

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.5

Д. Г. Замолодчиков, А. П. Левич

ПОДБОР ВИДОВ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ДЛЯ ПОЛНОЙ УТИЛИЗАЦИИ МНОГОБИОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ВОДОЕМ

Совокупность потребностей некоторого вида в субстратно-энергетических факторах среды можно назвать лимитационной структурой популяции (Левич, 1980; Левич, Лебедь, 1986). Рассмотрим сообщество, состоящее из ω видов, которые потребляют из среды m общих субстратов. Возникает вопрос, в какой мере лимитационная структура сообщества определяет его видовую структуру — численности входящих в сообщество видов, а также количества потребляемых сообществом веществ. Соотношение между лимитационной и видовой структурой сообщества, с одной стороны, и факторами среды — с другой задается балансовыми равенствами законов сохранения веществ и энергии:

$$\sum_{i=1}^{\omega} q_{ki} n_i = L_k + \sum_{i=1}^{\omega} q_{0ki} n_{0i} = D_k, \quad k = \overline{1, m}. \quad (1)$$

Здесь n_i — численность вида i к моменту потребления всем сообществом факторов k , m в количестве L_k . Элемент q_{ki} матрицы лимитационной структуры интерпретируется как содержание k -го фактора в одной особи вида i (например, клеточная квота для одноклеточных организмов) или как потребность особи вида i в факторе k , обеспечивающая нормальное функционирование вида (для одноклеточных организмов это квота, достаточная для деления клеток). Величины q_{0ki} — квоты особей в начале потребления факторов из среды и n_{0i} — соответствующие начальные численности видов. Обозначение D_k введено для сокращенной записи правой части системы (1).

Число видов ω в сообществах видов, существующих на общих субстратах, как правило, превышает число существенных факторов среды m . Реальность такой ситуации вступает в противоречие с принципом конкурентного исключения, согласно которому на m субстратах могут существовать не более чем m разных видов.

Указанное противоречие привело, например, в гидробиологии к констатированию парадокса одновременного существования десятков симпатрических видов и позднее — к формулировке принципов сосуществования или конгруэнтного перекрывания как альтернативы конкурентному исключению. Таким образом, система (1) из m равенств для ω неизвестных величин n_i не может дать ответ на основной вопрос экологии сообществ: какова численность каждого из видов сообщества при заданных количествах потребленных из среды факторов.

Тем не менее анализ системы (1) помогает дать ответы на целый ряд вопросов экологии сообществ. Один из таких вопросов может быть сформулирован как задача подбора видов для утилизации многобиогенной нагрузки на водоем, иными словами, каков должен быть видовой состав сообщества для полной утилизации данного числа субстратных факторов. Решение проблем такого рода может иметь значительное практическое значение, например, при биологической очистке во-

ды; в биотехнологических системах, основанных на планктонных водорослях, и т. д.

Проведем анализ системы (1). На математическом языке речь идет о линейном отображении $q: R^w \rightarrow R^m$ из неотрицательного квадранта w -мерного пространства численностей видов в положительный квадрант m -мерного пространства числа факторов среды. Отображение q задается матрицей потребностей q_{ki} . Система (1) в легко интерпретируемых векторных обозначениях принимает удобный и лаконичный вид: $q(n) = D$, где $q_{ki} \geq 0$, $D_k > 0$, $n_i \geq 0$ для всех k и i . Неотрицательность коэффициентов матрицы q_{ki} и значений факторов D_k означает, что рассматривается лишь поглощение особями факторов из среды, но не их выделение. Нулевые значения факторов D_k не рассматриваются, так как соответствуют сообществу n с нулевыми численностями всех видов, которые их потребляют, отрицательные значения численностей n_i можно было бы интерпретировать как интродукцию особей вида i в сообщество (появление в правых частях системы (1) членов, пропорциональных численностям n_i), поэтому условия $n_i \geq 0$ могут означать замкнутость изучаемого сообщества.

