

## АЛГОРИТМЫ РАСЧЕТОВ В ВАРИАЦИОННОЙ МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА

*П. В. Фурсова*

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

В работе 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  $m = 3, w = 3$ ;  $m = 3, w = 2$ ;  $m = 2, w = 3$  получены численные решения задачи для 27-ми наборов ресурсов.

## ALGORITHMS OF CALCULATIONS IN THE VARIATIONAL MODEL OF ECOLOGICAL COMMUNITY

*P. V. Fursova*

M.V.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  $m = 3, w = 3$ ;  $m = 3, w = 2$ ;  $m = 2, w = 3$  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 рас-

четов. 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 взаимозаменяемых ресурсов (реалистичная имитационная модель [1] такого сообщества содержит  $m+w+mw$  уравнений и  $2w+4mw$  параметров). Еще одна экологическая проблема состоит в строгом выделении из всего набора ресурсов тех, которые реально определяют (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, 3, 4]:

$$\left\{ \begin{array}{l} H(n_1, \dots, n_w) = \left( \sum_{i=1}^w n_i \right) \ln \left( \sum_{i=1}^w n_i \right) - \sum_{i=1}^w n_i \ln n_i \rightarrow \text{extr}; \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}; \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{array} \right. \quad (1.1)$$

где  $n_i$  – конечная искомая общая численность и численности каждого из видов,  $q_i^k$  – количество  $k$ -ого 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 ( $L^k \geq 0$ ).

Важно отметить, что функционал  $H(\vec{n})$ ,  $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$ , 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  $\prod_{k=1}^m L^k$  распадается (стратифицируется) на  $2^m - 1$  непересекающихся областей (стратов), каждая из которых соответствует одному из подмножеств множества потребляемых сообществом ресурсов; в страте  $S^J$ , где  $J \neq \emptyset$  — подмножество множества ресурсов  $\{1, 2, \dots, m\}$ , выполняется: 1) решение задачи (1.1)  $n_i(\vec{L})$ , где  $\vec{L} \equiv \{L^1, L^2, \dots, L^m\}$ , зависят только от тех  $L^k$ , для которых  $k \in J$ ; 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 (1.1) к задачам:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \rightarrow \text{extr}; \\ \sum_{i=1}^w q_i^j n_i = L^j, j \in J; \\ n_i \geq 0, i = \overline{1, w}, \end{cases} \quad (1.2)$$

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

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

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

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

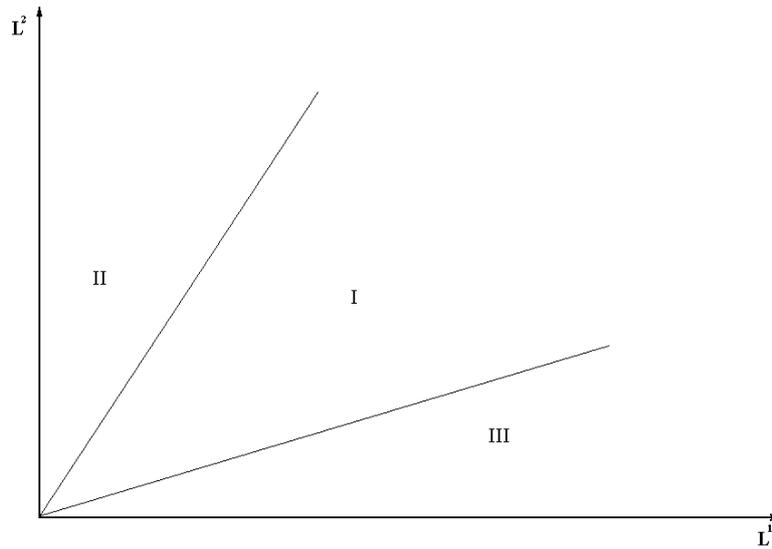
## 2. Решения для некоторых частных случаев вариационной задачи

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:

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

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  $v \leq \frac{L^1}{L^2} \leq \eta$ , 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  $\frac{L^1}{L^2} < v$ , имеет место вариационная задача:

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

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

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

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

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

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

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  $y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} = 1$ .

