МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ 2003 год, том 15, номер 5, стр. 115-128

АЛГОРИТМЫ РАСЧЕТОВ В ВАРИАЦИОННОЙ МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА

© *П. В. Фурсова*

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

Работа поддержана грантом РФФИ №99-04-48338

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 2-х и 3-х видов, потребляющих 2 или 3 ресурса. Описаны границы областей стратификации, в которых лимитирующими являются один, два или три ресурса. Представлены результаты расчетов по данным микробиологических исследований: 1) для двух видов и двух ресурсов получена явная формула зависимости относительной численности от отношения ресурсов, продемонстрирован вид этой зависимости для реальных значений потребностей организмов в ресурсах; 2) в случаях три вида и три ресурса, два вида и три ресурса, три вида и два ресурса получены численные решения задачи для 27 наборов ресурсов.

ALGORITHMS OF CALCULATIONS IN THE VARIATIONAL MODEL OF ECOLOGICAL COMMUNITY

P. V. Fursova

Lomonosov Moscow State University

The formulation of the variational task for finding relative population size of species in community at a stationary stage of growth and the formulation of the theorem of stratification are given. Algorithms of finding relative size of populations for communities consisting of 2 and 3 species consuming 2 or 3 resources are received. The borders of areas of stratification are described, in which one, two or three resources are limiting. Results of calculation, using microbiological data are represented: 1) in case of 2 species - 2 resources the formula of dependence of relative size from the ratio of resources is received and demonstrated for real requirements of species; 2) in cases of 3 species - 3 resources, 2 species - 3 resources, 3 species - 2 resources numerical decisions of the task for 27 sets of resources are received.

Введение

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, и применить его для конкретных расчетов. 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 тех ресурсов из всего набора, которые реально определяют (как говорят биологи, 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 не известно, какие из ресурсов потребляются полностью или, другими словами, какие из неравенств могут быть записаны как строгие равенства.

1. 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 [2–4]:

$$\begin{cases} H(n_1,\dots,n_w)=\left(\sum\limits_{i=1}^{w} n_i\right)\ln\left(\sum\limits_{i=1}^{w} n_i\right)-\sum\limits_{i=1}^{w} n_i \ln n_i \to extr; \\ \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i \le L^k,\ k=\overline{1,m}; \\ n_i \ge 0,\ i=\overline{1,w}, \end{cases} \qquad (1.1)$$

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 $H(\mathbf{n})$, $\mathbf{n}=(n_1,\dots,n_w)$, 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) [2].

Основным результатом, на котором базируется последующее исследование сформулированной задачи, является теорема стратификации [3,5,6]: все пространство ресурсных факторов $\prod\limits_{k=1}^{m} L^k$ 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 $\{1,2,\dots,m\}$, выполняется: 1) решение задачи (1.1) $n_i(\mathbf{L})$, где $\mathbf{L}\equiv\{L^1, L^2,\dots, L^m\}$, зависят только от тех L^k, для которых $k\in J$; 2) на этом решении нестрогие неравенства $\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i \le L^k$ обращаются в строгие равенства для всех $k\in J$ и в строгие неравенства для всех $k\notin J$.

Теорема стратификации влечёт редукцию задачи (1.1) к задачам

$$\begin{cases} H(n)\to extr; \\ \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i = L^j,\ j\in J; \\ n_i \ge 0,\ i=\overline{1,w}, \end{cases} \qquad (1.2)$$

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

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

Решение задач (1.2) получило название формулы видовой структуры

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

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

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

2. Решения для некоторых частных случаев вариационной задачи

Теорема стратификации, а также теорема существования и единственности [3] дают алгоритм решения вариационной задачи (1.1). 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 (1.2). Причем, в случае, когда количество лимитирующих факторов совпадает с числом видов, достаточно решить систему равенств-ограничений. Ниже приведены решения задачи для частных случаев.