Область существования решения системы (1) в пространстве R^m факторов среды есть выпуклый конус $K(q)$, являющийся неотрицательной линейной оболочкой совокупности w векторов потребностей q_i ($i = \overline{1, w}$) с компонентами $(q_{1i}, q_{2i}, \dots, q_{mi})$, составленными из элементов матрицы q_{ki} . Другими словами, система (1) может быть представлена как суперпозиция всех векторов потребностей $\sum_i n_i q_i = D$. Рис. 1 иллюстрирует вид области K для $m=2$ и $w=5$ (заштрихованный сектор)

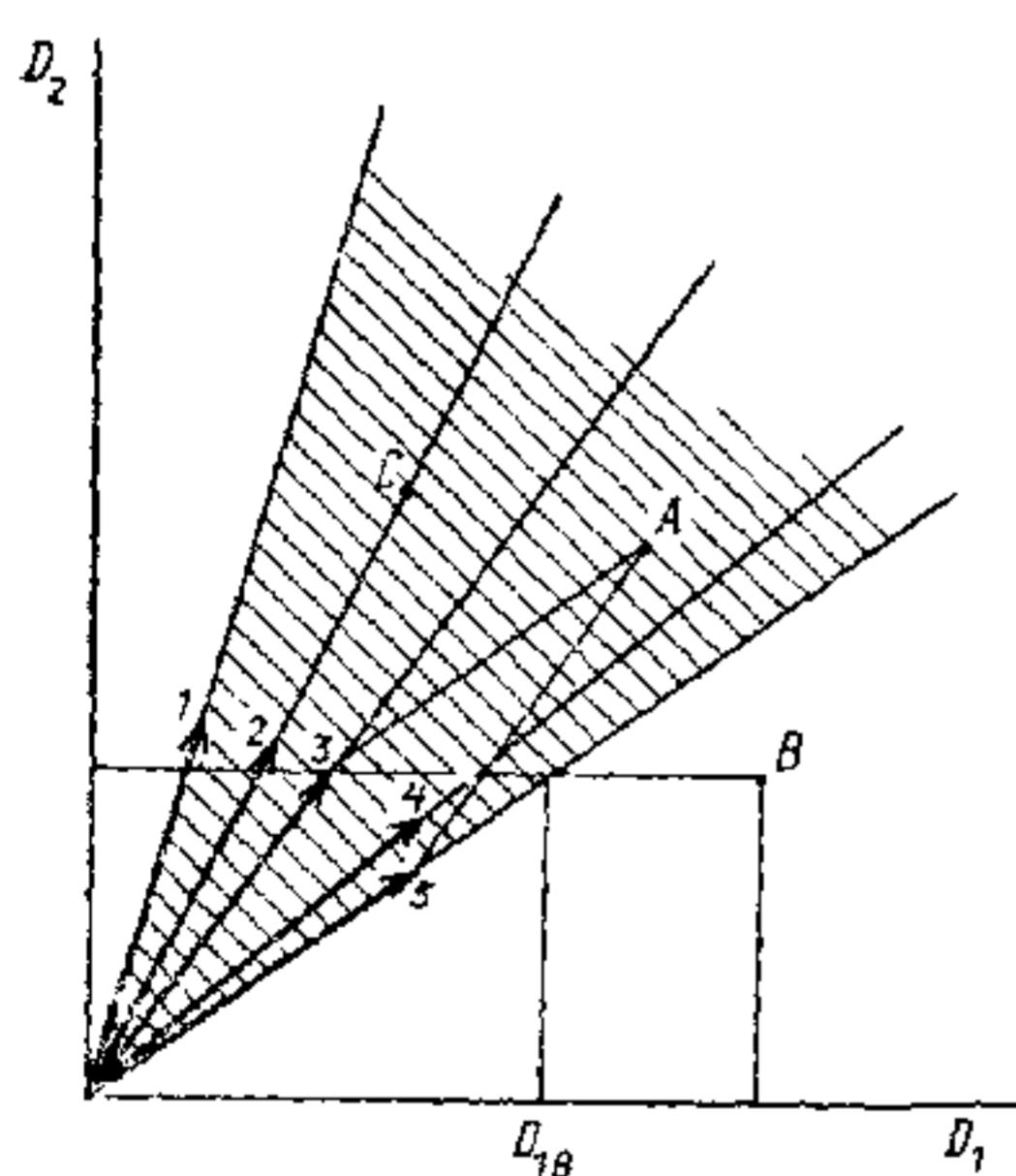


Рис. 1. Область существования сообщества в пространстве факторов среды (обозначения в тексте)