**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:

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

В области со значениями  $\frac{L^1}{L^2} = \chi$  из промежутка  $[v, \eta]$  лимитирующими являются оба ресурса,

при  $\frac{L^1}{L^2} < v$  лимитирует фактор  $L^1$ , при  $\frac{L^1}{L^2} > \eta$  –  $L^2$ . Найдем относительные численности

видов в каждой из областей.

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

дача:

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

Учитывая, что решение такой задачи задается формулой видовой структуры и вводя новые переменные:  $\exp(-\lambda^1) = x$ ,  $\exp(-\lambda^2) = y$ , приходим к системе, из которой находятся относи-

тельные 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 видов на стационарной стадии роста ищутся следующим образом.

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

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

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

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

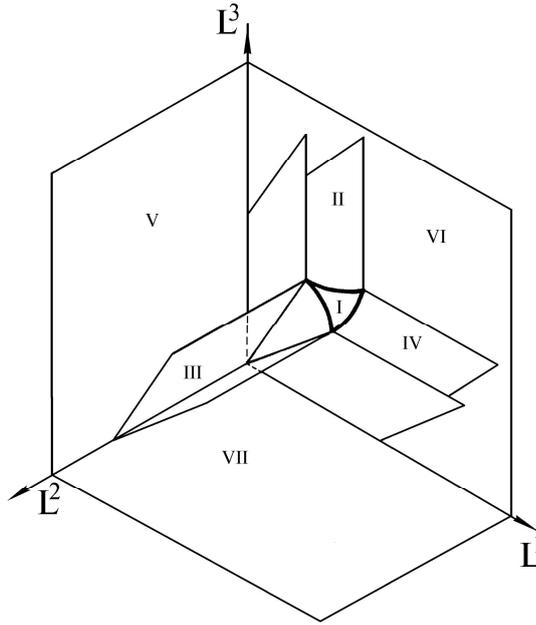
Т.о. относительные численности есть  $\frac{n_i}{n} = x_0^{q_i^1}$ , где  $x_0$  – корень уравнения  $x^{q_1^1} + x^{q_2^1} + x^{q_3^1} = 1$ .

Аналогично в области лимитирования фактора  $L^2$  ( $\frac{L^1}{L^2} > \eta$ ) получаем решение  $\frac{n_i}{n} = y_0^{q_i^2}$ ,

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  $z_1^{q_1^1} z_2^{q_2^1} + z_1^{q_2^1} z_2^{q_3^1} + z_1^{q_3^1} z_2^{q_1^1} = 1$ . Оно задает некоторую функцию  $z_2 = z_2(z_1)$  и тогда уравнения

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

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

при  $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$  задают некоторую линию в плоскости  $(\chi_1, \chi_2)$ , 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  $z_1^{q_1^1} z_3^{q_3^1} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_2^1} + z_1^{q_3^1} z_3^{q_1^1} = 1$  и  $z_2^{q_2^2} z_3^{q_3^2} + z_2^{q_3^2} z_3^{q_1^2} + z_2^{q_1^2} z_3^{q_2^2} = 1$ , 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  $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$ :

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

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

При  $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$ :

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

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

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

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

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

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

жениями:

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

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

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

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:

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

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:

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

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

**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  $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$  задают некоторую линию в плоскости  $(\chi_1, \chi_2)$ , 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  $z_1^{q_1^1} z_3^{q_1^3} + z_1^{q_2^1} z_3^{q_2^3} = 1$  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  $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$ :

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

При  $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$ :

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

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:

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

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  $\frac{n_i}{n}$ :

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

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:

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

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 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 таблице 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

Виды $i$	Ресурсы $k$		
	C	N	P
<b>R</b>	55	10	1
<b>S</b>	50	15	1.2
<b>M</b>	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 есть  $x_0 = 0.986874$ ,  $y_0 = 0.945312$ . Граничные значения  $\nu$  и  $\eta$  равны