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

$$\nu = \nu(q_i^k) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^1} + q_2^2 x_0^{q_2^1}}; \qquad \eta = \eta(q_i^k) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}}.$$

Пространство ресурсов распадается на 3 области, в одной из которых лимитирующими оказываются оба ресурса (область I), а в двух других – один ресурс (в области II – L^1, в области III – L^2).

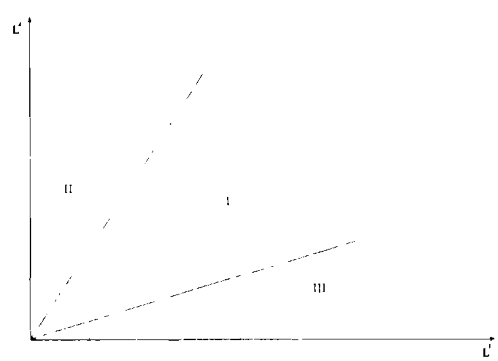

Рис.1. Стратификация пространства потребляемых ресурсов при m = 2. В области I лимитируют оба фактора, в II – L^1, в III – L^2

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

В области I, где $\nu \le L^1/L^2 \le \eta$, 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: $n_1/n = s$, $n_2/n = t$, $L^1/L^2 = \chi$. Тогда система принимает вид

$$\begin{cases} s + t = 1; \\ \dfrac{q_1^1 s + q_2^1 t}{q_1^2 s + q_2^2 t} = \chi, \end{cases} \quad \text{и имеет решение} \quad \begin{cases} s = \dfrac{q_2^2\chi - q_2^1}{q_2^2\chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2\chi}; \\ t = \dfrac{q_1^1 - q_1^2\chi}{q_2^2\chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2\chi}. \end{cases}$$

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

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

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

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

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 $\dfrac{L^1}{L^2} > \eta$, исходная вариационная задача становится задачей с одним равенством:

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

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

2.2. 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:

$$\nu=\nu(q_i^k)=\frac{q_1^1x_0^{q_1^1}+q_2^1x_0^{q_2^1}+q_3^1x_0^{q_3^1}}{q_1^2x_0^{q_1^1}+q_2^2x_0^{q_2^1}+q_3^2x_0^{q_3^1}};\quad \eta=\eta(q_i^k)=\frac{q_1^1y_0^{q_1^2}+q_2^1y_0^{q_2^2}+q_3^1y_0^{q_3^2}}{q_1^2y_0^{q_1^2}+q_2^2y_0^{q_2^2}+q_3^2y_0^{q_3^2}}.$$

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

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

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

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой видовой структуры, и вводя новые переменные: $\exp(-\lambda^1)=x$, $\exp(-\lambda^1)=y$, приходим к системе, из которой находятся относительные численности n_i/n:

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

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

В области $L^1/L^2=\nu$, где лимитирует фактор L^1, имеем вариационную задачу:

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

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

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

Таким образом, относительные численности суть $n_i/n=x_0^{q_i^1}$, 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 ($L^1/L^2>\eta$) получаем решение $n_i/n=y_0^{q_i^2}$, где y_0 – корень уравнения $y^{q_1^2}+y^{q_2^2}+y^{q_3^2}=1$.

2.3. 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 7 областей. В одной лимитируют три ресурса, в трех областях по два, в трех – по одному ресурсу (рис. 2).

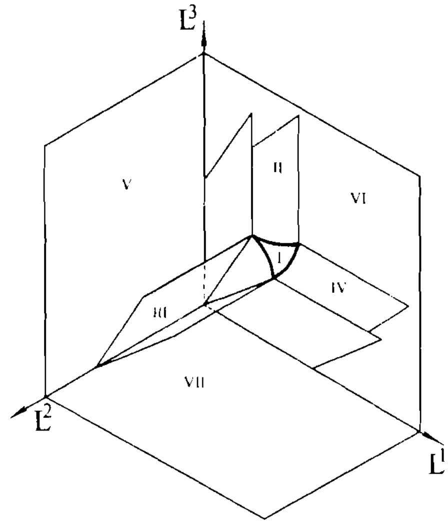

Рис.2. Стратификация пространства потребляемых ресурсов при $m = 3$. В области I лимитируют все три ресурса, в II - L^1 и L^2, в III – L^1 и L^3, в IV – L^2 и L^3, в V - L^1, в VI - L^2, в VII -- L^3.

