БИОФИЗИКА, 2003, том 48, вып.2, с.344–351

БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ

УДК 517.97

ВИДОВЫЕ ОБИЛИЯ И ОБЛАСТИ ЛИМИТИРОВАНИЯ В ВАРИАЦИОННОЙ МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА

П.В. Фурсова

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119899, Москва, Воробьевы горы

E.mail: polina_fursova@mail.ru

Поступила в редакцию 08.01.02 г.

Приведены формулировка вариационной задачи для нахождения относительных численностей видов в сообществе на стационарной стадии роста и формулировка теоремы стратификации. Получены алгоритмы нахождения относительных численностей для сообществ, состоящих из двух и трех видов, потребляющих два или три ресурса. Описаны границы областей стратификации, в которых лимитирующими являются один, два или три ресурса. Для двух видов и двух ресурсов получена явная формула зависимости относительной численности от отношения ресурсов и продемонстрирован вид этой зависимости для реальных значений потребностей организмов в ресурсах среды.

Ключевые слова: экология сообществ, вариационное моделирование, численность популяции, лимитирующие ресурсы.

Основную проблему количественной экологии сообществ можно сформулировать следующим образом: научиться рассчитывать численность каждой из входящих в сообщество популяций организмов как функцию доступных ресурсов среды. В работе поставлена задача получить алгоритм нахождения численностей видов, образующих экологическое сообщество, опираясь на методы теории оптимального управления. Дело в том, что традиционный для экологии путь моделирования с помощью систем дифференциальных уравнений оказывается чрезвычайно громоздким, трудно обозримым и низко эффективным для исследования сообществ с большим числом видов w, потребляющих много ресурсов m. Например, сообщество фитопланктона обычного пруда объединяет более сотни видов, которые потребляют десятки взаимонезаменяемых ресурсов (реалистичная имитационная модель [1] такого сообщества содержит $m + w + mw$ уравнений и $2w + 4mw$ параметров). Еще одна экологическая проблема состоит в строгом выделении из всего набора ресурсов тех, которые реально определяют или лимитируют искомые численности видов. Для решения указанных проблем выбрана вариационная задача на условный экстремум с ограничениями в виде неравенств. Ограничения описывают баланс потребления организмами ресурсов среды, и до решения задачи неизвестно, какие из ресурсов потребляются полностью или, другими словами, какие из неравенств могут быть записаны как строгие равенства. Предлагаемая модель уже применялась к фитопланктонным сообществам [2,3], в которых число видов обычно много больше числа потребляемых ресурсов. В данной работе рассматриваются случаи, когда число видов невелико и сравнимо или меньше количества ресурсов, что характерно для сообществ микроорганизмов [4,5].

ВАРИАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ

Моделируется сообщество одноклеточных организмов, потребляющих ресурсы, которые не могут заменить друг друга, поскольку выполняют различные функции по отношению к росту. Допустимы деление и смертность клеток, но не их слияние. В лабораторных условиях описываемая модель соответствует накопительному культивированию, при котором не происходит добавление или изъятие ресурсов и микроорганизмов. Изучается развитие поликультуры до остановки, вызванной исчерпанием одного из ресурсов, но не какими-либо иными причинами.

Постулируется, что динамические системы из заданного состояния переходят в состояние с экстремальной (в пределах, допустимых имеющимися ресурсами) структурой. Соответствующая вариационная задача на условный экстремум выглядит следующим образом [6–8]:

$$\begin{cases} H(n_1,...,n_w) = \left(\sum_{i=1}^{w} n_i\right)\ln\left(\sum_{i=1}^{w} n_i\right) - \sum_{i=1}^{w} n_i \ln n_i \to \text{extr}, \\ \sum_{i=1}^{w} q_i^k n_i \le L^k,\ k = \overline{1,m}, \\ n_i \ge 0,\ i = \overline{1,w} \end{cases} \quad (1)$$

где n_i – конечная искомая общая численность и численности каждого из видов; q_i^k – количество k-го ресурса, необходимое для роста вида i, в расчете на одну клетку (потребность); m – общее количество взаимонезаменимых ресурсов, потребляемых сообществом; w – число видов в сообществе; L^k – начальное содержание ресурса k в среде ($L^k \ge 0$).

