделить в качестве обобщенных органов зерно, колос и соцветие; в пе-

риод прорастания семян /обратная репродукция/ единственным репродуктивным органом являются семена.

Основным модельным допущением о характере репродуктивного транспорта "старых" ассимилятов является гипотеза: $\alpha_{ij} = \alpha_{ij} x_j$, $i \neq j$: обозначив суммарный отток "старых" ассимилятов от i -го органа через α_{ii} , получим систему уравнений вегетативно-репродуктивного органогенеза в форме

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} x_j + \beta_i \min \{x_i, W_i\} - \alpha_{oi} x_i \quad (3)$$

В работе показано, что репродуктивная матрица $A = \{\alpha_{ij}\}$ системы (3) в принятой системе нумерации вегетативных и репродуктивных органов имеет верхний треугольный вид на сегменте обратной репродукции и нижний треугольный вид на сегменте прямой репродукции.

Качественное сопоставление модельных кривых системы (3) с экспериментальными показало приемлемость гипотезы $\alpha_{ij} = \alpha_{ij} x_j$ как модели первого приближения. При более детальном подходе эта модель нуждается в уточнении, поскольку она не в состоянии интерпретировать пологий начальный участок кривых органогенеза вновь синтезируемых репродуктивных органов. Можно предположить, что начальный этап развития новой репродуктивной фитомассы протекает за счет потребления ассимилятов фотосинтеза, т.е. по вегетативным законам. После получения генетической команды на образование вновь синтезируемого органа возникает зачаточная "бесконечно малая" фитомасса, которая, как большинство растительных новообразований, начинает развиваться в блекмановском логарифмическом режиме. Затем внутренних средств к развитию становится недостаточно, мобилизуются "старые" ассимиляты других органов, и начинается собственно репродукция. Оба отмеченных механизма удастся последовательно объединить на основе принципа Либиха:

$$\alpha_{ij} = \min \{ \alpha'_{ij} x_i, \alpha_{ij} x_j \}, \quad i \neq j,$$

где a'_{ij} - удельная парциальная интенсивность роста i -го вновь синтезируемого репродуктивного органа за счет потребления ассимилятов фотосинтеза, вносимых в пул благодаря j -му органу; a_{ij} - удельная интенсивность потока "старых" ассимилятов из j -го органа в i -ий.

Для подтверждения модели эта подробно рассмотрена двумерная /"плоская"/ задача вегетативно-репродуктивного органогенеза. Модельное растение представлено в ней совокупностью двух взаимосвязанных фитомасс - вегетативной x_1 и репродуктивной x_2 . Прямая репродукция описывается следующей системой

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -\min \{a'_{21} x_2, a_{21} x_1\} + \beta \cdot \min \{x_1, W\} - a_{01} x_1 \\ \dot{x}_2 = \min \{a'_{12} x_1, a_{12} x_2\} - a_{02} x_2 \end{cases} \quad (4)$$

Исследован характер движения изображающей точки системы (4) по фазовой плоскости переменных (x_1, x_2) . Показано, что (4) обладает единственным строго положительным и устойчивым положением равновесия, что соответствует биологическому содержанию задачи. Затем параметры системы (4) идентифицированы по данным полевых опытов с двумя сортами кукурузы. Например, для ВР-33В идентификация дала следующие значения двух основных параметров: $a'_{21} = 0,141$ сутки⁻¹; $a_{21} = 0,026$ сутки⁻¹; при этом среднеквадратическое отклонение экспериментальной кривой от расчетной составило 0,9 г/сутки. Следовательно, расхождения между ними не превосходят ошибок измерения. Тем самым получено качественное и количественное подтверждение пригодности модели для интерпретации эксперимента.