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 $\chi_1 = L^1/L^2$, $\chi_2 = L^1/L^3$, то получаем линию в сечении L^3=const.

Аналогично рассматриваем уравнения $z_1^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + z_1^{q_3^1} z_3^{q_3^3} = 1$ 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=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=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 $n_1/n=s$, $n_2/n=t$, $n_3/n=u$, $L^1/L^2=\chi_1$, $L^1/L^3=\chi_2$ 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:

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

Относительные численности находятся из системы:

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

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

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

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

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 $x^{q_1^k} + x^{q_2^k} + x^{q_3^k} = 1$.

2.4. 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 7 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

$$\chi_1(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}{q_1^2 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^2 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}; \quad \chi_2(z_1) = \frac{q_1^1 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^1 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}{q_1^3 z_1^{q_1^1} z_2(z_1)^{q_1^2} + q_2^3 z_1^{q_2^1} z_2(z_1)^{q_2^2}}$$

при $z_1^0 \le z_1 \le 1$ задают некоторую линию в плоскости (χ_1, χ_2), и если $\chi_1 = L^1/L^2$, $\chi_2 = L^1/L^3$, 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 $z_3^0 \le z_3 \le 1$:

$$\chi_1(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}{q_1^2 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^2 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}; \quad \chi_2(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}{q_1^3 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^3 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3}}.$$

При $z_2^0 \le z_2 \le 1$:

$$\chi_1(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^1 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}{q_1^2 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^2 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}; \quad \chi_2(z_2) = \frac{q_1^1 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^1 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}{q_1^3 z_2^{q_1^2} z_3(z_2)^{q_1^3} + q_2^3 z_2^{q_2^2} z_3(z_2)^{q_2^3}}.$$

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

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

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой видовой структуры и вводя переменные $\exp(-\lambda^1)=x$, , $\exp(-\lambda^2)=y$, $\exp(-\lambda^3)=z$, приходим к системе, из которой находятся относительные численности n_i/n:

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

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 разделу 2.1 получаем, что относительные численности задаются формулами

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

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

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

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

Решая аналогично разделу 2.1, получаем: $s = x_0^{q_1^k}$, $t = x_0^{q_2^k}$, причем $x_0^{q_1^k} + x_0^{q_2^k} = 1$.

3. Численные решения

Для проведения иллюстрирующих расчетов по описанным в разделе 2 алгоритмам были взяты данные, имеющие отношение к микробиологическим исследованиям [7,8]. Условные виды i, образующие модельное трехвидовое сообщество, обозначены R, S, и M, а их относительные численности – R, S и M. Потребляемые сообществом ресурсы обозначены C, N и P. Данные о потребностях видов в ресурсах q_i^k приведены в табл.1. Поскольку результаты в рассматриваемой модели зависят только от отношений потребностей [3], их величины в таблице приведены в относительных единицах.

Таблица 1

Относительные потребности q_i^k, использованные в расчетах

	Ресурсы k		
Виды i	C	N	P
R	55	10	1
S	50	15	1.2
M	145	35	2

3.1. Расчеты для случая w=2, m=2. В качестве примера приведены расчеты относительных численностей видов R и S, потребляющих ресурсы C и N, а также видов R и M, потребляющих ресурсы N и P. Во всех остальных возможных комбинациях видов и ресурсов вычисления проводятся аналогично.

а) Виды R и S потребляют ресурсы C и N.

