

Часть 3. ВАРИАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВА ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Введение

Одним из вариантов использования экстремальных принципов является метод, при котором стационарное состояние некоторого биологического объекта описывается как решение задачи на условный экстремум вида:

$$\begin{cases} f_0(x_1, x_2, \dots) \rightarrow \text{extr}, \\ f_k(x_1, x_2, \dots) \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases}$$

Здесь x_1, x_2, \dots – некоторые фазовые переменные, описывающие состояние исследуемого объекта, $f_0(\vec{x})$ – некоторая целевая функция (или функционал в более общем случае), $f_k(\vec{x})$ – функция состояния и L^k – известные характеристики объекта, $k = \overline{1, m}$. Подобный подход позволяет достаточно много сказать об устройстве систем, исследование которых традиционным путем, например через решение некоторой системы дифференциальных уравнений, чрезвычайно трудоемко. Наименее разработанным этапом в данном подходе является нахождение целевой функции f_0 . (Ограничения f_k обычно имеют смысл либо законов сохранения, либо прямо следуют из природы задачи.) Не случайно трудности нахождения или, говоря более точно, угадывания целевой функции особо отмечаются исследователями, работающими в данной области. Часто при изучении одной и той же задачи разные авторы используют различные целевые функции.

Преодоление указанных сложностей, возникающих при формулировке экстремальных задач, возможно в случае существования некоторого алгоритма для вывода экстремизируемой функции. В 1957 году Э.Джейнсом был предложен «Формализм максимальной энтропии» (The Maximum Entropy Formalism) для исследования сложных систем (Jaynes, 1957a,b). Основываясь на внешнем сходстве формулы Гиббса для энтропии и формулы Шеннона для средней информации на символ в сообщении, он предложил способ отыскания вероятностей микросостояний, которые «реализуются в действительности». В рамках этого формализма необходимо (Трайбус, 1970):

- перечислить все микросостояния системы и обозначить символом p_i вероятности каждого из них, $i = 1, 2, \dots$;
- перечислить все, что известно о средних значениях величин, связанных с системой, и выразить средние значения в виде уравнений вида

$\sum_i p_i g_r(x_i) = \langle g_r \rangle$, $r = 1, 2, \dots$, где x_i – значение признака X , свойственное состоянию i ; $g_r(X)$ – функция от X ; $\langle g_r \rangle$ – известное среднее значение.

Отыскание максимума энтропии $S = -\sum_i p_i \ln p_i$, используя уравнения для средних значений и дополнительное условие нормировки $\sum_i p_i = 1$, позволяет найти искомые вероятности p_i . Вероятность p_i понимается в широком смысле, и может быть, например, относительным числом элементов системы, обладающих некоторым признаком i .

Э.Джейнс и его последователи показали, что с помощью формализма максимальной энтропии можно легко получить все основные соотношения классической термодинамики и исследовать другие физические системы (The Maximum Entropy Formalism, 1978). Г.Хакен (Хакен, 1991) успешно применил формализм Джейнса в теории неравновесных фазовых переходов, в том числе он использовал его и для описания некоторых биологических систем, в которых наблюдаются аналоги таких переходов. Также существуют работы, в которых нет ссылок на работы Джейнса, однако используемый метод полностью укладывается в рамки его формализма (см. **Часть 2**, Приц, 1974; 1980; Lurie et.al., 1983; Lurie D., Wagensberg J., 1983).

Для описания стационарной стадии развития сообщества одноклеточных организмов, в частности фитопланктона, А.П.Левич и его коллеги применяли вариационную задачу на условный экстремум энтропиеподобной функции, называемой обобщенной энтропией (Левич, 1980; Левич с соавт., 1997; Levich 2000). Вывод указанной целевой функции, формализация задачи, а также ее последующие исследования, представляют собой развитие формализма Джейнса. Разработанный механизм состоит из следующих этапов:

- выбор математической структуры, адекватно описывающей исследуемую систему;
- формализация структуры в виде множеств морфизмов и объектов некоторой категории структурированных множеств;
- расчет обобщенной энтропии через количества допустимых структурой морфизмов;
- формулировка ресурсных и других ограничивающих развитие сообщества условий в виде неравенств или равенств;
- постановка вариационной задачи на условный экстремум обобщенной энтропии с найденными ограничениями;

- поиск лимитирующих ресурсов и других лимитирующих факторов на основе теоремы стратификации;
- постановка редуцированной вариационной задачи на условный экстремум с ограничениями в виде равенств;
- поиск характеристик структуры исследуемой системы в зависимости от ограничивающих ее развитие факторов или поиск сочетаний факторов, обеспечивающих необходимую структуру системы, на основе вариационной задачи.

Последовательное выполнение всех этапов позволяет решать одну из основных задач экологии, а именно, предсказывать численности видов сообщества, если известны уровни существенных факторов среды и необходимые характеристики входящих в сообщество организмов.

3.1. Культивирование микроорганизмов без пополнения запасов ресурсов (предпосылки модели)

Сообщество микроорганизмов, состоящее из одной (монокультура) или нескольких групп клеток (смешанная культура), помещают в замкнутую среду, содержащую различные компоненты питания, необходимые для его развития. Считается, что ресурсы не могут заменить друг друга, так как выполняют различные функции по отношению к росту. В процессе культивирования, включающем в себя деление клеток и их гибель (поглощения одних организмов другими не происходит), не производят добавления или изъятия ресурсов и микроорганизмов каким-либо искусственным способом. При таком росте сообщество развивается до наступления стационарной фазы. Продолжение культивирования приводит после некоторого времени пребывания в стационарной фазе к естественной деградации сообщества (фаза отмирания).

3.2. Формулировка экстремальной задачи. Принцип максимума обобщенной энтропии

Стационарная стадия развития сообщества, состоящего из w групп микроорганизмов, которые потребляют m взаимонезаменимых ресурсов, может быть описана решением следующей задачи на условный экстремум (Левич, 1982; Левич с соавт., 1994; 1997):

$$\left\{ \begin{array}{l} H(n_1, \dots, n_w) = \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) \ln \left(\sum_{i=1}^w n_i \right) - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i \rightarrow \text{extr}, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{array} \right. \quad (3.1)$$

Здесь n_i – искомая численность каждой из групп клеток сообщества на стационарной стадии роста; q_i^k – потребляемое из среды количество k -ого ресурса, необходимое для деления клетки группы i , в расчете на одну клетку (потребность организма группы i , в ресурсе k), L^k – содержание ресурса k в среде в начале культивирования ($L^k \geq 0$).

Предполагается выполнение равенства $\text{rank}(q_i^k) = \min(m, w)$, что обеспечивает различимость групп клеток.

В качестве целевой функции $H(\vec{n})$, $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$, использован так называемый функционал обобщенной энтропии, а ограничения представляют собой законы сохранения. Функционал $H(\vec{n})$ выведен на основе категорно-функторного метода сравнения математических структур (Левич, 1982). Само сообщество описано математической структурой множеств из n элементов, разбитых на w непересекающихся классов размером n_i ($n = \sum_{i=1}^w n_i$). Допустимыми преобразованиями для этих объектов являются инъективные, сюръективные, не всюду определенные и не функциональные соответствия (такой тип преобразования адекватно отражает условия эксперимента, описанные в п. 3.1). Логарифм удельного числа допустимых преобразований данного состояния системы, названный обобщенной энтропией, является мерой структурированности состояний системы. Экстремальный принцип, формализуемый задачей (3.1), постулирует, что динамические системы из заданного состояния переходят в состояние с экстремальной (в пределах, допустимых имеющимися ресурсами) структурой. (Подробное описание оснований для подобной формулировки и вывода функционала содержится в работе А.П.Левича (1982).)

Нулевая численность всех групп микроорганизмов, образующих сообщество, осуществляет глобальный минимум целевой функции $H(n_1, \dots, n_w) = 0$ (если положить, что по определению при $n = 0$ выполняется равенство $n \ln n = 0$). Поскольку этот тривиальный случай не представляет интереса, в дальнейшем вместо задачи на экстремум (3.1) будет рассматриваться задача на нахождение максимума функции $H(\vec{n})$.

Существенно, что ограничения задачи (3.1) записаны в виде неравенств. Тем самым учтен тот факт, что ресурсы не могут заменить друг друга, а, следовательно, для остановки роста сообщества достаточно истощения хотя бы одного ресурса и наступление стационарной стадии вовсе не означает, что все компоненты питания потреблены полностью.