Важно отметить, что функционал $H(\vec{n})$, $\vec{n} = (n_1, ..., n_w)$, названный обобщенной энтропией, не постулируется, а выводится, основываясь на категорно-функторном методе сравнения математических структур (само сообщество описывается математической структурой множеств из n элементов, разбитых на w непересекающихся классов размером n_i) [6].

Основным результатом, на котором базируется последующее исследование сформулированной задачи, является теорема стратификации [2,7]. 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 $J \ne \varnothing$ – подмножество множества ресурсов $\{1,2,...,m\}$, выполняется: 1) решение задачи (1.1) $n_i(\vec{L})$, где $\vec{L} \equiv L^1, L^2, ..., L^m$, зависят только от тех L^k, для которых $k \in J$; 2) на этом решении нестрогие неравенства $\sum_{i=1}^{w} q_i^k n_i \le L^k$ обращаются в строгие равенства для всех $k \in J$ и в строгие неравенства для всех $k \notin J$. Теорема стратификации влечёт редукцию задачи (1) к задачам:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \text{extr}, \\ \sum_{i=1}^{w} q_i^j n_i \le L^j,\ j \notin J, \\ n_i \ge 0,\ i = \overline{1,w}, \end{cases} \quad (2)$$

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

Теорема задает алгоритм расчета стратов для заданного в сообществе набора потребностей q_i^k, а также позволяет строго предсказывать ресурсы, лимитирующие рост сообщества (лимитирующими являются ресурсы, потребляемые из среды полностью).

Решение задач (2) получило название формулы видовой структуры

$$n_i(\vec{L^J}) = n\exp\left\{-\sum_{k \in J} \lambda^k q_i^k\right\},$$

где $n = \sum_{i=1}^{w} n_i$, вектор $\vec{L^J}$ имеет компоненты j из набора J, идентифицирующего страт, которому принадлежит вектор $\vec{L^J}$. Множители Лагранжа λ^k и полная численность n как функции потребляемых полностью в страте S^J ресурсов $\vec{L^J}$ ищутся из алгебраических уравнений

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{w} \exp\left\{-\sum_{k \in J} \lambda^k q_i^k\right\} = 1, \\ n\sum_{i=1}^{w} q_i^j \exp\left\{-\sum_{k \in J} \lambda^k q_i^k\right\} = L^j,\ j \in J. \end{cases}$$

РЕШЕНИЯ ДЛЯ НЕКОТОРЫХ ЧАСТНЫХ СЛУЧАЕВ ВАРИАЦИОННОЙ ЗАДАЧИ

Теорема стратификации, а также теорема существования и единственности [7] дают алгоритм решения вариационной задачи (1). Сначала находятся границы областей, на которые, согласно теореме стратификации, разбивается пространство ресурсов (способ нахождения стратов следует непосредственно из доказательства). Затем в каждой из областей решается задача с равенствами (2). Причем когда количество лимитирующих факторов совпадает с числом видов, достаточно решить систему равенств-ограничений. Ниже приведены решения задачи для частных случаев.

Решение для случая $w = 2$, $m = 2$. Пусть задано сообщество, состоящее из двух видов, потребляющих два ресурса: L^1 и L^2. Пусть известны потребности видов в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1,2$, $i = 1,2$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – виды). Согласно вариационной модели сообщества, численности видов на стационарной стадии роста определяются следующим образом. Сначала необходимо определить области, на которые, согласно теореме стратификации, распадается пространство ресурсов.