Для нахождения границ стратов решаются уравнения $x^{55}+x^{50}=1$ и $y^{10}+y^{15}=1$. Их решения суть $x_0=0.986874$, y_0=0.945312. Граничные значения ν и η равны

$$\nu=\frac{55x_0^{55}+50x_0^{50}}{10x_0^{55}+15x_0^{50}}=4.165884\ ;\quad \eta=\frac{55y_0^{10}+50y_0^{15}}{10y_0^{10}+15y_0^{15}}=4.3494.$$

Затем вычисляются относительные численности видов в каждой из областей.

В области $\nu\le\chi\le\eta$ $R=3-\dfrac{13}{\chi+1}$, $S=-2+\dfrac{13}{\chi+1}$.

В области $\chi<\nu$ $R=x_0^{55}=0.483497$, $S=x_0^{50}=0.5116518$.

В области $\chi>\eta$ $R=y_0^{10}=0.569841$, $S=y_0^{15}=0.43016$.

Зависимости относительных численностей видов R и S от параметра χ=C/N представлены на рис. 3.

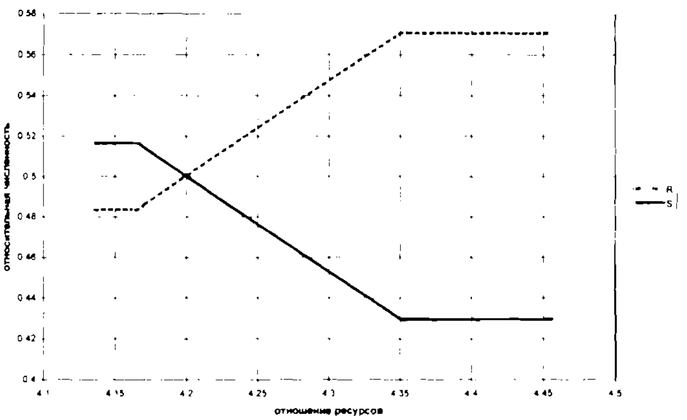

Рис.3. Зависимость относительных численностей видов R и S от отношения ресурсов C/N.

б) Виды R и M потребляют ресурсы N и P.

Для определения границ стратов решаются уравнения $x^{10}+x^{35}=1$ и $y+y^2=1$. Их решения суть $x_0=0.965692$, y_0= 0.618034. Граничные значения ν и η равны

$$\nu=\frac{10x_0^{10}+35x_0^{35}}{x_0^{10}+2x_0^{35}}=13.414131\ ;\quad \eta=\frac{10y_0+35y_0^2}{y_0+2y_0^2}=14.1458986\,.$$

Затем вычисляются относительные численности видов в каждой из областей.

В области $\nu\le\chi\le\eta$ $R=2+\dfrac{15}{\chi-25}$, $M=-1-\dfrac{15}{\chi-25}$.

В области $\chi<\nu$ $R=x_0^{10}=0.70532$, $M=x_0^{35}=0.294681$.

В области $\chi>\eta$ $R=y_0=0.618034$, $M=y_0^2=0.381966$.

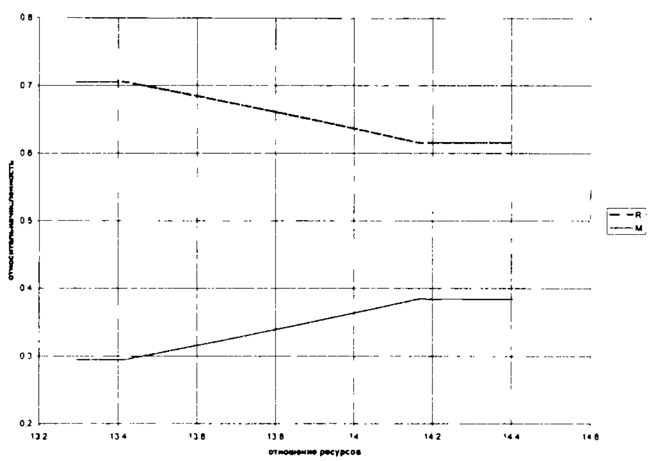

Рис.4. Зависимость относительных численностей видов R и M от отношения ресурсов N/P.