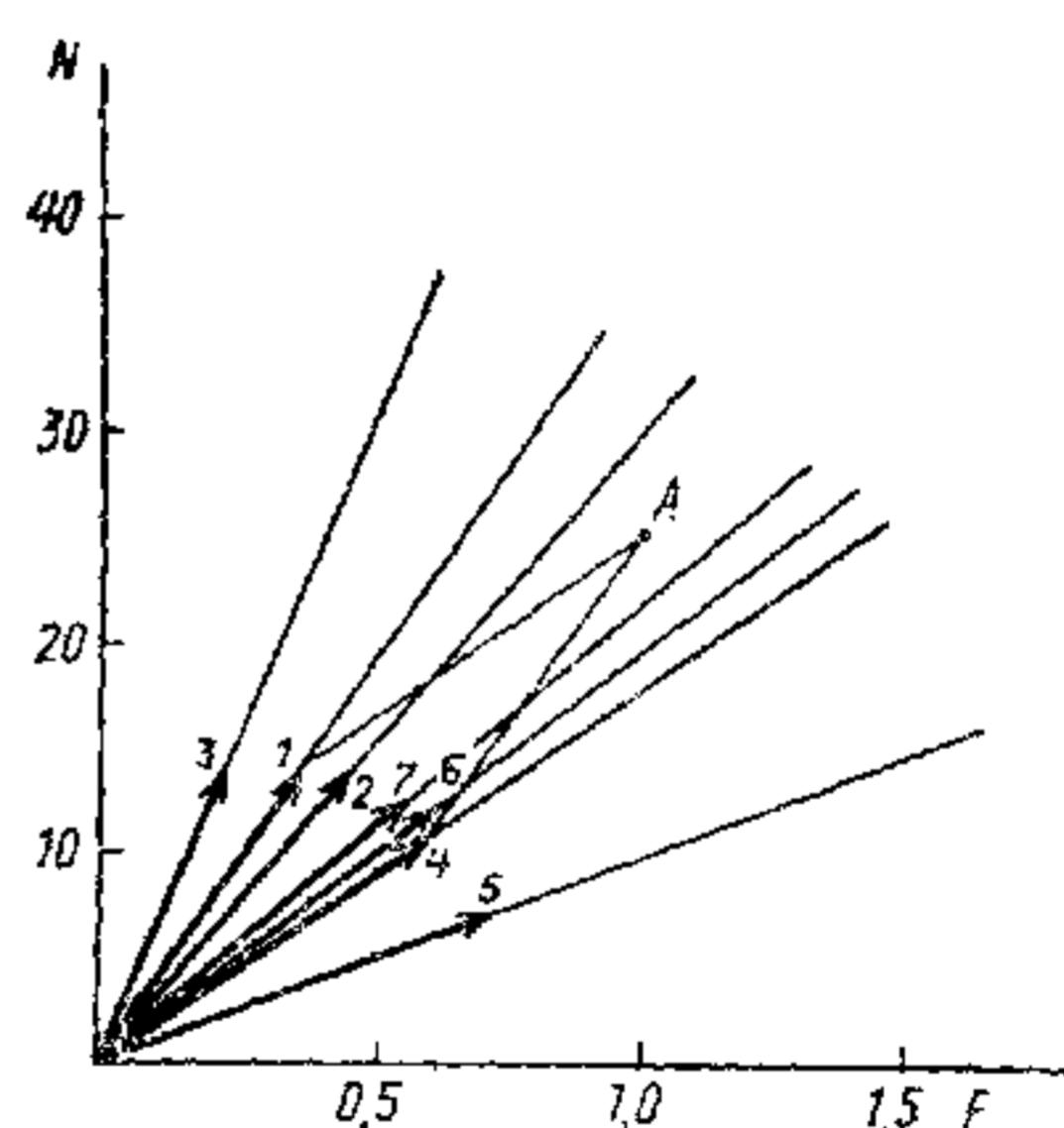


Рис. 2. Векторы потребностей некоторых видов планктонных водорослей в пространстве факторов среды. 1 — *Chlorella ellipsoidea*, 2 — *Chlorella sp.*, 3 — *Scenedesmus quadricauda*, 4 — *Sc. obliquus*, 5 — *Ankistrodesmus falcatus*, 6 — *Anacystis nidulans*, 7 — *Anabaena variabilis*. Остальные обозначения — в тексте

Положение вектора D внутри области K означает, что соответствующие этому вектору соотношения компонентов среды являются сбалансированными: существуют сообщества, потребляющие эти компоненты полностью. На рис. 1 точка A лежит внутри K , и потому соот-

ветствующие ей содержания факторов D_1 и D_2 могут быть полностью потреблены имеющимся сообществом. Если же вектор \mathbf{D} лежит вне области существования сообщества, то имеющиеся количества факторов не могут быть потреблены сообществом полностью, причем анализ системы (1) позволяет для любых размерностей пространства факторов m и пространства видов w указать границы потребления каждого из факторов. Например, на рис. 1 точка B лежит вне K , при этом фактор D_2 может потребиться сообществом полностью, а фактор D_1 — только до пределов значения D_{1B} . После потребления имеющихся количеств фактора D_2 развитие сообщества останавливается за его отсутвием и поэтому данный фактор можно назвать лимитирующим.

Роль разных видов сообщества не одинакова по отношению к области его существования. Векторы потребностей одних видов (назовем их определяющими) порождают ребра K , для других видов эти векторы лежат внутри конуса или на его гранях. Элиминация из сообщества определяющих видов приводит к сужению области K , а отсутствие остальных