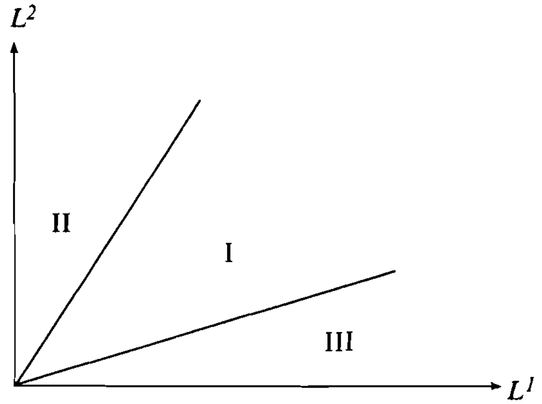

Рис. 1. Стратификация пространства потребляемых ресурсов при $m = 2$. В области I лимитируют оба фактора, в II – L^1, в III – L^2.

Пусть x_0 – корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} = 1$, y_0 – корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} = 1$. Тогда коэффициенты угла наклона прямых (рис. 1), ограничивающих области лимитирования, ищутся следующим образом:

$$\nu = \nu(q_i^k) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^1} + q_2^2 x_0^{q_2^1}};$$

$$\eta = \eta(q_i^k) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}}.$$

Пространство ресурсов распадается на три области, в одной из которых лимитирующими оказываются оба ресурса (область I), а в двух других – один ресурс (в области II – L^1, в области III – L^2).

Найдем относительные численности видов на стационарной стадии роста в каждой из областей отдельно.

В области I, где $\nu \le \frac{L^1}{L^2} \le \eta$, оба неравенства исходной вариационной задачи обращаются в равенства:

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2. \end{cases}$$

Введем обозначения: $\frac{n_1}{n} = s$, $\frac{n_2}{n} = t$, $\frac{L^1}{L^2} = \chi$. Тогда система имеет решение:

$$\begin{cases} s = \dfrac{q_2^2\chi - q_2^1}{q_2^2\chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2\chi}, \\ t = \dfrac{q_1^1 - q_1^2\chi}{q_2^2\chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2\chi}. \end{cases}$$

В области II, где $\frac{L^1}{L^2} < \nu$, имеет место вариационная задача:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1. \end{cases}$$

Решение задачи задается формулой видовой структуры: $n_i = n\exp(-\lambda^1 q_i^1)$, $i = 1,2$, где n и λ^1 есть решение системы

$$\begin{cases} \sum\limits_{i=1}^{2} \exp(-\lambda^1 q_i^1) = 1, \\ \lambda^1\left(n\sum\limits_{i=1}^{2} q_i^1 \exp(-\lambda^1 q_i^1) - L^1\right) = 0, \\ \lambda^1 \ge 0. \end{cases}$$

Сделаем замену переменных: $\exp(-\lambda^1) = x$, тогда относительные численности $s = x_0^{q_1^1}$ и $t = x_0^{q_2^1}$ ищутся из уравнения $x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} = 1$.

В области III, которая соответствует неравенству $\frac{L^1}{L^2} > \eta$, исходная вариационная задача становится задачей с одним равенством:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2. \end{cases}$$

Проводя рассуждения, аналогичные рассуждениям в области II, получаем, что $s = \frac{n_1}{n} = y_0^{q_1^2}$, $t = \frac{n_1}{n} = y_0^{q_2^2}$, причем $y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} = 1$.

Решение для случая $w = 3$, $m = 2$. Пусть задано сообщество, состоящее из трех видов, потребляющих два ресурса: L^1 и L^2. Пусть известны потребности видов в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1,2$; $i = 1,2,3$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – виды). Согласно вариационной модели сообщества, численности видов на стационарной стадии роста определяются следующим образом. Три области, на которые разбивается пространство ресурсов, задаются аналогично предыдущему случаю. Пусть x_0 –корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1$, а y_0 – корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} + y^{q_3^2} = 1$. Тогда коэффициенты угла наклона прямых, ограничивающих области лимитирования (рис. 1), задаются выражениями:

$$\nu = \nu(q_i^k) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1} + q_3^1 x_0^{q_3^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^1} + q_2^2 x_0^{q_2^1} + q_3^2 x_0^{q_3^1}};$$

$$\eta = \eta(q_i^k) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2} + q_3^1 y_0^{q_3^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2} + q_3^2 y_0^{q_3^2}}.$$