Решение задачи (3.1), получившее название «формула структуры сообщества», задается формулой

$$n_i(\bar{L}) = n \exp \left\{ - \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \right\}. \quad (3.2)$$

Множители Лагранжа λ^k и полная численность n как функции потребляемых ресурсов \bar{L} ищутся из алгебраических уравнений

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp \left\{ - \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \right\} = 1, \\ \lambda^k \left(n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp \left\{ - \sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \right\} - L^k \right) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases}$$

Показано, что это решение задачи (3.1) всегда существует, единственно и осуществляет максимум функционала $H(\bar{n})$ (Левич с соавт., 1994).

Необходимо сделать несколько замечаний, принципиальных с точки зрения возможности применения вариационной модели для анализа экспериментальных данных о развитии сообщества:

- решением экстремальной задачи является состояние сообщества именно на стационарной фазе роста;
- предполагается, что достижение стационарной стадии обусловлено именно истощением одного (или нескольких) из исследуемых ресурсов, а не какими-либо другими причинами (выполнение этой предпосылки необходимо учитывать при выборе методики культивирования, ориентированной на соответствие с рассмотренной моделью).

3.3. Теорема стратификации

Основным результатом, на котором базируется последующее исследование сформулированной задачи, является теорема стратификации (Левич с соавт., 1994;

Алехеев, Левич, 1997; Левич, 2000). Пространство ресурсов среды $\prod_{k=1}^m L^k$ распадается (стратифицируется) на $2^m - 1$ непересекающихся областей (стратов), каждая из которых соответствует одному из подмножеств множества потребляемых сообществом ресурсов. В страте S^J , где $J \neq \emptyset$ есть подмножество множества ресурсов $\{1, 2, \dots, m\}$, выполняется: 1) решение задачи (3.1) $n_i(\vec{L})$, где $\vec{L} \equiv \{L^1, L^2, \dots, L^m\}$, зависит только от тех L^k , для которых $k \in J$; 2) на этом решении нестрогие неравенства $\sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k$ обращаются в строгие равенства для всех $k \in J$ и в строгие неравенства для всех $k \notin J$.

Теорема стратификации влечёт редукцию задачи (3.1) к $2^m - 1$ задачам

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \max, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, j \in J, \\ n_i \geq 0, i = \overline{1, w}, \end{cases} \quad (3.3)$$

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

Решение задач (3.3) задается формулой

$$n_i(\vec{L}^J) = n \exp \left\{ - \sum_{k \in J} \lambda^k q_i^k \right\}, \quad (3.4)$$

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

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

Решение задач (3.3) всегда существует, единственно и осуществляет максимум функционала $H(\vec{n})$ (Левич с соавт., 1994).

Биологическая интерпретация теоремы стратификации задаёт правило лимитирующего звена для многовидовых сообществ, популяции в которых конкурируют за несколько ресурсов (Левич с соавт., 1993б). Лимитирующими называются ресурсы, потребляемые сообществом из среды полностью, т.е. те, для которых балансовые

неравенства сформулированной задачи превращаются в равенства. Согласно теореме стратификации, из заданной совокупности ресурсов \vec{L} полностью потребляются, т.е. лимитируют рост сообщества, ресурсы из набора J , идентифицирующего страт S^J , которому принадлежит заданный вектор \vec{L} . Таким образом, теорема стратификации позволяет строго предсказывать ресурсы, ограничивающие рост сообщества с заданным набором потребностей q_i^k .

Непосредственно доказательство теоремы стратификации задает пути расчета границ областей лимитирования. Общий вид соответствующих формул для ситуации, когда организмы потребляет два или три ресурса приведен в работе (Левич с соавт., 1994). Частные случаи для сообществ, состоящих из двух или трех видов, подробно разобраны в следующих разделах книги (см. п. 3.5–3.6).

3.4. Теорема о максимуме относительных численностей групп организмов, образующих сообщество

Анализ формулы структуры сообщества (3.2) показал, что решение вариационной задачи (3.1) обладает свойством, имеющим важное прикладное значение. Доля каждой группы микроорганизмов сообщества n_i/n и полная численность клеток всего сообщества n являются известными функциями начальных концентраций ресурсов в среде \vec{L}^J . Знание указанной зависимости позволяет предлагать пути направленного управления долями различных групп микроорганизмов в смешанных культурах с помощью подбора начального соотношения потребляемых клетками ресурсов. Более точно параметры управления задает теорема о максимуме видовых обилий (Левич с соавт., 1993а; Levich, 2000). Согласно полученным результатам *относительные численности групп клеток, образующих сообщество, зависят только от отношений полностью потребляемых ресурсов среды; относительная численность заданной группы клеток принимает наибольшее значение при отношениях в среде ресурсов, равных отношениям потребностей в них данной группы.*

Сформулированное положение было испытано в традиционной имитационной модели процессов потребления и роста для фитопланктона (Левич, Личман, 1992). Законы Моно, Друпа и сохранения вещества, использованные в модели, являются эмпирическими обобщениями. Тем самым вся имитационная модель работает как "большая аппроксимирующая формула", аккумулирующая опытные знания. Машинные эксперименты с моделью показали, что в этих накопленных десятилетиями знаниях

неявно заложены эффекты зависимости относительных обилий популяций сообщества от исходных отношений количеств ресурсов в среде. При этом оптимальные для каждого вида отношения оказались близки к отношениям минимальных клеточных квот для этого вида. Другими словами, формальная теорема вариационного моделирования была подтверждена современными представлениями о функционировании фитопланктонных сообществ, заложенными в традиционную феноменологическую модель.

Кроме того, роль отношений концентраций питательных веществ была проверена в ряде экспериментов по регуляции состава альгоценозов с лабораторными поликультурами и с сообществами естественного фитопланктона *in vitro* и *in situ* (Левич с соавт., 1992; Левич с соавт., 1996а; Левич с соавт., 1996б; Левич с соавт., 1997; Левич, Булгаков, 1993; Bulgakov, Levich, 1999).

В завершении данного раздела можно отметить, что относительные численности остаются инвариантными при преобразованиях потребностей вида $q_i^k \rightarrow \alpha q_i^k$, $\alpha > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$. (Левич с соавт., 1994).

3.5. Явные формулы для расчетов областей лимитирования и относительных численностей групп организмов в частных случаях

Теорема стратификации, а также теорема существования и единственности (Левич с соавт., 1994) дают алгоритм решения вариационной задачи (3.1). Сначала следует найти границы областей, на которые, согласно теореме стратификации, разбито пространство ресурсов. Затем в каждой из областей необходимо решить задачу с равенствами (3.3). Причем, в случае, когда количество лимитирующих факторов совпадает с числом групп микроорганизмов, образующих сообщество, достаточно решить систему равенств-ограничений. Ниже приведены решения задачи для частных случаев (Фурсова, 2003а).

3.5.1. Решение для случая $w = 2$, $m = 2$

Пусть задано сообщество, состоящее из двух групп клеток, потребляющих два ресурса: L^1 и L^2 . Пусть известны потребности микроорганизмов в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1, 2$; $i = 1, 2$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – группы). Согласно вариационной модели сообщества, численность каждой из групп клеток на стационарной стадии роста рассчитывается 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. 3.1), ограничивающих области лимитирования, задаются следующим образом:

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

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

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

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

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

Введем обозначения: $\frac{n_1}{n} = s$, $\frac{n_2}{n} = t$,

$\frac{L^1}{L^2} = \chi$. Тогда система принимает

вид:

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

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

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

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

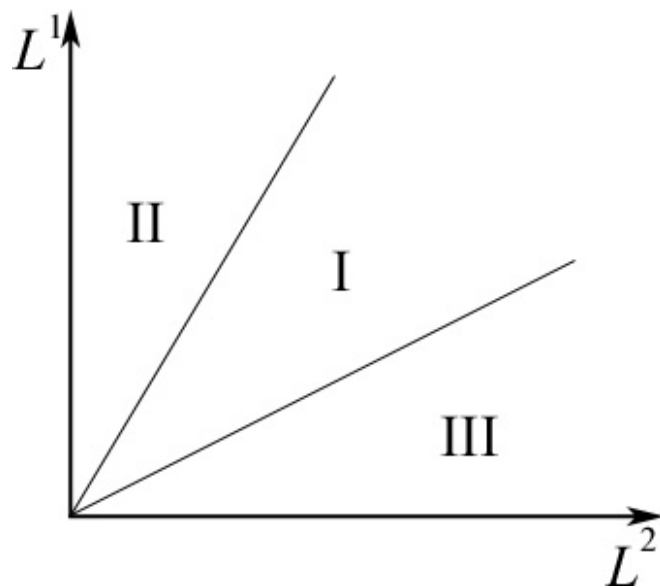


Рис. 3.1. Стратификация пространства потребляемых ресурсов при $m = 2$. В области I лимитируют оба фактора, в II – L^2 , в III – L^1

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

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

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

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

Проводя рассуждения, аналогичные рассуждениям в области II, получаем, что $s = \frac{n_1}{n} = y_0^{q_1^2}$, $t = \frac{n_2}{n} = y_0^{q_2^2}$ причем $y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} = 1$.