Зависимости относительных численностей видов R и M от параметра χ = N/P представлены на рис. 4.

3.2. Расчеты для случая w**=3,** m**=2.** В качестве примера приведены расчеты относительных численностей видов потребляющих ресурсы C и N. В табл.2 сведены использованные при расчетах значения концентраций ресурсов в начале опыта.

Таблица 2

Примеры содержания (мг/л) ресурсов в среде в начале опытов, использованные в расчетах

C	0.5	4	7.5	0.5	4	7.5	0.5	4	7.5
N	0.2	0.2	0.2	1.1	1.1	1.1	2	2	2

Для определения границ стратов решаются уравнения: $x^{55}+x^{50}+x^{145}=1$, $y^{10}+y^{15}+y^{35}=1$. Их решения – $x_0=0.984736$, y_0=0.9369356.

Граничные значения ν и η равны:

$$\nu=\frac{55x_0^{55}+50x_0^{50}+145x_0^{145}}{10x_0^{55}+15x_0^{50}+35x_0^{145}}=4.15594;\quad \eta=\frac{55y_0^{10}+50y_0^{15}+145y_0^{35}}{10y_0^{10}+15y_0^{15}+35y_0^{35}}=4.399574.$$

Согласно данным таблицы 2, рассматриваемые вектора ресурсных факторов принадлежат областям однофакторного лимитирования, в которых относительные численности видов вычисляются следующим образом.

В области $\chi<\nu$: $R=x_0^{55}=0.429131$, $S=x_0^{50}=0.463437$, $M=x_0^{145}=0.107491$.

В области $\chi>\eta$: $R=y_0^{10}=0.52131$, $S=y_0^{15}=0.376369$, $M=y_0^{35}=0.102292$.

3.3. Расчеты для случая w**=3,** m**=3.** Для нахождения границ стратов сначала решаются уравнения $z_1^{55}+z_1^{50}+z_1^{145}=1$, $z_2^{10}+z_2^{15}+z_2^{35}=1$, $z_3+z_3^{1.2}+z_3^{2}=1$. Их решения – $z_1^0=0.984736$, $z_2^0=0.9369356$, $z_3^0=0.437592$. Затем находится параметрическое задание линий, образующих криволинейный треугольник в плоскости L^3=const. При $z_1^0\le z_1\le 1$:

$$z_1^{55} z_2^{10} + z_1^{50} z_2^{15} + z_1^{145} z_2^{35} = 1\,;$$

$$\chi_1(z_1) = \frac{55 z_1^{55} z_2^{10} + 50 z_1^{50} z_2^{15} + 145 z_1^{145} z_2^{35}}{10 z_1^{55} z_2^{10} + 15 z_1^{50} z_2^{15} + 35 z_1^{145} z_2^{35}}\,;\ \chi_2(z_1) = \frac{55 z_1^{55} z_2^{10} + 50 z_1^{50} z_2^{15} + 145 z_1^{145} z_2^{35}}{z_1^{55} z_2^{10} + 1.2 z_1^{50} z_2^{15} + 2 z_1^{145} z_2^{35}}\,.$$

При $z_3^0 \le z_3 \le 1$:

$$z_1^{55} z_3 + z_1^{50} z_3^{1.2} + z_1^{145} z_3^{2} = 1\,;$$

$$\chi_1(z_3) = \frac{55 z_1^{55} z_3 + 50 z_1^{50} z_3^{1.2} + 145 z_1^{145} z_3^{2}}{10 z_1^{55} z_3 + 15 z_1^{50} z_3^{1.2} + 35 z_1^{145} z_3^{2}}\,;\ \chi_2(z_3) = \frac{55 z_1^{55} z_3 + 50 z_1^{50} z_3^{1.2} + 145 z_1^{145} z_3^{2}}{z_1^{55} z_3 + 1.2 z_1^{50} z_3^{1.2} + 2 z_1^{145} z_3^{2}}\,.$$