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

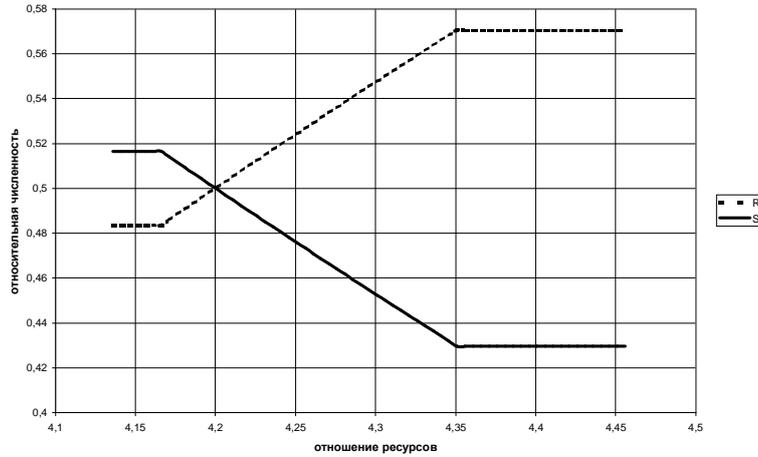
Затем вычисляются относительные численности видов в каждой из областей.

$$\text{В области } \nu \leq \chi \leq \eta \quad R = 3 - \frac{13}{\chi + 1}, \quad S = -2 + \frac{13}{\chi + 1}.$$

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

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

Зависимости относительных численностей видов R и S от параметра  $\chi = C/N$  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 есть  $x_0 = 0.965692$ ,  $y_0 = 0.618034$ . Граничные значения  $\nu$  и  $\eta$  равны

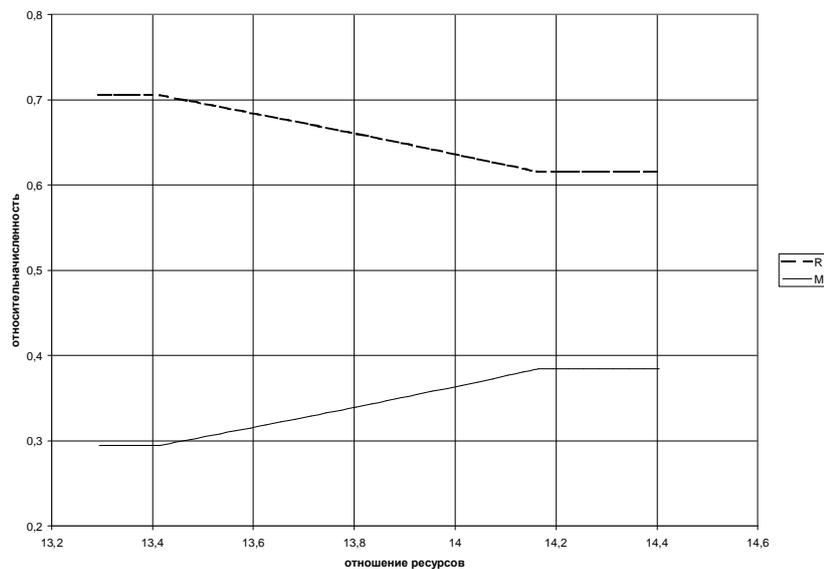
$$\nu = \frac{10x_0^{10} + 35x_0^{35}}{x_0^{10} + 2x_0^{35}} = 13.414131; \quad \eta = \frac{10y_0 + 35y_0^2}{y_0 + 2y_0^2} = 14.1458986.$$

Затем вычисляются относительные численности видов в каждой из областей.

$$\text{В области } \nu \leq \chi \leq \eta \quad R = 2 + \frac{15}{\chi - 25}, \quad M = -1 - \frac{15}{\chi - 25}.$$

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

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



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

Зависимости относительных численностей видов R и M от параметра  $\chi = N/P$  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 таблице 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

<b>C</b>	0.5	4	7.5	0.5	4	7.5	0.5	4	7.5
<b>N</b>	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  $\nu$  и  $\eta$  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.