3.5.2. Решение для случая $w = 3$, $m = 2$

Пусть задано сообщество, состоящее из трех групп микроорганизмов, потребляющих два ресурса: L^1 и L^2 . Пусть известны потребности клеток в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1, 2$; $i = 1, 2, 3$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – группы). Согласно вариационной модели, численности групп клеток, составляющих сообщество, на стационарной стадии роста определяются следующим образом. Три области, на которые разбивается пространство ресурсов, задаются аналогично предыдущему случаю. Пусть x_0 – корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1$, а y_0 – корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} + y^{q_3^2} = 1$. Тогда коэффициенты угла наклона прямых, ограничивающих области лимитирования (рис. 3.1), задаются выражениями:

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

В области со значениями $\frac{L^1}{L^2} = \chi$ 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 групп микроорганизмов в каждой из областей.

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

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

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой структуры сообщества $n_i = n \exp(-\lambda^1 q_i^1 - \lambda^2 q_i^2)$, и вводя новые переменные: $\exp(-\lambda^1) = x$, $\exp(-\lambda^2) = y$, приходим к системе, из которой находятся относительные численности $\frac{n_i}{n}$:

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

В областях лимитирования одного фактора, относительные численности групп клеток, составляющих сообщество, на стационарной стадии роста ищутся следующим образом.

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

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

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

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

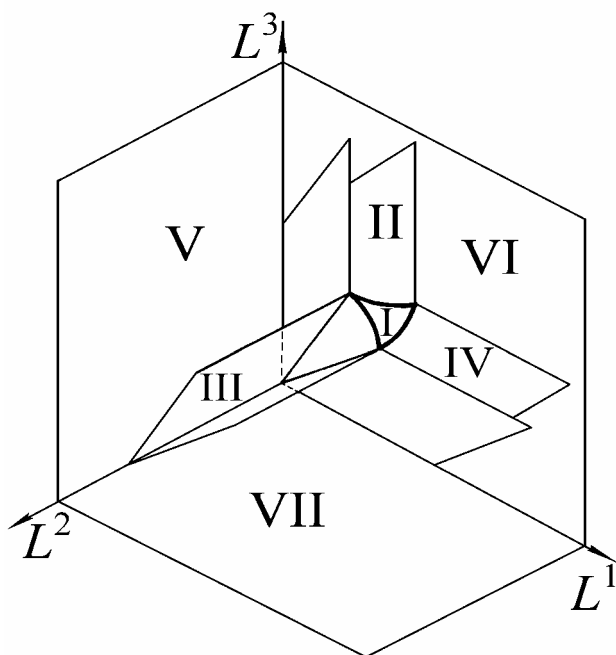
Т.о. относительные численности есть $\frac{n_i}{n} = x_0^{q_i^1}$, где x_0 – корень уравнения

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

Аналогично в области лимитирования фактора L^2 ($\frac{L^1}{L^2} > \eta$) получаем решение

$$\frac{n_i}{n} = y_0^{q_i^2}, \text{ где } y_0 - \text{корень уравнения } y^{q_1^2} + y^{q_2^2} + y^{q_3^2} = 1.$$

3.5.3. Решение для случая $w = 3, m = 3$



Пусть задано сообщество, состоящее из трех групп микроорганизмов, потребляющих три ресурса: L^1, L^2, L^3 . Пусть известны потребности клеток в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1, 2, 3; i = 1, 2, 3$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – группы). Согласно теореме стратификации пространство ресурсов разбивается на 7 областей. В одной лимитируют три ресурса, в трех областях по два, в трех – по одному ресурсу (рис. 3.2).

Рис. 3.2. 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 $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$ 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 $L^3 = const$.

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 $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$:

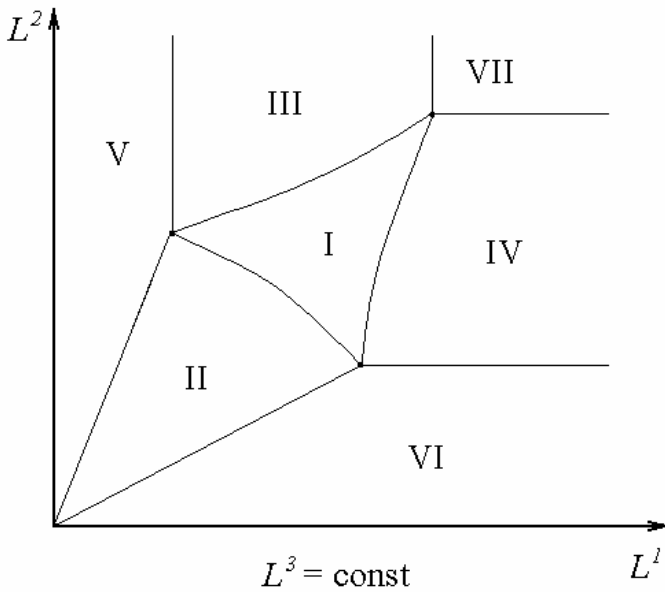
$$\chi_1(z_3) = \frac{q_1^1 z_1(z_3)^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + q_2^1 z_1(z_3)^{q_2^1} z_3^{q_2^3} + q_3^1 z_1(z_3)^{q_3^1} z_3^{q_3^3}}{q_1^2 z_1(z_3)^{q_1^2} z_3^{q_1^3} + q_2^2 z_1(z_3)^{q_2^2} z_3^{q_2^3} + q_3^2 z_1(z_3)^{q_3^2} z_3^{q_3^3}},$$

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

При $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$:

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

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



Таким образом, получаем в плоскости $L^3 = const$ криволинейный треугольник, который ограничивает область лимитирования всеми тремя ресурсами. Проводя полупрямые, получаем остальные области (рис. 3.3).

Найдем относительные численности каждой из групп клеток сообщества на стационарной стадии роста. В области

Рис. 3.3. Стратификация пространства трех потребляемых ресурсов в сечении $L^3 = const$. 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 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:

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

Относительные численности находятся из системы:

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

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

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

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

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

3.5.4. Решение для случая $w = 2$, $m = 3$

Пусть задано сообщество, состоящее из двух групп организмов, потребляющих три ресурса: L^1, L^2, L^3 . Пусть известны потребности клеток в ресурсах: $\{q_i^k\}$, $k = 1, 2, 3$; $i = 1, 2$ (индекс k нумерует ресурсы, индекс i – группы). Аналогично п. 3.5.3 пространство

ресурсов разбивается на 7 областей. 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 $z_1^{q_1^1} z_2^{q_2^1} + z_1^{q_2^1} z_2^{q_1^1} = 1$. Оно задает некоторую функцию $z_2 = z_2(z_1)$ и тогда уравнения

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

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

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

При $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$:

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

При $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$:

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

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

Расчеты границ областей лимитирования с конкретными числовыми значениями параметров (потребностей микроорганизмов) $q_i^j, i = 1, 2, j = 1, 2, 3$ показали, что криволинейный треугольник вырождается в отрезок. Объяснение данного факта содержится в следующем п. 3.6.1.

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

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

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

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

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 п. 3.5.1 (Решение для случая $w = 2$, $m = 2$) получаем, что относительные численности задаются формулами:

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

где $\chi = \frac{L^1}{L^2}$.

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:

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

Решая аналогично п. 3.5.1 (Решение для случая $w = 2$, $m = 2$), получаем: $s = x_0^{q_1^1}$ и $t = x_0^{q_2^1}$, причем $x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} = 1$.

3.6. Особенности вырожденных случаев

3.6.1. Число лимитирующих ресурсов больше или равно числу групп организмов в сообществе

Пусть количество лимитирующих ресурсов (т.е. тех, для которых ограничения-неравенства стали равенствами) больше или равно числу групп микроорганизмов, образующих сообщество (Левич, Фурсова, 2002). Тогда соответствующая редуцированная вариационная задача (3.3) теряет смысл, поскольку численности групп задаются системой ограничений-равенств, при условии ее совместности:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, j \in J, J \subset \{1, 2, \dots, m\}, |J| \geq w, \\ n_i \geq 0, i = \overline{1, w}. \end{cases} \quad (3.5)$$

Выпишем условия совместности системы ресурсных ограничений, при выполнении которых имеет место задача (3.5). Из любых w уравнений выражаются численности $n_i, i = \overline{1, w}$: $n_i = Q_i/Q$, где Q – определитель матрицы, составленной из значений потребностей w групп клеток в выбранных w ресурсах, Q_i – определитель матрицы, в которой на i -ом месте стоит столбец, составленный из набора ресурсов $L^k, k = i_1, \dots, i_w$ (выбранные w ресурсов), а остальные столбцы составлены из соответствующих потребностей (напомним, что в условиях рассматриваемой модели значения потребностей микроорганизмов из различных групп непропорциональны друг другу).