Исследованы возможные пути репродуктивного перемещения "старых" ассимилятов в общем случае. Орган с номером i , для которого выполнено

$$\sum_{j=1}^n a_{ij} > 0 \quad \text{и/или} \quad a_{ii} = -\sum_{j=1}^n a_{ji} < 0,$$

называется соответственно репродуктивно-накопительным и/или репродуктивно-расходным. Пусть J_1 и J_2 - множества номеров накопительных и расходных органов, $J_0 = J_1 \cap J_2$ - их пересечение. Из свойств

репродуктивной матрицы вытекает, что J_0 содержит не более $n - 2$ элементов. Репродукция называется: параллельной, если множества J_1 и J_2 не пересекаются, т.е. если $J_0 = \emptyset$; последовательной, если множества J_1 и J_2 имеют максимальное число пересечений $n - 2$ при числе положительных дуг α_{ij} , $i \neq j$, равном $n - 1$. Доказано, что обратная репродукция всегда является параллельной, т.е. все репродуктивные потоки "старых" ассимилятов направлены непосредственно из расходуемой репродуктивной фитомассы к каждому из зачатков вегетативных органов, а промежуточное оседание ассимилятов отсутствует. Этот результат, следующий из свойств модели, полностью согласуется с данными известных экспериментов. Доказано далее, что на сегменте прямой репродукции все репродуктивные органы должны быть репродуктивно-накопительными и хотя бы один вегетативный орган должен быть репродуктивно-расходным. Отсюда следует, что оба отмеченных механизма - параллельная и последовательная репродукция - в принципе возможны на сегменте T_3 . Этот вывод сопоставлен с опытными данными. Оказалось, что у злаков в периоды цветения, молочной, полной и восковой спелости репродукция в первом приближении является параллельной.

Отметим, что в общем случае $|A| = 0$, однако на сегменте прямой репродукции матрицей системы фактически является матрица $A - E\alpha_0$, где $\alpha_0 = (\alpha_{01} \dots \alpha_{0n})'$ - вектор удельных интенсивностей диссоциации, E - единичная матрица. Поскольку все $\alpha_{0i} > 0$, то главная диагональ матрицы $A - E\alpha_0$ существенно отрицательна, и $|A - E\alpha_0| \neq 0$.

Глава 4 посвящена моделированию формирования возрастной структуры поликарпического сообщества высших растений, размножающихся половым путем. Предполагается, что внешние "фондовые" компоненты - ресурсы, способствующие развитию популяции, но не потребляемые /например, территория/, ограничены, и общая численность растений в

сообществе не может сделаться сколь угодно большой. Для учета динамики урожая /суммарной фитомассы всех растений или их частей/ необходимы сведения об изменении численности растений в каждом из одно-возрастных слоев. Эту задачу решает модель кинетики возрастной структуры, формализованная в виде следующей системы разностных уравнений:

$$r_0^{t+1} = \sum_{j=1}^N G_j^t, \quad r_i^{t+1} = P_{i-1} r_{i-1}^t, \quad i = \overline{0, N-1}$$

Здесь r_i^t - численность растений возраста i , т.е. проживших полных i лет, t - номер года; G_j^t - функция воспроизводства, число дочерних организмов от всех растений возраста j в t -ом году; P_i - коэффициент выживаемости, доля растений возраста i , достигающих возраста $i+1$; N - число одновозрастных слоев в сообществе. Очевидно, $G_j^t \geq 0$, $0 < P_i \leq 1$. Полагая в этих уравнениях $G_j^t = F_j r_j^t$, получим известную модель П.Х.Лесли. В последние годы она была независимо получена и исследована в ряде отечественных работ, в том числе в работах диссертанта. Соответствующую этой модели фазу развития сообщества называют логарифмической. Неотрицательные константы F_j в модели Лесли есть коэффициенты воспроизводства, равные числу дочерних организмов от одного растения возраста j . В матричных обозначениях система Лесли имеет вид

$$r^{t+1} = F r^t,$$

где $r^t = (r_0^t \dots r_N^t)'$ - вектор возрастной структуры сообщества, F - "популяционная" матрица размерности $(N+1) \times (N+1)$ с неотрицательными элементами, имеющая вид

$$\begin{pmatrix} 0 & F_1 & \dots & F_N \\ P_0 & & & \\ & P_1 & & 0 \\ & & \dots & \\ & 0 & & P_{N-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (5)$$