В области со значениями $\frac{L^1}{L^2} = \chi$ из промежутка $[\nu,\eta]$ лимитирующими являются оба ресурса, при $\frac{L^1}{L^2} < \nu$ лимитирует фактор L^1, при $\frac{L^1}{L^2} > \eta$ – L^2. Найдем относительные численности видов в каждой из областей.

Когда параметр $\chi = \frac{L^1}{L^2}$ принимает значения $\nu \le \frac{L^1}{L^2} \le \eta$, имеет место вариационная задача:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 + q_3^2 n_3 = L^2 \end{cases}.$$

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой видовой структуры и вводя новые переменные: $\exp(-\lambda^1) = x$, $\exp(-\lambda^2) = y$, получаем, что система, из которой находятся относительные численности $\frac{n_i}{n}$, имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{n_i}{n} = x^{q_i^1} y^{q_i^2}, i = 1,2,3, \\ x^{q_1^1} y^{q_1^2} + x^{q_2^1} y^{q_2^2} + x^{q_3^1} y^{q_3^2} = 1, \\ \frac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^1 x^{q_3^1} y^{q_3^2}}{q_1^2 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^2 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^2 x^{q_3^1} y^{q_3^2}} = \chi \end{cases}.$$

В областях лимитирования одного фактора, относительные численности видов на стационарной стадии роста ищутся следующим образом.

В области $\frac{L^1}{L^2} < \nu$, где лимитирует фактор L^1, имеем вариационную задачу:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1 \end{cases}.$$

С учетом формулы видовой структуры и обозначения $\exp(-\lambda^1) = x$ получаем систему:

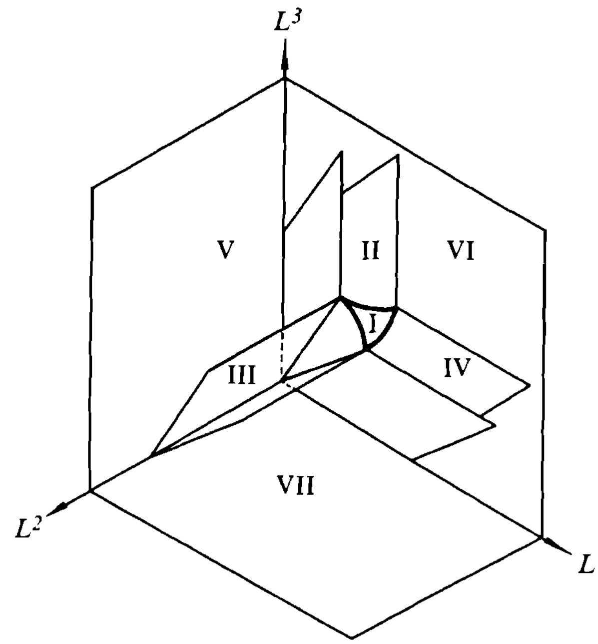

Рис. 2. Стратификация пространства потребляемых ресурсов при $m = 3$. В области I лимитируют все три ресурса, в II – L^1 и L^2, в III – L^1 и L^3, в IV – L^2 и L^3, в V – L^1, в VI – L^2, в VII – L^3.

$$\begin{cases} n_i = n x^{q_i^1}, \\ x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1, \\ n(q_1^1 x^{q_1^1} + q_2^1 x^{q_2^1} + q_3^1 x^{q_3^1}) = L^1. \end{cases}$$

Таким образом, относительные численности есть $\frac{n_i}{n} = x_0^{q_i^1}$, где x_0 – корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1$. Аналогично в области лимитирования фактора $L^2 \left(\frac{L^1}{L^2} > \eta\right)$ получаем решение $\frac{n_i}{n} = y_0^{q_i^2}$, где y_0 – корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} + y^{q_3^2} = 1$.