Подставив полученные численности n_i в оставшиеся $|J| - w$ уравнений системы ограничений, получим искомые соотношения между ресурсами:

$$q_1^l \frac{Q_1}{Q} + \dots + q_w^l \frac{Q_w}{Q} = L^l, \quad l = i_{w+1}, \dots, i_{|J|-w}.$$

Таким образом, в случае, когда количество групп микроорганизмов, составляющих сообщество, w меньше или равно числу потребляемых ресурсов m , в стратах размерности $|J| \geq w$ выполняются условия совместности системы уравнений

$$\sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, j \in J, |J| \geq w.$$

Из этой же системы находятся численности групп клеток на стационарной стадии роста.

Рассмотрим случай «две группы микроорганизмов – три ресурса». В предыдущем п. 3.5.4 были получены формулы для расчета границ областей лимитирования и относительных численностей групп на основе теоремы стратификации. В частности, выписаны уравнения кривых, задающих страт размерности 3, который по результатам

вычислений с конкретными числовыми значениями потребностей имел вид отрезка. Причина подобного вырождения состоит в следующем. В области лимитирования трех ресурсов имеет место системы вида (3.5):

$$\begin{cases} q_1^1 n_1 + q_2^1 n_2 = L^1, \\ q_1^2 n_1 + q_2^2 n_2 = L^2, \\ q_1^3 n_1 + q_2^3 n_2 = L^3, \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, 2}. \end{cases}$$

Согласно полученным условиям совместности подобной системы ресурсных ограничений, должны выполняться следующие соотношения:

$$L^1 \left(\frac{q_2^2 q_1^3 - q_1^2 q_2^3}{q_1^2 q_1^1 - q_1^2 q_2^1} \right) + L^2 \left(\frac{q_2^3 q_1^1 - q_2^1 q_1^3}{q_1^2 q_1^1 - q_1^2 q_2^1} \right) = L^3,$$

которые при условии $L^3 = const$ задают прямую на плоскости $(L^1; L^2)$.

Прямая подстановка в это соотношение выражений для параметров L^1 и L^2 , задаваемых формулами $\chi_1 = \frac{L^1}{L^2}, \chi_2 = \frac{L^1}{L^3}$ п. 3.5.4, показывает, что координаты точек границ криволинейного треугольника, удовлетворяют полученному уравнению прямой.

Итак, в ситуации, когда число групп микроорганизмов, образующих сообщество, меньше числа потребляемых им ресурсов, страты размерности большей, чем число групп, имеют вырожденный вид. В частности, область лимитирования тремя питательными компонентами сообщества, состоящего из двух групп клеток, является частью плоскости вместо криволинейного конуса (или отрезком вместо криволинейного треугольника в сечении $L^3 = const$).

3.6.2. Задача о «близких» группах микроорганизмов

Пусть сообщество состоит из двух групп клеток, потребляющих два ресурса L^1 и L^2 . Кроме этого, пусть потребности организмов разных групп близки к пропорциональным, т.е. $q_1^1/q_2^1 = d, q_1^2/q_2^2 = d + \varepsilon$, где $\varepsilon \ll d$ (Левич, Фурсова, 2002). Согласно полученным алгоритмам нахождения областей лимитирования и относительных численностей групп на стационарной стадии роста (см. п. 3.5, Левич с соавт., 1994), коэффициенты угла наклона прямых, ограничивающих страты, вычисляются по формулам

$$\nu = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^2} + q_2^2 x_0^{q_2^2}}, \quad \eta = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^1} + q_2^1 y_0^{q_2^1}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}},$$

где x_0 – корень уравнения $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} = 1$, а y_0 – корень уравнения $y^{q_1^2} + y^{q_2^2} = 1$.

Относительные численности каждой из групп клеток на стационарной стадии роста задаются выражениями

$$\begin{cases} \frac{n_1}{n} = x_0^{q_1^1}, \frac{n_2}{n} = x_0^{q_2^1}, & \text{при } \frac{L^1}{L^2} < \nu, \\ \frac{n_1}{n} = y_0^{q_1^2}, \frac{n_2}{n} = y_0^{q_2^2}, & \text{при } \frac{L^1}{L^2} > \eta, \\ \frac{n_1}{n} = \frac{q_2^2 \chi - q_2^1}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, \frac{n_2}{n} = \frac{q_1^1 - q_2^1 \chi}{q_2^2 \chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2 \chi}, & \text{при } \nu \leq \frac{L^1}{L^2} \leq \eta. \end{cases}$$

Здесь $\chi = L^1/L^2$. (Подробный вывод формул содержится в п. 3.5.1).

С учетом указанных особенностей потребностей микроорганизмов соответствующие формулы для расчета границ стратов и относительных численностей групп примут вид:

$$\begin{aligned} \nu &= \nu(q_i^k, \varepsilon) = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^1} + q_2^2 x_0^{q_2^1}} = \frac{q_2^1}{q_2^2} - \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^2 (c x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} + \varepsilon x_0^{q_1^1})}, \\ \eta &= \eta(q_i^k, \varepsilon) = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}} = \frac{q_2^1}{q_2^2} - \frac{q_2^1 \varepsilon y_0^{q_1^2}}{q_2^2 (c y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} + \varepsilon y_0^{q_1^2})}, \quad i, k = 1, 2; \\ \frac{n_1}{n} &= \frac{q_2^2 \chi - q_2^1}{(1-d)(q_2^2 \chi - q_2^1) - q_2^2 \chi \varepsilon}, \quad \text{при } \nu(q_i^k, \varepsilon) \leq \chi \leq \eta(q_i^k, \varepsilon), \quad i, k = 1, 2. \\ \frac{n_2}{n} &= \frac{d q_2^1 - d q_2^2 \chi - q_2^2 \chi \varepsilon}{(1-d)(q_2^2 \chi - q_2^1) - q_2^2 \chi \varepsilon}, \end{aligned}$$

На границе стратов относительные численности задаются выражениями:

$$\begin{aligned} \frac{n_1}{n} \Big|_{\chi=\nu} &= \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1} + \varepsilon q_2^1 x_0^{q_2^1}} = \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^1 \varepsilon (x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1})} = x_0^{q_1^1}, \quad \frac{n_1}{n} \Big|_{\chi=\eta} = y_0^{q_1^2}, \\ \frac{n_2}{n} \Big|_{\chi=\nu} &= x_0^{q_2^1}, \quad \frac{n_2}{n} \Big|_{\chi=\eta} = y_0^{q_2^2}. \end{aligned}$$

Рассмотрим предел при $\varepsilon \rightarrow 0$: $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \nu = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \eta = \frac{q_2^1}{q_2^2}$, кроме того, при $\varepsilon \rightarrow 0$

$y_0^{q_1^2} = x_0^{q_1^1}$, $y_0^{q_2^2} = x_0^{q_2^1}$, поскольку x_0 и y_0 ищутся из уравнений $x^{dq_2^1} + x^{q_2^1} = 1$ и $y^{dq_2^2} + y^{q_2^2} = 1$.

Таким образом, в случае, когда потребности в ресурсах микроорганизмов из разных групп «близки» к пропорциональным, область лимитирования двух факторов сливается в луч, а относительные численности групп, составляющих сообщество, близки к

постоянным: $\frac{n_1}{n} = x_0^{q_1^1}$, $\frac{n_2}{n} = x_0^{q_2^1}$.

3.6.3. Метод расчета лимитирующего ресурса для монокультур

В ситуации, когда сообщество представляет собой монокультуру, то есть $w = 1$, вариационная задача, строго говоря, теряет смысл, поскольку целевая функция задачи (3.1) $H(n_1, \dots, n_w)$ является тождественным нулем. Однако, в этом случае привлечение экстремального принципа и не требуется, так как законы сохранения количества вещества записываются в виде

$$q^k n \leq L^k, \quad k = \overline{1, m},$$

где n – численность единственной группы микроорганизмов ($n > 0$), q^k – потребность в k -ом ресурсе ($q^k > 0$), L^k – начальное содержание k -го ресурса в среде (см. ограничения-неравенства в (3.1)). Решение системы ограничений имеет вид: $0 \leq n \leq \min \left[\frac{L^1}{q^1}, \dots, \frac{L^m}{q^m} \right]$

(Левич, Фурсова, 2002).