Детерминант этой матрицы есть $|F| = (-1)^N F_N P_{N-1} \cdot \dots \cdot P_0$. Показано, что случай $F_N = 0$ является вырожденным и не представляет интереса; поэтому в дальнейшем принято $F_N > 0$. Получен вид характеристического многочлена матрицы F и исследован его спектр. Матрица F обладает единственным строго положительным и максимальным по модулю собственным числом $Z_0 \geq |Z_i|$, полностью определяющим асимптотику системы. Для выполнения строгого неравенства $Z_0 > |Z_i|$ необходимо и достаточно, чтобы показатели ненулевых членов характеристического уравнения были в совокупности взаимно просты. Собственному числу Z_0 соответствует положительный собственный вектор h_0 . При $Z_0 > 1$ компоненты вектора r^t возрастают, а при $Z_0 < 1$ убывают — по закону, приближающемуся к экспоненте; при $Z_0 = 1$ вектор r^t , в зависимости от начальных условий, либо равен постоянному, либо стремится к нему, возрастая или убывая. Далее в работе доказано, что необходимым и достаточным условием неограниченного возрастания r^t является неравенство

$$\sum_{j=1}^N F_j \prod_{i=0}^{j-1} P_i > 0$$

Меняя знак "больше" на "меньше" и "равно", получим условия стремления r^t к нулю и к положительной константе. Этот результат позволяет обойтись без вычисления Z_0 .

Неограниченный рост численности сообщества противоречит биологическому содержанию задачи. Поэтому модель Лесли нуждается в уточнении. Определим функции воспроизводства в соответствии с принципом Либиха:

$$G_j^t = F_j \min \{ r_j^t, G_j \}, \quad j = \overline{1, N}$$

Здесь F_j имеет прежний смысл, а G_j есть критическая численность растений j -го возрастного слоя, экологическая константа, характеризующая как внутривидовые, так и внешние /стационарные/ условия. По достижении этой численности возрастной слой "захватывает" характерную для него долю от общей территории сообщества

и его плодовитость фиксируется.

Начиная с момента первого переключения в системе функций G_j^t исходная система разностных уравнений становится неоднородной, а популяционная матрица (5) теряет элементы своей первой строки, по одному на каждое переключение. Доказано, что при этом главное собственное значение матрицы (5) образует монотонно убывающий ряд: $Z_0^{(0)}, Z_0^{(1)}, \dots, Z_0^{(3)}, \dots$, где 3 - число переключений. Если $Z_0^{(0)} > 1$, и все последующие члены этого ряда остаются больше единицы, то реализуется максимальное число переключений, равное N , и в течение N тактов, считая от последнего переключения, устанавливается стационарное распределение численностей в форме

$$\bar{r} = (1, P_0, P_0 P_1, \dots, P_0 \dots P_{N-1})' \sum_{j=1}^N G_j F_j$$

В общем случае, если $Z_0^{(3)} > 1$, а некоторое $Z_0^{(3+1)} \leq 1$, стационарное строго положительное распределение численностей растений по возрастным группам достигается в пределе. Наличие конечного стационарного состояния указывает на пригодность модели к описанию кинетики разновозрастного сообщества в условиях ограниченности "фондовых" ресурсов. Для подтверждения количественных результатов, следующих из модели, необходимы специальные эксперименты.

В Главе 5 исследованы предварительные вопросы управления структурами растительных сообществ. Когда модель объекта построена, возникает вопрос о возможных путях управления этим объектом. Прежде всего необходимо выяснить, поддается ли идентификации введенная система параметров, т.е. возможно ли на основе конечного числа измерений вектора состояния объекта, в нашем случае векторов Γ или x , получить численные значения элементов матрицы системы. Далее, если матрица системы определена или в принципе определяема, может быть поставлен вопрос о наблюдаемости системы, т.е. о возможности полного восстановления вектора состояния по конечному числу измерений

одной или нескольких / но не всех одновременно/ его координат или их линейной комбинации; например, можно ли, фиксируя только фитомассу листьев, определять одновременно фитомассу стеблей, корней, початков. Наконец, в тех случаях, когда имеется возможность внешнего воздействия на объект, важно знать, управляема ли эта система, т.е. можно ли, планомерно воздействуя на нее в течение конечного интервала времени, привести изображающую точку системы в заданную точку фазового пространства вектора состояния. Решение трех названных задач должно предшествовать постановке задачи об оптимальном управлении объектом.