Решение для случая $w = 3$, $m = 3$. Пусть задано сообщество, состоящее из трех видов, потребляющих три ресурса: L^1, L^2, L^3. Пусть известны потребности видов в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1,2,3$; $i = 1,2,3$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – виды). Согласно теореме стратификации, пространство ресурсов разбивается на семь областей. В одной лимитируют три ресурса, в трех областях по два, в трех – по одному (рис. 2).

Страты описываются следующим образом. Пусть z_k^0, $k = 1,2,3$ – корень уравнения

$z_k^{q_1^k} + z_k^{q_2^k} + z_k^{q_3^k} = 1$, $k = 1,2,3$. Рассмотрим теперь уравнение $z_1^{q_1^1} z_2^{q_1^2} + z_1^{q_2^1} z_2^{q_2^2} + z_1^{q_3^1} z_2^{q_3^2} = 1$. Оно задает некоторую функцию $z_2 = z_2(z_1)$ и тогда уравнения

$$\chi_1(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2} + q_3^1 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_3^2}}{q_1^2 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^2 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2} + q_3^2 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_3^2}},$$

$$\chi_2(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2} + q_3^1 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_3^2}}{q_1^3 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^3 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2} + q_3^3 z_1^{q_3^1} z_2(z_1)^{q_3^2}},$$

при $z_1^0 \le z_1 \le 1$ задают некоторую линию в плоскости (χ_1, χ_2), и если $\chi_1 = \frac{L^1}{L^2}$, $\chi_2 = \frac{L^1}{L^3}$, то получаем линию в сечении $L^3 = \text{const}$.

Аналогично рассматриваем уравнения $z_1^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + z_1^{q_3^1} z_3^{q_3^3} = 1$ и $z_2^{q_1^2} z_3^{q_1^3} + z_2^{q_2^2} z_3^{q_2^3} + z_2^{q_3^2} z_3^{q_3^3} = 1$, получаем функции $z_1 = z_1(z_3)$ и $z_3 = z_3(z_2)$. Получаем еще две линии в сечении $L^3 = \text{const}$.

При $z_3^0 \le z_3 \le 1$:

$$\chi_1(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + q_3^1 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_3^3}}{q_1^2 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^2 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + q_3^2 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_3^3}},$$

$$\chi_2(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + q_3^1 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_3^3}}{q_1^3 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^3 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + q_3^3 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_3^3}}.$$

При $z_2^0 \le z_2 \le 1$:

$$\chi_1(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^1 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3} + q_3^1 z_2^{q_3^2} z_3(z_2)^{q_3^3}}{q_1^2 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^2 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3} + q_3^2 z_2^{q_3^2} z_3(z_2)^{q_3^3}},$$

$$\chi_2(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^1 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3} + q_3^1 z_2^{q_3^2} z_3(z_2)^{q_3^3}}{q_1^3 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^3 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3} + q_3^3 z_2^{q_3^2} z_3(z_2)^{q_3^3}}.$$

Таким образом, получаем в плоскости $L^3 = \text{const}$ криволинейный треугольник, который ограничивает область лимитирования всеми тремя ресурсами. Проводя полупрямые, получаем остальные области.