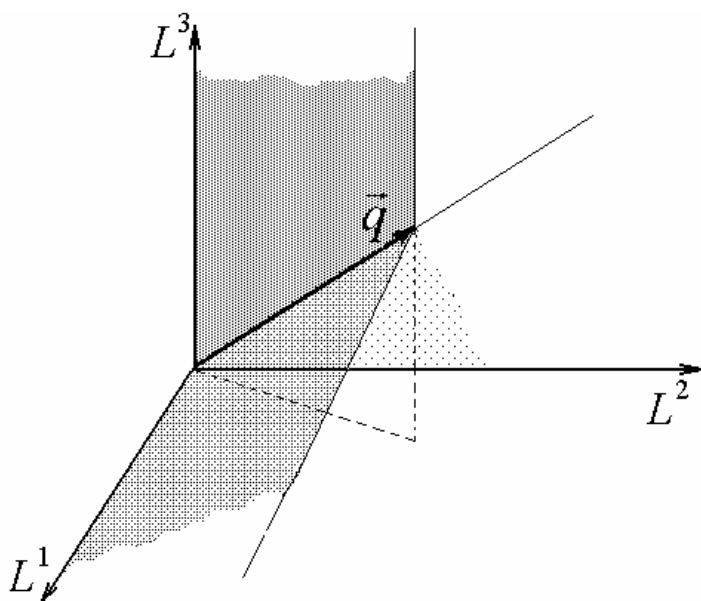


Рис. 3.4. Разбиение пространства трех ресурсов на области лимитирования роста монокультуры

Достижение культурой стационарной стадии означает истощение ресурса или ресурсов, для которого или которых реализуется указанный минимум. На математическом языке полное потребление выражается обращением соответствующего неравенства (или нескольких неравенств) в равенство: $n = \frac{L^r}{q^r}$, где индекс r

обозначает истощенный

ресурс. Таким образом, для аналитического определения лимитирующего питательного компонента необходимо найти минимальное из отношений начального содержания потребляемых ресурсов и соответствующих потребностей. Отметим, что в результате мы получаем классический принцип минимума (Либих, 1936).

Для ситуации, когда сообщество, состоящее из одной группы клеток, потребляет три основных компонента питания, возможна следующая геометрическая интерпретация правила определения лимитирующего фактора. В положительном октанте трехмерного пространства ресурсов вектор потребностей $\vec{q} = \{q^1, q^2, q^3\}$ задает луч. Участки трех

плоскостей, проходящих через прямую q и координатные оси ресурсов, делят это пространство на 3 области лимитирования (рис. 3.4). В каждой из этих областей рост культуры ограничен одним из трех ресурсов, а именно тем, координатная ось которого не лежит в данной области (Максимов с соавт., 2001).

3.7. «Теорема Гиббса»

Теорема. Пусть имеется вектор множителей Лагранжа $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \dots, \lambda^m)$, соответствующий решению (3.2) вариационной задачи (3.1), и пусть $c = \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k$, где вектор ресурсов с данными компонентами L^k принадлежит некоторому страту S^J ($\lambda^k > 0$ для $k \in J$, $\lambda^k = 0$ для $k \notin J$). Рассмотрим следующую экстремальную задачу:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^j n_i \rightarrow \min, & j \in J, \\ H(\vec{n}) \geq c, \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, & k = \overline{1, m}, k \neq j. \end{cases} \quad (3.6)$$

Тогда решение (3.2) задачи (3.1) является одновременно решением системы (3.6). Верно и обратное утверждение: если вектор $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$ – решение системы (3.6), то вектор \vec{n} будет и решением задачи (3.1) с $L^j = \sum_{i=1}^w q_i^j n_i$ (Левич, Фурсова, 2002).

Поскольку в термодинамике аналогичное утверждение об эквивалентности задачи на максимум энтропии при фиксированном уровне энергии задаче на минимум энергии при фиксированном уровне энтропии ввел Гиббс (Гиббс, 1946), то сформулированное утверждение было названо «теоремой Гиббса» (Левич, Алексеев, 1997).

Доказательство. Запишем функции Лагранжа и необходимые условия экстремума задач (3.1) и (3.6).

Для задачи (3.1):

$$\mathcal{L}^J = \lambda_0 (-H(\vec{n})) + \sum_{k=1}^m \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k n_i - L^k \right),$$

$$\begin{cases} -\lambda_0 \frac{\partial H(\bar{n})}{\partial n_i} + \sum_{k=1}^m q_i^k \lambda^k = 0, i = \overline{1, w}, \\ \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k n_i - L^k \right) = 0, k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, k = \overline{0, m}. \end{cases}$$

Если множитель λ_0 равен 0, то и все остальные множители Лагранжа $\lambda^k, k = \overline{1, m}$ должны быть нулевыми, что противоречит существованию ненулевого вектора Лагранжа. Поэтому примем $\lambda_0 = 1$. Тогда необходимые условия экстремума задачи (3.1) имеют вид

$$\begin{cases} -\frac{\partial H(\bar{n})}{\partial n_i} + \sum_{k=1}^m q_i^k \lambda^k = 0, i = \overline{1, w}, \\ \lambda^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k n_i - L^k \right) = 0, k = \overline{1, m}, \\ \lambda^k \geq 0, k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (3.7)$$

Для задачи (3.6) функция Лагранжа имеет вид

$$\mathcal{L}^2 = \nu^0 \sum_{i=1}^w q_i^j n_i + \nu^l \left(\sum_{k=1}^m \lambda^k L^k - H(\bar{n}) \right) + \sum_{k \neq j}^m \nu^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k n_i - L^k \right).$$

Аналогичные рассуждения приводят к возможности принять $\nu^l = 1$. В этом случае необходимые условия экстремума задачи (3.6) задаются системой уравнений

$$\begin{cases} -\frac{\partial H(\bar{n})}{\partial n_i} + \sum_{k \neq j}^m q_i^k \nu^k + \nu^0 q_i^j = 0, i = \overline{1, w}, \\ \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k - H(\bar{n}) = 0, \\ \nu^k \left(\sum_{i=1}^w q_i^k n_i - L^k \right) = 0, k = \overline{1, m}, k \neq j, \\ \nu^k \geq 0, k = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (3.8)$$

Заметим, что при подстановке формулы видовой структуры (3.2) в формулу для $H(\bar{n})$ получаем $H(\bar{n}) = \sum_{k=1}^m \lambda^k L^k$, т.е. второе уравнение системы (3.8) верно, а остальные уравнения систем (3.8) и (3.7) совпадают с точностью до обозначения множителей Лагранжа (исключая из системы (3.7) уравнение для $k = j$). Таким образом, решение задачи (3.1) является экстремалью задачи (3.6). Кроме того, при выполнении равенства $L^j = \sum_{i=1}^w q_i^j n_i$ получаем, что выражение $\lambda^j \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i - L^j \right)$ равно нулю для всех значений λ^j ,

а остальные необходимые условия экстремума задачи (3.1) совпадают с соответствующими условиями задачи (3.6) с точностью до обозначения множителей Лагранжа $\vec{\nu}$ и $\vec{\lambda}$.

Поскольку линейные комбинации $\sum_{i=1}^w q_i^k n_i, k = \overline{1, m}$, и функция $H(\vec{n})$ являются выпуклыми функциями, а множители Лагранжа при экстремизируемых функциях задач (3.1) и (3.6) отличны от нуля (множитель $\nu^0 \neq 0$, так как ему соответствует множитель $\lambda^j > 0, j \in J$), то, согласно теореме Куна-Таккера (Галеев, Тихомиров, 1989), найденные экстремали являются решениями соответствующих вариационных задач. \square

3.8. Теорема о монотонном возрастании энтропии («теорема Больцмана»)

Теорема. Для функционала $H(\vec{n})$ ($\vec{n} = \vec{n}(\vec{L})$) выполняется свойство (Левич, Фурсова, 2002):

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} \geq 0, \quad k = \overline{1, m}.$$

Доказательство. Согласно теореме стратификации (см. п. 3.3), все пространство $R_+^m = \left\{ \vec{L} = (L^1, \dots, L^m) \mid L^k > 0, k = \overline{1, m} \right\}$ распадается на $2^m - 1$ непересекающихся подмножеств $S^J, J \subset \{1, \dots, m\}$. В каждом страте S^J задача с неравенствами (3.1) эквивалентна задаче с равенствами (3.3). Рассмотрим S^J – внутренность страта S^J , которая выделяется условием $\lambda^j > 0, j \in J$ (Левич с соавт., 1994). Для экстремальной задачи с ограничениями в виде равенств (3.3) в S^J выполнено

$$\frac{\partial H}{\partial L^j} = \lambda^j, j \in J \text{ и } \frac{\partial H}{\partial L^k} = 0, k \notin J,$$

где λ^j – соответствующий множитель Лагранжа. Приведем доказательство этого факта согласно теореме о дифференцировании экстремизируемых функций (Бертсекас, 1987).