видов не меняет его. На рис. 1 определяющими являются виды 1 и 5. Если же рассматривать конкретное значение вектора \mathbf{D} (например, точка A), то окажется, что достаточно иметь в качестве определяющих виды 3 и 4, чтобы количества факторов D_1 и D_2 потребились полностью. Можно обобщить, что исходные количества факторов будут полностью потреблены в том случае, если в сообществе среди определяющих есть виды, лимитированные по каждому из имеющихся факторов. Например, для точки A на рис. 1 фактором D_1 лимитируются виды 4 и 5, а фактором D_2 — виды 1, 2 и 3. Тогда количества факторов, соответствующие точке A , будут потреблены сообществом, в котором одновременно присутствуют хотя бы по одному виду из группы видов 3, 4 и группе 1, 2, 3.

Таким образом, если известны клеточные квоты для каких-либо видов фитопланктона, то можно произвести подбор видов для сред с конкретными значениями факторов. Для примера мы использовали значения клеточных квот по азоту и фосфору для семи видов планктонных водорослей (табл. 1), приведенные в работе А. П. Левича и

В. И. Артюховой (1991). Предположим, следует определить, каким сообществом может быть полностью потреблена среда с 25 мг/л азота и 1 мг/л фосфора. Следует отметить, что здесь и далее мы будем использовать в рассуждениях значения факторов в среде, которые отличаются от значений вектора \mathbf{D} на начальные содержания факторов в видах. Однако в практических задачах (например, альголизация сточных вод) содержание факторов в среде существенно превосходит содержание их во вносимых водорослях и поэтому можно считать, что вектор \mathbf{D} близок к вектору содержания факторов в среде \mathbf{L} .