Найдем относительные численности видов на стационарной стадии роста. В области трехфакторного лимитирования исходная вариационная задача обращается в систему из трех равенств:

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 + q_3^2 n_3 = L^2, \\ q_1^3 n_1 + q_2^3 n_2 + q_3^3 n_3 = L^3. \end{cases}$$

Решение системы в переменных $\frac{n_1}{n} = s$, $\frac{n_2}{n} = t$, $\frac{n_3}{n} = u$, $\frac{L^1}{L^2} = \chi_1$, $\frac{L^1}{L^3} = \chi_2$ задается выражениями:

$$u = \frac{(\chi_1 q_1^2 - q_1^1)(q_1^2 - q_1^1 + \chi_2 q_1^3 - \chi_2 q_2^3) - (\chi_2 q_1^3 - q_1^1)(q_2^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)}{(q_1^3 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_3^2)(q_2^1 - q_1^1 + \chi_2 q_1^3 - \chi_2 q_2^3) - (q_3^1 - q_1^1 + \chi_2 q_1^3 - \chi_2 q_3^3)(q_2^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)},$$

$$t = \frac{(\chi_1 q_1^2 - q_1^1)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_2 q_1^3 - \chi_2 q_3^3) - (\chi_2 q_1^3 - q_1^1)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_3^2)}{(q_2^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_2^2)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_2 q_1^3 - \chi_2 q_3^3) - (q_2^1 - q_1^1 + \chi_2 q_1^3 - \chi_2 q_2^3)(q_3^1 - q_1^1 + \chi_1 q_1^2 - \chi_1 q_3^2)},$$

$$s = 1 - t - u.$$

В области двухфакторного лимитирования ресурсами L^1 и L^2 имеем вариационную задачу:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 + q_3^1 n_3 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 + q_3^2 n_3 = L^2. \end{cases}$$

Относительные численности находятся из системы:

$$\begin{cases} \frac{n_i}{n} = x^{q_i^1} y^{q_i^2}, \ i = 1,2,3, \\ x^{q_1^1} y^{q_1^2} + x^{q_2^1} y^{q_2^2} + x^{q_3^1} y^{q_3^2} = 1, \\ \frac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^1 x^{q_3^1} y^{q_3^2}}{q_1^2 x^{q_1^1} y^{q_1^2} + q_2^2 x^{q_2^1} y^{q_2^2} + q_3^2 x^{q_3^1} y^{q_3^2}} = \frac{L^1}{L^2}. \end{cases}$$

В случаях лимитирования факторами L^1 и L^3 или L^2 и L^3 решения получаются аналогично.

В области лимитирования одним фактором L^k, $k = 1,2,3$ относительные численности на стационарной стадии роста находятся из решения вариационной задачи:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^k n_1 + q_2^k n_2 + q_3^k n_3 = L^k \end{cases}$$

и задаются выражениями $s = x_0^{q_1^k}$, $t = x_0^{q_2^k}$, $u = x_0^{q_3^k}$, где x_0 – корень уравнения $x^{q_1^k} + x^{q_2^k} + x^{q_3^k} = 1$.

Решение для случая w = 2, m = 3. Пусть задано сообщество, состоящее из двух видов, потребляющих три ресурса: L^1, L^2, L^3. Пусть известны потребности видов в ресурсах: $\{q_i^k\}$, k = 1,2,3; i = 1,2 (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – виды). Согласно теореме стратификации пространство ресурсов разбивается на семь областей. В одной лимитируют три ресурса, в трех областях по два, в трех – по одному ресурсу (рис. 2). Страты описываются следующим образом. Пусть z_k^0, k = 1,2,3 – корень уравнения $z_k^{q_1^k} + z_k^{q_2^k} = 1$, k = 1,2,3. Рассмотрим теперь уравнение $z_1^{q_1^1} z_2^{q_1^2} + z_1^{q_2^1} z_2^{q_2^2} = 1$. Оно задает некоторую функцию $z_2 = z_2(z_1)$ и тогда уравнения

$$\chi_1(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}{q_1^2 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^2 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}},$$

$$\chi_2(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}{q_1^3 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^3 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}$$

при $z_1^0 \le z_1 \le 1$ задают некоторую линию в плоскости (χ_1, χ_2), и если $\chi_1 = \dfrac{L^1}{L^2}$, $\chi_2 = \dfrac{L^1}{L^3}$, то получаем линию в сечении L^3 = const.