Рассмотрим систему уравнений

$$\begin{cases} \frac{\partial(-H(\vec{n}))}{\partial n_i} + \sum_{j \in J} \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i - L^j \right)}{\partial n_i} \lambda^j = 0, i = \overline{1, w}, \\ \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j + l^j, \quad j \in J. \end{cases} \quad (3.9)$$

Пусть \vec{n}^* – решение задачи (3.3), а $\vec{\lambda}^*$ – множитель Лагранжа, соответствующий этому решению. Тогда решением системы уравнений (3.9) относительно переменных $(\vec{n}, \vec{\lambda}, \vec{l})$ является точка $(\vec{n}^*, \vec{\lambda}^*, 0)$ ($\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$), а компоненты векторов $\vec{\lambda}$ и \vec{l} есть λ^j и $l^j, j \in J$, соответственно), поскольку в этом случае система (3.9) превращается в необходимые условия экстремума задачи (3.3).

Применение теоремы о неявной функции к системе (3.9) (обоснование возможности применения данной теоремы можно найти в цитируемой работе (Бертсекас, 1987)) дает следующий результат: существует $\delta > 0$ и функции $n_i(\vec{l})$ и $\lambda_i(\vec{l}), i = \overline{1, w}$ ($n_i(\vec{l}) \in C^1, \lambda_i(\vec{l}) \in C^1$ на $S(0, \delta)$), такие что

$$\frac{\partial(-H[\vec{n}(\vec{l})])}{\partial n_i} + \sum_{j \in J} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i(\vec{l}) - L^j \right)}{\partial n_i} = 0, \quad i = \overline{1, w}, \quad (3.10)$$

и

$$\sum_{i=1}^w q_i^j n_i(\vec{l}) - L^j = l^j, \quad j \in J. \quad (3.11)$$

При этом $\vec{n}(0) = \vec{n}^*, \vec{\lambda}(0) = \vec{\lambda}^*$.

Используя (3.10), можно записать выражение

$$\frac{\partial n_i(\vec{l})}{\partial l^k} \frac{\partial(-H(\vec{n}))}{\partial n_i} + \sum_{j \in J} \frac{\partial n_i(\vec{l})}{\partial l^k} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i - L^j \right)}{\partial n_i} = 0, \quad i = \overline{1, w}, k \in J,$$

или

$$\frac{\partial(-H[\vec{n}(\vec{l})])}{\partial l^k} = - \sum_{j \in J} \frac{\partial n_i(\vec{l})}{\partial l^k} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i - L^j \right)}{\partial n_i} = 0, \quad i = \overline{1, w}, k \in J. \quad (3.12)$$

С другой стороны, дифференцируя (3.11), получим

$$\begin{cases} I = \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i(\vec{l}) - L^j \right)}{\partial l^k} = \frac{\partial n_i}{\partial l^k} \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i - L^j \right)}{\partial n_i}, & j \in J, j = k, \\ 0 = \frac{\partial n_i}{\partial l^k} \frac{\partial \left(\sum_{i=1}^w q_i^j n_i - L^j \right)}{\partial n_i}, & j \in J, j \neq k. \end{cases} \quad (3.13)$$

Объединяя (3.12) и (3.13), получаем

$$\frac{\partial}{\partial l^k} (-H[\vec{n}(\vec{l})]) = -\lambda^k(\vec{l}).$$

Рассмотрим переменную $z^k = L^k + l^k$. Имеют место следующие соотношения:

$$\frac{\partial H}{\partial L^k} = \frac{\partial H}{\partial z^k} \frac{\partial z^k}{\partial L^k}, \quad \frac{\partial H}{\partial l^k} = \frac{\partial H}{\partial z^k} \frac{\partial z^k}{\partial l^k}, \quad \frac{\partial H}{\partial L^k} = \frac{\partial H / \partial l^k}{\partial z^k / \partial l^k} \frac{\partial z^k}{\partial L^k} = \lambda^k.$$

Поскольку в S^J множители Лагранжа решения задачи (3.3) положительны, $\lambda^j > 0$, $j \in J$ а в S^J задачи (3.1) и (3.3) эквивалентны, то имеем $\partial H / \partial L^k \geq 0$, $k = \overline{1, m}$ в $\bigcup_J S^J$ для задачи с ограничениями в виде неравенств (3.1). □

Отметим, что при интерпретации ресурсов L^k как метаболического времени системы (Левич, 1996) доказанная теорема становится аналогом Н-теоремы Больцмана о возрастании энтропии статистической системы монотонно параметру времени.

3.9. Анализ чувствительности модели

Был проведен анализ чувствительности модели сообщества, состоящего из трех групп микроорганизмов, потребляющих три ресурса (Фурсова, 2003б). Результаты этого исследования позволили судить о соответствии модельных расчетов данным экспериментов (см. **Часть 4**).

Каждое значение потребности (клеток каждой группы в каждом веществе) изменялось в отдельности на 10, 25, 50 и 100% при неизменных остальных величинах. В качестве показателя для оценки чувствительности модели к изменению параметров использовались относительные численности каждой группы на стационарной стадии роста, общая численность сообщества, а также величины, характеризующие границы областей лимитирования: координаты вершин криволинейного треугольника в сечении $L^3 = const$ (см. рис. 3.3).

Анализ полученных результатов позволяет сделать следующие выводы. Наименьшие изменения показателей оценки чувствительности происходят в областях однофакторного лимитирования. Относительная величина отклонения значений обилий групп не превышает относительной величины изменения параметра. Исключение составляют случаи, когда колебание значения потребности вызывает изменение ранга требовательности организма некоторой группы к ресурсу (т.е., изменяется порядок групп от самой большой потребности в данном ресурсе к самой маленькой). На общую численность изменение потребностей оказывает меньшее влияние. Так, варьирование параметров на 10% приводит к изменению общей численности сообщества максимум на 5%, варьирование в пределах 25% – на 16%, в пределах 50% – на 44%. Увеличение

потребности в два раза вызывает уменьшение численности не более, чем на 24%. Чем выше потребность клеток группы в данном ресурсе, тем большее изменение происходит с относительной численностью этой группы при варьировании соответствующей потребности. На общую численность наибольшее влияние оказывает изменение самого низкого значения потребности в данном ресурсе.

В области двухфакторного лимитирования влияние изменений параметров более значительно. Варьирование потребностей приводит к изменениям относительных численностей групп микроорганизмов в три, а в некоторых случаях и в пять раз превышающих относительную величину изменения параметра. Однако, можно выявить следующую закономерность: самой чувствительной является группа клеток с наибольшими потребностями, наименьшие изменения происходят с относительной численностью группы с самыми маленькими потребностями. Как и в области однофакторного лимитирования общая численность сообщества в меньшей степени откликается на изменения параметров. При этом варьирование потребностей организмов в том ресурсе, который потребляется ими в самых больших количествах, вызывает наибольшее колебание общей численности. Самое большое изменение последней составляет примерно два раза, что соответствует уменьшению одной из потребностей на 50%.

В области трехфакторного лимитирования сохраняется свойство меньшей чувствительности общей численности сообщества по сравнению относительными обилиями групп. Причем здесь относительные величины изменения численности не превышают относительных величин изменения параметров, наименьшее влияние оказывает варьирование потребностей ресурсе, который потребляется организмами в самых больших количествах, наибольшее – потребностей в ресурсе, потребляемом в самых маленьких количествах по сравнению с другими биогенными элементами. Как и в области двухфакторного лимитирования, изменения параметров приводят к довольно значительным отклонениям относительных численностей групп микроорганизмов. Границы этих отклонений находятся в пределах пятикратного изменения относительной величины варьирования потребностей.

Кроме того, в областях двух- и трехфакторного лимитирования изучали чувствительность указанных показателей к одновременному изменению потребностей во всех ресурсах клеток каждой из групп и изменению потребностей в каждом из ресурсов у всех организмов. Как и в описанных выше ситуациях, общая численность сообщества в меньшей степени откликается на изменения параметров, хотя ее колебания оказываются более существенными, чем при варьировании одной из потребностей. Изменение потребностей организмов одной группы приводит к меньшим отклонениям значений

общей численности и долей каждой из групп организмов, чем изменение потребности в одном питательном веществе у всех клеток. Наиболее чувствительной в указанных случаях является группа с наибольшими значениями потребностей, наименее чувствительной – группа самых нетребовательных клеток. Что касается относительных величин отклонений, то они довольно значительные и в некоторых случаях более чем десятикратно превышают относительные величины варьирования параметров.