При $z_2^0 \le z_2 \le 1$:

$$z_2^{10} z_3 + z_2^{15} z_3^{1.2} + z_2^{35} z_3^{2} = 1\,;$$

$$\chi_1(z_2) = \frac{55 z_2^{10} z_3 + 50 z_2^{15} z_3^{1.2} + 145 z_2^{35} z_3^{2}}{10 z_2^{10} z_3 + 15 z_2^{15} z_3^{1.2} + 35 z_2^{35} z_3^{2}}\,;\ \chi_2(z_2) = \frac{55 z_2^{10} z_3 + 50 z_2^{15} z_3^{1.2} + 145 z_2^{35} z_3^{2}}{z_2^{10} z_3 + 1.2 z_2^{15} z_3^{1.2} + 2 z_2^{35} z_3^{2}}\,.$$

Для расчетов используются концентрации ресурсов C и N из табл.2. Каждый набор этих двух ресурсов рассматривается со значениями концентрации ресурса P, равными 0.005, 0.055 и 0.105. Таким образом, всего исследуется 27 опытных сред.

Область лимитирования трех факторов в сечении L^3=0.005 представлена на рис.5. (Для значений L^3=0.055 и L^3=0.105 вид областей аналогичный.)

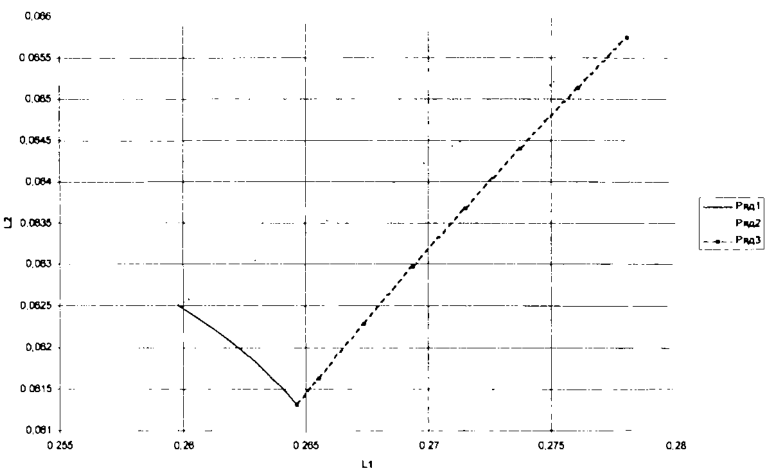

Рис.5. Область трехфакторного лимитирования в сечении L^3=0.005.

Согласно построенным областям стратификации, при заданных в таблице 2 векторах ресурсных факторов исходная вариационная задача соответствует задаче с одним равенством.

В областях однофакторного лимитирования относительные численности вычисляются следующим образом.

В области V: $R = x_0^{55} = 0.429131$, $S = x_0^{50} = 0.463437$, $M = x_0^{145} = 0.107491$.

В области VI: $R = x_0^{10} = 0.5213116$, $S = x_0^{15} = 0.3763969$, $M = x_0^{35} = 0.1022918$.

В области VII: $R = y_0 = 0.437592$, $S = y_0^{1.2} = 0.370923$, $M = y_0^{2} = 0.191486$.

3.4. Расчеты для случая $w=2$, $m=3$. Область, в которой ищется экстремум функционала, задается тремя неравенствами, однако, чтобы определить ее границы для наборов ресурсов из табл. 2, оказалось достаточным рассмотреть одно или два неравенства. Для их нахождения в плоскости (n_1,n_2) строились прямые, задаваемые выражениями вида $\sum_{i=1}^{w} q_i^k n_i = L^k$ для 27 наборов ресурсов. Все результаты сведены в табл.3.