Аналогично рассматриваем уравнения $z_1^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_2^3} = 1$ и $z_2^{q_1^2} z_3^{q_1^3} + z_2^{q_2^2} z_3^{q_2^3} = 1$, получаем функции $z_1 = z_1(z_3)$ и $z_3 = z_3(z_2)$. Получаем еще две линии в сечении L^3 = const.

При $z_3^0 \le z_3 \le 1$:

$$\chi_1(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}{q_1^2 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^2 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}},$$

$$\chi_2(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}{q_1^3 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^3 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}.$$

При $z_2^0 \le z_2 \le 1$:

$$\chi_1(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^1 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}{q_1^2 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^2 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}},$$

$$\chi_2(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^1 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}{q_1^3 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^3 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}.$$

Таким образом, получаем в плоскости L^3 = const криволинейный треугольник, который ограничивает область лимитирования всеми тремя ресурсами. Проводя полупрямые, получаем остальные области.

Найдем относительные численности видов на стационарной стадии роста. В области трехфакторного лимитирования исходная вариационная задача имеет вид:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2, \\ q_1^3 n_1 + q_2^3 n_2 = L^3. \end{cases}$$

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой видовой структуры и вводя переменные $\exp(-\lambda^1) = x$, $\exp(-\lambda^2) = y$, $\exp(-\lambda^3) = z$, получаем, что система, из которой находятся относительные численности $\dfrac{n_i}{n}$, примет вид:

$$\begin{cases} \dfrac{n_i}{n} = x^{q_i^1} y^{q_i^2} z^{q_i^3}, \ i = 1,2, \\ x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3} = 1, \\ \dfrac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3}}{q_1^2 x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + q_2^2 x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3}} = \chi_1, \\ \dfrac{q_1^1 x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + q_2^1 x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3}}{q_1^3 x^{q_1^1} y^{q_1^2} z^{q_1^3} + q_2^3 x^{q_2^1} y^{q_2^2} z^{q_2^3}} = \chi_2. \end{cases}$$

В областях лимитирования двумя факторами L^1 и L^2 имеем систему:

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2. \end{cases}$$

Аналогично случаю w = 2, m = 2 получаем, что относительные численности задаются формулами:

$$\begin{cases} s = \dfrac{q_2^2 \chi - q_2^1}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, \\ t = \dfrac{q_1^1 - q_1^2 \chi}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, \\ \text{где } \chi = \dfrac{L^1}{L^2}. \end{cases}$$

В случаях лимитирования факторами L^1 и L^3 или L^2 и L^3 решения получаются аналогично.

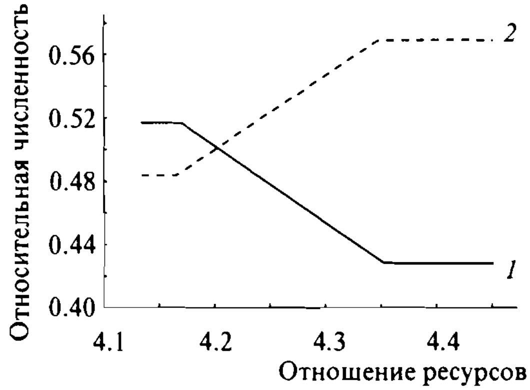

Рис. 3. Зависимости относительных численностей двух видов s (2) и t (1) от отношения двух лимитирующих ресурсов.

В областях лимитирования одним фактором L^k, k = 1,2,3 вариационная задача принимает вид:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max, \\ q_1^k n_1 + q_2^k n_2 = L^k, \; k{=}1,2,3. \end{cases}$$

Решая аналогично случаю $w = 2$, $m = 2$, получаем: $s = x_0^{q_1^k}$, $t = x_0^{q_2^k}$, причем $x_0^{q_1^k} + x_0^{q_2^k} = 1$.