Построение в диссертации модели основаны на принципе Либиха, что позволяет выделить участки кусочной линейности нелинейных уравнений. В частности, на сегменте прямой репродукции $T_3 = [t_2, T]$, т.е. в период формирования урожая, уравнения вегетативно-репродуктивного органогенеза линейны; в матричных обозначениях они имеют вид

$$\dot{x} = (A - \zeta E)x + \alpha_0 \quad (6)$$

Здесь по-прежнему $x = (x_1 \dots x_n)'$ - вектор партиционной структуры; n - число обобщенных органов на сегменте T_3 ; $A = \{a_{ij}\}$ - репродуктивная матрица размерности $n \times n$, имеющая нижний треугольный вид; α_0 - вектор ассоциации, постоянный на сегменте T_3 и имеющий вид $(\beta_1 w_1 \dots \beta_k w_k \ 0 \dots 0)'$, $\bar{1}, \bar{k}$ - номера вегетативных органов; $\alpha_0 = \zeta E x$ - вектор диссоциации; ζ - постоянный вектор удельных интенсивностей диссоциации: дыхания поддержания структур, отмирания и опада, E - единичная матрица. Ниже используется также обозначение $\tilde{A} = A - \zeta E = \{\tilde{a}_{ij}\}$.

Прямая репродукция называется идентифицируемой в момент времени t , если измерение вектора x в точке t и ее окрестности позволяет определить элементы матрицы A или \tilde{A} . В работе показано, что решение вопроса об идентифицируемости прямой репродукции сводится к

установлению ранга критериальной матрицы Р.Э.Калмена $K(t, x, A) = \|x | Ax | \dots | A^{n-1}x\|$ или такой же матрицы для \tilde{A} . Если ранг $K(t, x, A) = n$, то система идентифицируема. Доказано, что необходимым условием идентифицируемости прямой репродукции является отличие от нуля вегетативной фитомассы. Поскольку вегетативная фитомасса практически никогда полностью не истощается, то это условие всегда выполнено на сегменте T_3 . Необходимые и достаточные условия идентифицируемости прямой параллельной репродукции с одной вегетативной фитомассой, т.е. при $K = I$, вблизи точки $t = t_2$ есть $\tilde{a}_{ii} \neq \tilde{a}_{jj}$ при $i \neq j$, $i, j = \overline{2, n}$. Показано, что в практически важных случаях это ограничение не является сколько-нибудь существенным. Необходимые и достаточные условия идентифицируемости прямой параллельной репродукции с одной репродуктивной фитомассой, т.е. при $K = n - I$, на всем сегменте T_3 есть $a_{ii} \neq a_{jj}$ при $i \neq j$, и $i, j = \overline{1, n-1}$. В этом случае предполагается, что вектор диссоциации известен, т.е. доступен непосредственному измерению, и идентифицируется с собственно репродуктивной матрицей. Далее доказано, что прямая последовательная репродукция в общем случае всегда идентифицируема вблизи $t = t_2$.

Задача наблюдаемости рашалась на основе скалярной функции наблюдения $y = c'x$, где $c = (c_1 \dots c_n)'$. Поясним биологический смысл этой функции. Пусть, например, измеряется фитомасса всего модельного растения; тогда в любой момент времени функция наблюдения y равна этой суммарной фитомассе: $y = \sum x_i$, а все $c_i = 1$. Пусть, далее, измеряется фитомасса только одного обобщенного органа с номером i , тогда $c_i = 1$, $c_j = 0, j \neq i$, и $y = x_i$. Иногда проще поддаются непосредственному измерению не сами фитомассы, а некоторые их однозначные функции; например, длина, а не фитомасса стебля. Линеаризуя эти функции, получим скалярную функцию наблюдения $y = c'x$ в виде линейной комбинации всех или некоторых фитомасс x_i . Прямая репродукция называется наблюдаемой в момент