В областях ограничения роста одним фактором варьирование потребности в лимитирующем ресурсе одновременно у клеток всех сортов не изменяет относительных численностей групп, ввиду инвариантности относительных обилий составных частей сообщества по отношению к таким преобразованиям (см. п. 3.4). В то же время общая численность сообщества в этой ситуации изменяется следующим образом: увеличение потребностей приводит к уменьшению общего числа клеток в культуре, и наоборот. При этом относительные величины этих изменений одинаковы. Такая же связь между изменениями потребностей и численностей (неизменность относительных обилий и пропорциональное увеличение или уменьшение общей численности) имеет место при преобразованиях вида $q_i^k \rightarrow \alpha q_i^k$, $\alpha > 0$, $i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$ (см. п. 3.4) независимо от количества лимитирующих факторов.

Координаты вершин криволинейного треугольника при варьировании параметров модели изменяются незначительно. Так, изменение потребностей на 25% приводит к сдвигу вершин вдоль координатных осей не более чем на 15%, а увеличение параметра в 2 раза вызывает изменение координат в пределах 40%.

3.10. Модельные возможности регулирования состава сообщества

Одной из важнейших целей количественной экологии сообществ является умение рассчитывать численность каждой из входящих в сообщество популяций организмов как функцию доступных ресурсов среды. Практическое применение подобных расчетов заключается в возможности управлять структурой сообщества с помощью внешних факторов – целенаправленно увеличивать или уменьшать численности выбранных групп организмов. В рамках рассматриваемой вариационной модели управляющими параметрами являются отношения ресурсов в исходной среде (см. п. 3.4).

В данном разделе будут продемонстрированы модельные возможности регулирования состава сообщества применительно к реальным биологическим объектам (Фурсова, Левич, 2004).

Рассмотрим сформулированную задачу на примере смешанной культуры двух групп клеток, так называемых R- и S-диссоциантов бактерий *Pseudomonas aeruginosa*. Описание этих микроорганизмов содержится в третьей части монографии, которая полностью посвящена приложению вариационной модели к описанию стационарной стадии развития культур диссоциантов. Для роста этих организмов необходим углерод (C), азот (N) и фосфор (P). Потребности клеток в этих питательных веществах составляют в миллиграммах на клетку: $q_R^C = 129$; $q_R^N = 7$; $q_R^P = 1$ ($\times 10^{-12}$) – для R-диссоцианта, $q_S^C = 409$; $q_S^N = 17.5$; $q_S^P = 4$ ($\times 10^{-12}$) – для S-диссоцианта (см. п. «4.2. Определение потребностей», табл. 4.5).

Схематическая стратификация пространства ресурсов при фиксированном уровне фосфора в начальной среде для смешанной культуры R-, S- диссоциантов представлена на рис. 3.5 (областью лимитирования трех ресурсов является отрезок на границе IV, V и VI областей). Вид областей лимитирования в координатах $\left(\frac{C}{N}; \frac{C}{P}\right)$ для смеси двух диссоциантов изображен на рис. 3.6.

В каждом из стратов, используя формулы, полученные в п. 3.5, рассчитаны относительные численности групп организмов, образующих сообщество. Зависимость относительных численностей видов в сообществе от отношения ресурсов в среде продемонстрирована на рис. 3.7. Каждый из рис. 3.7 а, 3.7 б, 3.7 в, 3.7 г (все возможные конфигурации состава культуры в зависимости от соотношений питательных веществ в начале культивирования) соответствует фиксированному отношению C/P. В областях I, II, III относительные численности постоянны. Численные значения задаются выражениями $r = x_0^{q_R^k}$, $s = x_0^{q_S^k}$, где x_0 – корень уравнения $x^{q_R^k} + x^{q_S^k} = 1$, r и s – относительные численности R- и S-диссоциантов, индекс k обозначает ресурс, а параметры q_R^k, q_S^k – соответствующие потребности.

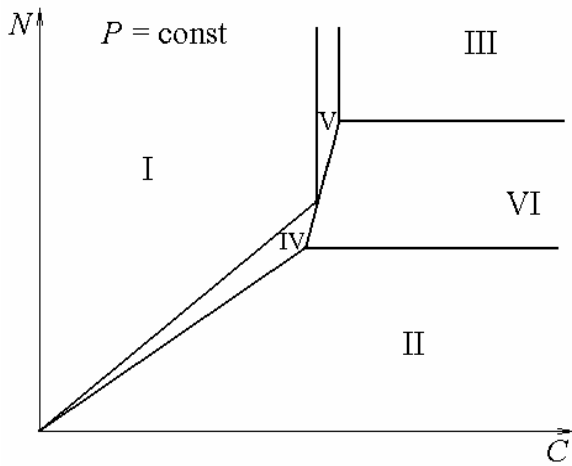


Рис.3.5. Стратификация пространства ресурсных факторов для смешанной культуры двух диссоциантов. В области I лимитирует углерод (C), в II – азот (N), в III – фосфор (P), в IV – углерод и азот, в V – углерод и фосфор, в VI – азот и фосфор

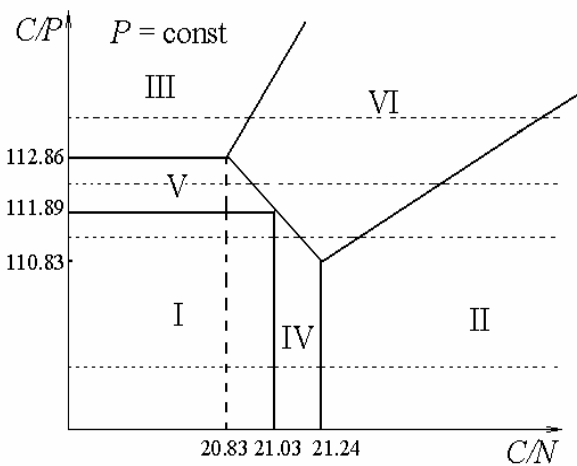


Рис.3.6. Стратификация пространства ресурсов в координатах $\left(\frac{C}{N}; \frac{C}{P}\right)$ для смеси двух диссоциантов (RS). Горизонтальные пунктирные линии соответствуют значениям отношения C/P , для которых проведены расчеты зависимости относительных обилий диссоциантов как функций отношения C/N (см. рис.3.7)

В области IV графиками зависимостей относительных численностей от отношения C/N являются участки гипербол, задаваемых уравнениями: $r = \frac{-17.5\xi + 409}{-10.5\xi + 280}$,

$s = \frac{7\xi - 129}{-10.5\xi + 280}$, где $\xi = \frac{C}{N}$. В области ограничения роста азотом и фосфором (область

VI) решение соответствующей редуцированной задачи (3.3) задается формулами

$r = \frac{4\zeta - 17.5}{3\zeta - 10.5}$, $s = \frac{-\zeta + 7}{3\zeta - 10.5}$, где $\zeta = \frac{N}{P}$. Для построения графиков этих зависимостей на

плоскости $(C/N; \text{отн.числ.})$ (рис. 3.7) значения ζ , соответствующее области VI, рассчитывается исходя из заданного уровня отношения C/P и интервала значений,

принимаемых отношением C/N , а именно, как частное $\frac{C}{P} : \frac{C}{N}$. В области V постоянные

относительные численности при фиксированном отношении C/P определяются по

формулам $r = \frac{4\eta - 409}{3\eta - 280}$, $s = \frac{-\eta + 129}{3\eta - 280}$, подстановкой в них конкретного значения $\eta = \frac{C}{P}$.

В областях однофакторного лимитирования теоретические расчеты дают адекватное предсказание долей диссоциантов на стационарной стадии роста (см. **Часть 4**, п. 4.4).

Однако, провести опытную проверку предсказываемых моделью значений во всем диапазоне изменений отношений ресурсов не представляется возможным. Это связано, во-первых, с узостью интервалов L^k/L^s ($k, s = 1, 2, 3$), задающих области многофакторного

лимитирования (см. рис.3.6 и рис. 3.7), в сравнении с точностью, с которой могут быть составлены исходные среды, а во-вторых, с незначительными различиями состава сообщества в разных стратах по сравнению с погрешностью определения долей диссоциантов.