Расчеты для случая $w = 2$, $m = 2$. Для проведения иллюстрирующих расчетов по описанным алгоритмам данные о потребностях видов в ресурсах были взяты из микробиологических исследований [4,5]: $q_1^1 = 55$, $q_1^2 = 10$, $q_2^1 = 50$, $q_2^2 = 15$. Для нахождения границ стратов решаются уравнения $x^{55} + x^{50} = 1$ и $y^{10} + y^{15} = 1$. Их решения есть $x_0 = 0{,}986874$, $y_0 = 0{,}945312$. Граничные значения ν и η равны:

$$\nu = \frac{55x_0^{55} + 50x_0^{50}}{10x_0^{55} + 15x_0^{50}} = 4{,}165884;$$

$$\eta = \frac{55y_0^{10} + 50y_0^{15}}{10y_0^{10} + 15y_0^{15}} = 4{,}3494.$$

Затем вычисляются относительные численности видов в каждой из областей.

В области $\nu \le \chi \le \eta$ $s = 3 - \dfrac{13}{\chi + 1}$; $t = -2 + \dfrac{13}{\chi + 1}$.

В области $\chi < \nu$ $s = x_0^{55} = 0{,}483497$; $t = x_0^{50} = 0{,}5116518$.

В области $\chi > \eta$ $s = y_0^{10} = 0{,}569841$; $t = y_0^{15} = 0{,}43016$.

Зависимости относительных численностей видов s и t от параметра отношения ресурсов χ представлены на рис. 3.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты, в частности явные формулы для зависимости относительных численностей видов от отношения ресурсов, демонстрируют возможность управления структурой сообщества, т.е. подбора таких концентраций ресурсов в среде в начале опыта, при которых к моменту достижения сообществом стационарной стадии роста относительные обилия видов изменяются закономерным образом (рис. 3). Полное доказательство существования указанной возможности дает теорема оптимизации [9], согласно которой 1) относительные численности видов зависят от отношений полностью потребляемых сообществом ресурсов среды; 2) заданному набору ресурсов среды L соответствует единственное состояние сообщества $\vec{n}^* = (n_1, ..., n_w)$; 3) относительная численность заданного вида принимает наибольшее значение (наибольшее из всех возможных в полном диапазоне изменений модифицируемых факторов) при отношениях в среде ресурсных факторов, равных отношениям потребностей в них данного вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 99-04-48338.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Йоргенсен С.Э.* Управление озерными экосистемами. М.: Агропромиздат, 1985.
2. *Levich A.P.* // Ecological Modelling. 2000. V. 131, № 2-3. P. 207-227.
3. *Левич А.П., Алексеев В.Л.* // Биофизика. 1997. Т. 42, вып. 2. С. 534-541.
4. *Максимов В.Н., Милько Е.С., Ильиных И.А.* // Микробиология. 1999. Т. 68, № 4. С. 485-490.
5. *Максимов В.Н., Милько Е.С., Левич А.П.* // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. № 5. С. 630-635.
6. *Левич А.П.* Теория множеств, язык теорий категорий и их применение в теоретической биологии. Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 1982.
7. *Левич А.П., Алексеев В.Л., Никулин В.А.* // Математическое моделирование. 1994. Т. 6, № 5. С. 55-76.
8. *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.
9. *Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю.* // Биофизика. 1993. Т. 38, вып. 5. С. 877-885.

Population Size and Areas of Stratification in the Variational Model of Ecological Community

P.V. Fursova

Biological Department, Lomonosov Moscow State University, Vorob'evy Gory, Moscow, 119899 Russia

The formulations of the variational task for finding the relative population size of species in community at a stationary stage of growth and of the theorem of stratification are given. Algorithms of finding the relative size of populations for communities consisting of two and three species consuming two or three resources were obtained. The borders of areas of stratification were described in which one, two, or three resources are limiting. For two species and two resources, the formulae of the dependence of relative size on the ratio of resources were derived, and the shape of this dependence for real requirements of species was demonstrated.

Key words, ecology of community, variational modeling, size of population, limiting resources