времени t с вектором наблюдения C , если измерение y в точке t и ее окрестности позволяет восстановить все компоненты вектора партиционной структуры x в точке t . Для этого, как показано в работе, ранг критериальной матрицы $K(C, A) = \|C | A' C | \dots | A'^{n-1} C\|$ должен быть равен n . Доказано, что необходимым условием наблюдаемости прямой репродукции является $C_n \neq 0$. Поскольку в принятой системе нумерации номер n может быть сообщен любому репродуктивному органу, то этот результат означает, что хотя бы одна репродуктивная фитомасса входит в качестве аргумента в функцию наблюдения y . Легко показать, что этот вывод инвариантен к выбору системы нумерации органов. Необходимым условием наблюдаемости прямой параллельной репродукции с одной вегетативной фитомассой, т.е. при $K = I$, является система неравенств: $C_i \neq 0, i = \overline{K, n}$. Следовательно, в этом случае необходимо наблюдать за всеми репродуктивными фитомассами. Достаточные условия наблюдаемости прямой параллельной репродукции с одной репродуктивной фитомассой, т.е. при $K = n - 1$, есть $C_n \neq 0, C_i = 0, i = \overline{1, n - 1}$. Эти же условия являются достаточными условиями наблюдаемости в общем случае прямой последовательной репродукции. Перечисленные здесь результаты, касающиеся наблюдаемости, справедливы на всем сегменте T_3 .

Возможности внешнего управляющего воздействия на процесс органогенеза сводятся к купированию некоторых органов или частей органов, не приводящему к гибели растения; например, к сбору урожая чайного листа, поеданию фитомассы насекомыми и т.п. Математически введение управляющего воздействия означает добавление в правую часть системы (6) векторного отрицательного слагаемого вида $B u(t)$, где $B = (b_1 \dots \dots b_n)'$ - вектор управления, $u(t)$ - скалярная интенсивность управления. Прямая репродукция называется управляемой в момент времени t с вектором управления B , если выбором u в точке t и ее окрестности можно перевести изображающую точку системы в любую окрестность точки x фазового пространства. Необходимые и достаточные условия управляемости системы есть: ранг $K(B, A) = n$, где $K(B, A) =$

$= \| \| b; Ab; \dots; A^{n-1}b \| \|$. Вид критериальной матрицы управляемости $K(b, A)$ аналогичен виду критериальной матрицы идентифицируемости $K(t, x, A)$; поэтому перечисленные выше результаты могут быть переформулированы для матрицы $K(b, A)$.

Рассмотрены примеры, демонстрирующие эффективность метода. В примерах использован статистический материал по органогенезу кукурузы, обработанный в предыдущих главах. В двумерном /"плоском"/ случае, т.е. при одной вегетативной фитомассе x_1 и одной репродуктивной фитомассе x_2 , условие $C_n \neq 0$, $n = 2$, является не только необходимым, но и достаточным условием наблюдаемости системы. Полагая $C = (0 \ 1)'$, $y = x_2$ и оценивая производную \dot{y} нисходящей разностью вблизи выбранного значения $x_2(t')$, найдем соответствующее значение $x_1(t')$ из простого векторного равенства

$$x(t') = K'^{-1}(c, A) \left\{ \left\| \begin{array}{c} y \\ \dots \\ \dot{y} \end{array} \right\| - \left\| \begin{array}{c} 0 \\ \dots \\ c' \end{array} \right\| \alpha \cdot 0 \right\}$$

Здесь K'^{-1} - матрица размерности 2×2 , обратная транспонированной критериальной, $\alpha \cdot 0 = (\beta W \ 0)'$. Сопоставление рассчитанных по этой формуле значений с экспериментальными дало хорошие результаты. Показано далее, что в двумерном случае может быть решена также и задача наблюдения значений x_2 по значениям x_1 , хотя аналогичная задача в общем случае неразрешима. Для решения двумерной задачи предложен простой разностный алгоритм; составлена таблица расчетных и опытных значений, которые практически совпадают.