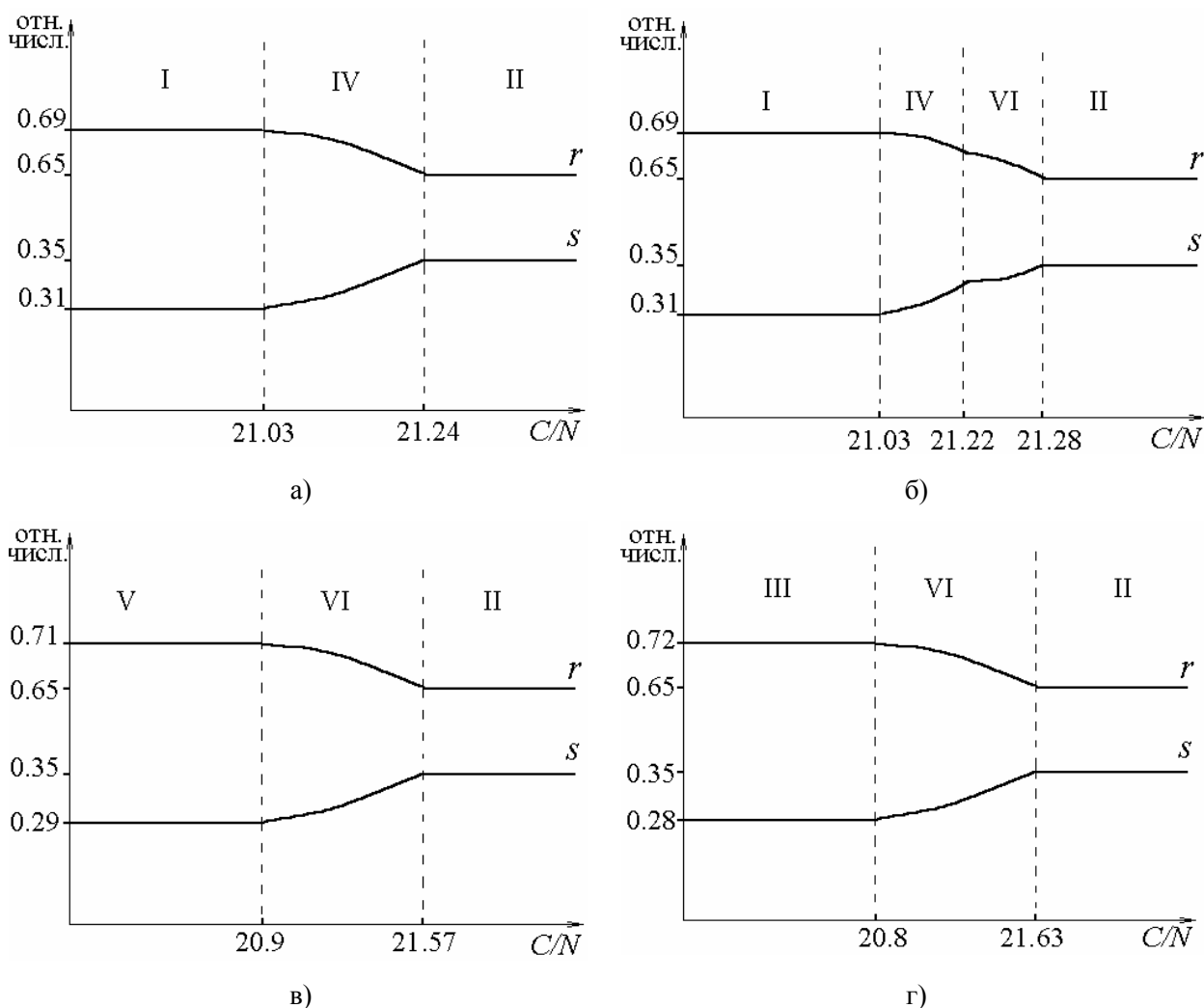


Рис. 3.7. Зависимость относительных численностей (отн.числ.) R- и S-диссоциантов (r , s) от отношения углерода к азоту (C/N) в исходной среде. а) $C/P \in (0, 110.83]$; б) $C/P = 111$; в) $C/P = 112.5$; г) $C/P = 112.9$

Регулирование состава возможно лишь в задаваемых моделью пределах. Как видно из рис. 3.7, для организмов, обладающих имеющимися значениями потребностей, нельзя изменить доминирующую группу клеток. Однако, при "подходящих" значениях потребностей, варьируя соотношение питательных веществ в среде, на стационарной стадии роста можно получать различные распределения групп по рангам (от наименее до наиболее многочисленной). В качестве демонстрации указанного свойства приведем расчеты состава сообщества, состоящего из четырех протококковых водорослей, потребляющих азот (N) и фосфор (P) (Левич с соавт., 1997). На рис. 3.8 представлены

относительные численности групп водорослевых клеток $p_i, i = \overline{1,4}$, исходя из следующих экспериментальных значений потребностей (размерность 10^{-9} мг/кл):

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

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

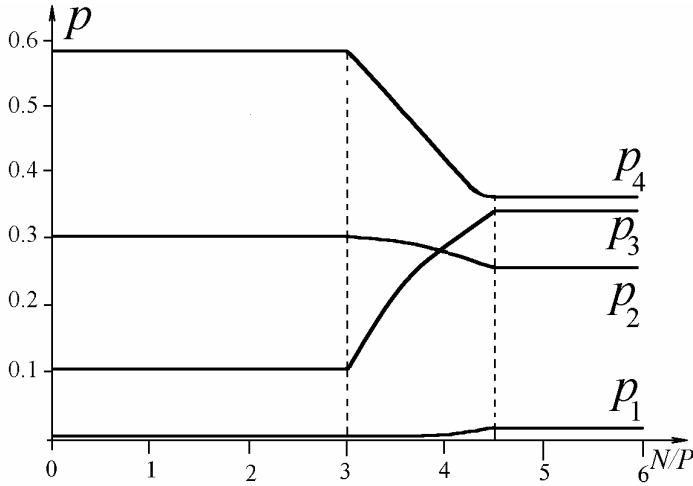


Рис.3.8. Относительные численности $p_i, i = \overline{1,4}$ для экспериментальных потребностей как функции от N/P (Левич с соавт., 1997)

различными начальными отношениями азота и фосфора ($N/P = 1.3; 57$) проиллюстрированы на рис. 3.9.

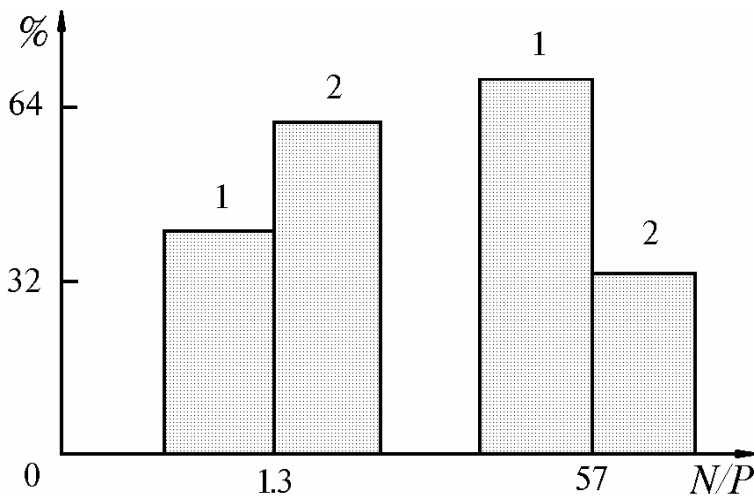


Рис.3.9. Зависимость относительных численностей видов от отношения азота к фосфору в лабораторных экспериментах с двухвидовыми культурами. 1 – *S. quadricauda*, 2 – *A. falcatus* (Левич с соавт., 1997)

потребностей в них клеток заданной группы (Левич с соавт., 1993а; п. 3.4). Данные экспериментов подтверждают этот теоретический факт. Так, например, полученное из опытов отношение потребностей в азоте и фосфоре для *A. falcatus* равно 7, а для *S. quadricauda* – 25. Следовательно, на средах с отношениями ресурсов в среде 1.3 и 57

По результатам лабораторных экспериментов смену доминирующей составляющей сообщества можно проследить на примере культивирования двух видов из порядка протококковых *Ankistrodesmus falcatus* и *Scenedesmus quadricauda* (Левич с соавт., 1997; Левич, Булгаков, 1993). Результаты исследования роста культуры на средах с

В заключение настоящего раздела напомним теорему о максимуме обилий, которая имеет непосредственное отношение к управлению (или регулированию) составом сообщества: относительная численность заданной группы организмов принимает наибольшее значение при отношениях в среде ресурсов, равных отношениям

должен преобладать анкистродесмум и сценедесмус, соответственно. Именно это и наблюдалось в эксперименте (рис. 3.9) (Более подробное описание указанного опыта, а также других экспериментов содержится в книге, посвященной управлению структурой сообществ фитопланктона (Левич с соавт., 1997)). Таким образом, сформулированное свойство относительных численностей сообщества также может быть использовано при целенаправленном влиянии на структуру сообщества.