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

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

**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  $z_1^0 \leq z_1 \leq 1$ :

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

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

При  $z_3^0 \leq z_3 \leq 1$ :

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

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

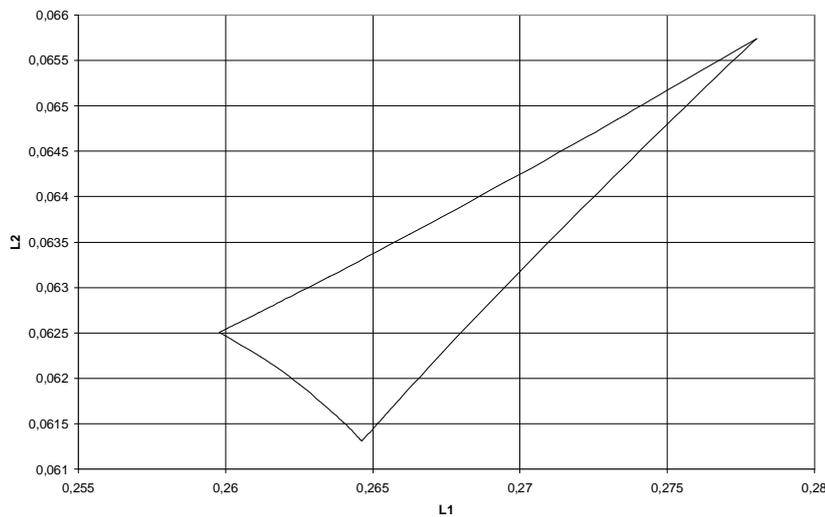
При  $z_2^0 \leq z_2 \leq 1$ :

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

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

Для расчетов используются концентрации ресурсов С и N из таблицы 2. Каждый набор этих двух ресурсов рассматривается со значениями концентрации ресурса Р 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.

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

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

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

**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 таблицы 2, оказалось достаточным рассмотреть одно или два неравенства. Для их нахождения в плоскости  $(n_1, n_2)$  строились прямые, задаваемые выражениями вида

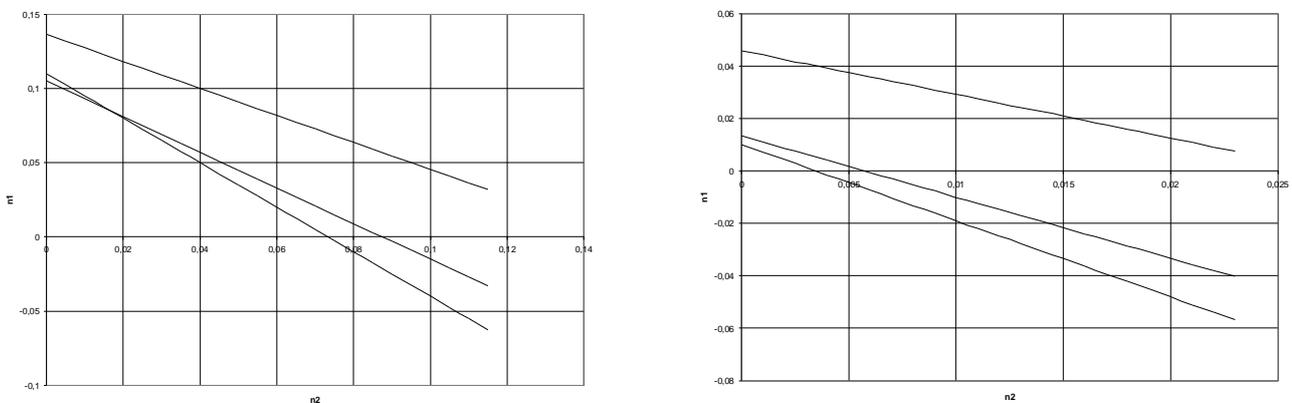
$\sum_{i=1}^w q_i^k n_i = L^k$  для 27 наборов ресурсов. Все результаты сведены в таблицу 3.

**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	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<b>RS</b>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	N	N	C	P	P	C	P	P	C	N	N	C	C	N	C	C	P
<b>RM</b>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	N	N	C	N	N	C	P	P	C	N	N	C	C	N	C	C	P
<b>SM</b>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	N	N	C	P	P	C	P	P	C	N	N	C	C	N	C	C	P

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 таблицы 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  $\vec{n} = (n_1, \dots, n_w)$ ; 3) относительная численность заданного вида принимает наибольшее значение (наибольшее из всех возможных в полном диапазоне изменений модифицируемых факторов) при отношениях в среде ресурсных факторов, равных отношениям потребностей в них данного вида.

Работа поддержана грантами РФФИ 02-04-48085 и 02-04-06044.

## 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.