Далее в работе исследованы управляемость и наблюдаемость возрастной структуры поликарпического сообщества. На каждом из отрезков кусочной линейности основная система разностных уравнений кинетики численностей имеет вид

$$r^{t+1} = F r^t + G, \quad (7)$$

где $r^t = (r_0^t \ \dots \ r_n^t)'$ - вектор возрастной структуры, F - популяционная матрица (5), G - постоянный вектор $(\sum G_j F_j \ 0 \ \dots \ 0)'$.

К этой системе присоединяется скалярная функция наблюдения $y^t = c' r^t$, где $c = (c_0 \dots c_N)'$. Дискретная функция y^t есть аналог непрерывной функции $y(t)$ в задаче наблюдаемости органогебеза и имеет тот же смысл. Кинетика возрастной структуры называется наблюдаемой с вектором наблюдения c , если измерения y^t, \dots, y^{t+N} позволяют восстановить все компоненты вектора r^t . Критериальная матрица имеет в этом случае вид $K(c, F) = \| c \mid F'c \mid \dots \mid F'^N c \|$. Доказано, что достаточные условия наблюдаемости возрастной структуры есть $c_i \neq 0, c_j = 0$ при всех $j \neq i$. Таким образом, достаточно наблюдать за какой-либо одной возрастной группой, чтобы знать численный состав всех прочих возрастных групп.

Управление кинетикой численностей имеет следующий смысл. Для получения предпочтительной возрастной структуры, например, максимизирующей сбор урожая, численность некоторых возрастных групп можно искусственно изменять путем удаления или подсадки определенного числа растений. Математически это означает добавление в правую часть системы (7) слагаемого вида $b u^t$, где $b = (b_0 \dots b_N)'$ - вектор управления, u^t - скалярная интенсивность управления. Кинетика возрастной структуры называется управляемой с вектором b , если выбором управлений u^t, \dots, u^{t+N} можно получить любой желаемый вид вектора r^{t+N+1} . Критериальная матрица имеет вид $\| b \mid Fb \mid \dots \mid F^N b \|$. Установлены два вида достаточных условий управляемости: $b_0 \neq 0, b_i = 0, i \neq 0$; или $b_N \neq 0, b_i = 0, i \neq N$. Во втором случае необходимо дополнительно потребовать, чтобы численность N -ой возрастной группы оставалась меньше критического значения σ_N . Следовательно, произвольное распределение численностей растений по возрастам можно получить и поддерживать регулированием численности одной нулевой или одной N -ой возрастных групп.

В Приложении I построена статическая /интегральная/ модель конечного урожая. Она получена как простое следствие основных динамических моделей органогебеза. На участках нехватки и подавляющего избытка

какого-либо ростового фактора конечный урожай есть линейная функция этого фактора; в свободном режиме эта зависимость утрачивается. В итоге имеем трапециевидальные кусочно-линейные кривые. Такие кривые построены в работе для урожая овса и картофеля в функции от влагообеспеченности /водного баланса/ по данным госсортоучастков Ленинградской области. Показано их преимущество над традиционной параболической аппроксимацией. Эта часть работы повторяет и дополняет данные И.С.Шатилова, полученные в опытах по программированию урожаев.

В Приложении 2 приведен статистический материал, обработанный в диссертации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В диссертации развивается подход к моделированию растений и растительных сообществ с позиций теории систем и теории автоматического управления. Получены результаты, имеющие теоретическое и практическое значение. Основные из них сводятся к следующему:

1. Разработана концептуальная схема высшего растения как совокупности взаимосвязанных обобщенных органов и основных ростовых физиологических процессов /фотосинтез, дыхание, локализация и перераспределение ассимилятов/. Построены модели этих процессов. Формализовано описание динамики фитомасс органов модельного растения /или одновозрастного растительного сообщества/ в течение онтогенеза.