Таблица 3

Лимитирующие ресурсы в двухвидовых сообществах для различных начальных сред

виды	Опытные среды														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
RS	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	N	N	C	P	P
RM	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	N	N	C	N	N
SM	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	N	N	C	P	P

виды	Опытные среды											
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
RS	C	P	P	C	N	N	C	CN	NP	C	C	P
RM	C	P	P	C	N	N	C	C	NP	C	C	CP
SM	C	P	P	C	N	N	C	CN	N	C	C	CP

В таблице приведены ресурсы, которыми определяется ограничение. Типичные случаи расположения прямых представлены на рис. 6.

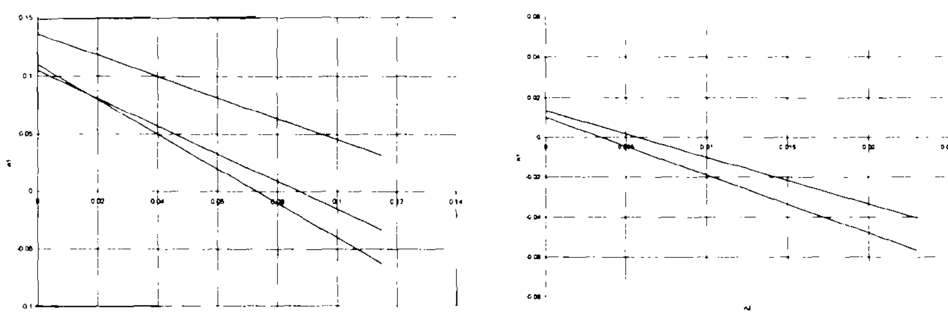

Рис.6. Типичные случаи расположения прямых, задающих ограничение вариационной задачи (w=2, m=3).

Как видно из табл.3, данные наборы ресурсов принадлежат областям однофакторного или двухфакторного лимитирования. Относительные численности видов находятся по формулам соответствующего подпункта раздела 2 (см. 2.4). Численные значения – те же, что в 3.1.

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 (см. рис.3 и 4). 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 $\mathbf{n} = (n_1, \ldots, n_w)$; 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Йоргенсен С.Э.* Управление озерными экосистемами. – М.: Агропромиздат, 1985.
2. *Левич А.П.* Теория множеств, язык теорий категорий и их применение в теоретической биологии. Учебное пособие. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982.
3. *Левич А.П., Алексеев В.Л., Никулин В.А.* Математические аспекты вариационного моделирования в экологии сообществ // Математическое моделирование, 1994, т.6, № 5, с.55-76.
4. *Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г.* Экспериментальная и теоретическая экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ. – М.: Изд-во НИЛ, 1997, 188с.
5. *Alexeyev V.L., Levich A.P.* A search for maximum species abundances in ecological communities under conditional diversity optimization // Bull. of Mathemat. Biology, 1997, v.59, № 4, p.649-677.
6. *Levich A.P.* Variational modelling theorems and algocoenoses functioning principles // Ecological Modelling, 2000, v.131, № 2-3, p.207-227.
7. *Максимов В.Н., Милько Е.С., Ильиных И.А.* Влияние углеродного, азотного и фосфорного питания на рост R-, S- и M-диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* в смешанных культурах // Микробиология, 1999, т.68, № 4, с.485-490.
8. *Максимов В.Н., Милько Е.С., Левич А.П.* Потребности диссоциантов *Pseudomonas aeruginosa* в глюкозе, нитратах и фосфатах и лимитирующие рост концентрации ресурсов при накопительном культивировании // Изв. РАН. Сер. биол, 2001, № 5, с.630-635.
9. *Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю.* Оптимизация структуры экологических сообществ: модельный анализ // Биофизика, 1993, т.38, вып.5, с.877-885.

Поступила в редакцию 23.01.2002.