2. Построены нелинейные многомерные модели динамики фитомасс органов /партиционной структуры/ одновозрастного сообщества, описывающие вегетативный и вегетативно-репродуктивный периоды. Исследованы математические свойства моделей. Установлены возможные пути, направления и порядок величин потоков "старых" ассимилятов.

3. Идентифицированы параметры моделей органогенеза по биометрическим данным для двух сортов кукурузы. Показана состоятельность основных модельных предположений и пригодность моделей для практических расчетов типа прогноза /определение динамики подземной фито-

массы по измерениям надземной фитомассы и др./.

4. Сформулирована и подтверждена экспериментальными данными количественная гипотеза о механизме возникновения и развития вновь синтезируемого репродуктивного органа.

5. Построена нелинейная многомерная модель кинетики возрастной структуры поликарпического растительного сообщества с учетом лимитирующего действия среды. Исследованы математические свойства модели в логарифмической и стационарной фазах. Показано существование и установлен вид стационарного распределения численностей по одновозрастным слоям.

6. Получены необходимые и достаточные условия идентифицируемости наблюдаемости и управляемости партиционной и возрастной структур сообществ. Рассмотрены примеры, демонстрирующие эффективность метода /наблюдение динамики репродуктивной фитомассы по измерениям вегетативной фитомассы, и наоборот/.

7. В качестве следствия из моделей органогенеза получена статическая модель конечного урожая. Она устанавливает трапециевидные зависимости урожая от общего количества лимитирующего фактора, поглощенного посевам в период вегетации. Такие кривые построены для овса и картофеля в функции от влагообеспеченности /водного баланса/ по данным госсортоучастков Ленинградской области.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Разработанная схема взаимодействия физиологических механизмов высшего растения и построенные на ее основе модели позволяют по-новому интерпретировать процессы онтогенеза и указать пути экспериментального поиска предсказываемых результатов.

2. Модель развития возрастной структуры растительного сообщества в условиях лимитирующего действия среды дает качественно верное описание реальных популяций.

3. Возможно прогнозирование конечного урожая и целенаправленное воздействие на его формирование на базе разработанных моделей.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Об управлении численностью биологических популяций. Тезисы. В сб. "Всесоюзная конференция по проблемам теоретической кибернетики", Новосибирск, 1969, 30-31 /совместно с И.Е.Зубер и Р.А.Полуэктовым/.

2. Об управлении численностью биологических популяций. Научно-технический бюллетень по агрофизике № 14, ГМИ, Л., 1970, 61-64.

3. Применение метода статистических испытаний к изучению функции наследственной передачи. Сб. трудов по агрофизике, вып.30, "Математические модели в агрофизике и биологии", ГМИ, Л., 1971, 164-169.

4. Управление численностью и возрастным составом популяций. "Проблемы кибернетики", вып.25, "Наука", М., 1972, 129-138 /совместно с И.Е.Зубер и Р.А.Полуэктовым/.

5. Динамическая модель агробиоценоза. В сб. "Тезисы докладов аспирантов к Межреспубликанской научно-технической конференции общественной аспирантуры", Л., 1972, 76-78.

6. Математическая модель морфогенеза монокарпического сообщества растений. В сб. "Биология и научно-технический прогресс", Пушкино-на-Оке, 1974, 384-386.

7. Модель репродуктивного органогенеза сообщества растений. Научно-технический бюллетень по агрофизике №21, Л., 1974, 36-40.

8. Математическая модель органогенеза растений и принцип лимитирования. Труды ВАСХНИЛ. Сб. "Программирование урожаев сельскохозяйственных культур", "Колос", М., 1975 /совместно с Р.А.Полуэктовым/.

9. Органогенез растений и динамика растительного покрова. Сб. трудов по агрофизике, вып.38, "Управление продуктивностью агроэкологических систем", Л., 1976, 3-11 /совместно с Р.А.Полуэктовым/.

660036, г. Красноярск, Академгородок
Институт физики им. Л.В. Киренского
СО АН СССР. Заказ № 83 . Объём I п.л.
Тираж 150. Подписано к печати 31.01.1978 г.

АЛО2019