Для начала определим, какие из видов табл. 1 лимитируются азотом, а какие — фосфором (при содержании в среде азота 25 и фосфора

Таблица 1

Клеточные квоты по азоту (N) и фосфору (P) и их отношения для ряда видов планктонных водорослей (по Левичу и Артюховой, 1991)

Вид микроводоросли	Клеточная квота, 10^{-9} мг/кл		N/P
	по N	по P	
1. <i>Chlorella ellipsoidea</i>	1,5	0,04	37,5
2. <i>Chlorella</i> sp.	0,6	0,02	30,0
3. <i>Scenedesmus quadricauda</i>	1,2	0,02	60,0
4. <i>Scenedesmus obliquus</i>	0,46	0,025	18,4
5. <i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0,4	0,04	10,0
6. <i>Anacystis nidulans</i>	0,05	0,0025	20,0
7. <i>Anabaena variabilis</i>	1,95	0,09	21,7

сточных вод) содержание факторов в среде существенно превосходит содержание их во вносимых водорослях и поэтому можно считать, что вектор \mathbf{D} близок к вектору содержания факторов в среде \mathbf{L} .

Для начала определим, какие из видов табл. 1 лимитируются азотом, а какие — фосфором (при содержании в среде азота 25 и фосфора

ра 1 мг/л). Если отношение N/P в клеточных квотах превосходит отношение N/P в среде, то лимитирующим фактором для данного вида будет азот, и соответственно если меньше, то фосфор. Так как соотношение N/P в среде составляет 25, то по фосфору будут лимитированы *Scenedesmus obliquus*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Anacystis nidulans*, *Anabaena variabilis*, а по азоту — *Chlorella ellipsoidea*, *Chlorella* sp., *Scenedesmus quadricauda* (табл. 1). Тогда полностью количества азота и фосфора в среде будут потреблены сообществом, в составе которого есть хотя бы по одному виду из группы Р-лимитированных и N-лимитированных. Например, такое сообщество может состоять из *Ch.* sp. и *A. nidulans*, или из *Sc. quadricauda* и *Sc. obliquus*. В сообществе может быть и более одного вида из каждой группы, но присутствие хотя бы одного из разных групп необходимо. Векторы потребностей указанных семи видов и положение вектора значения факторов в среде (точка A) показаны на рис. 2. На этом рисунке отмечен также способ достижения полной утилизации факторов в точке A с помощью сообщества из двух видов: *Ch. ellipsoidea* и *Sc. obliquus*.

Рассмотрим теперь более сложный случай, когда размерность пространства факторов равна 3. В нашем распоряжении отсутствовали экспериментальные значения клеточных квот одновременно для трех факторов, поэтому в примере мы использовали гипотетические значения клеточных квот по трем факторам — кремнию, азоту, фосфору для семи условных видов водорослей (табл. 2). Предположим, что следует

Таблица 2

Соотношения клеточных квот и характер лимитирования для гипотетических видов планктона водорослей (для парных отношений квот в скобках указан фактор, лимитирующий в данной паре. Фактор, лимитирующий в двух парах, является общим лимитирующим фактором)

Вид	Соотношения клеточных квот и содержания факторов в среде				Общий лимитирующий фактор
	Si/N/P	Si/N	Si/P	N/P	
1	20/15/1	1,3(N)	20(P)	15(N)	N
2	20/10/1	2,0(N)	10(P)	10(P)	P
3	30/10/1	3,0(Si)	30(Si)	10(P)	Si
4	15/15/1	1,0(N)	15(P)	15(N)	N
5	10/5/1	2,0(N)	10(P)	5(P)	P
6	30/5/1	6,0(Si)	30(Si)	5(P)	Si
7	40/20/1	2,0(N)	40(Si)	20(N)	N
Среда	25/12/1	2,1	25	12	

составить сообщество, полностью потребляющее среду с соотношением Si/N/P, равным 25/12/1. Определим, каким из факторов в этом случае будут лимитироваться виды из табл. 2. Найдем парные отношения клеточных квот (Si/N, Si/P, N/P) и сравним их с парными отношениями содержания факторов в среде. Если отношение клеточных квот превышает отношение факторов в среде, то лимитирующим в данной паре будет фактор из чисителя дроби, а если не превышает — из знаменателя. Фактор, лимитирующий по отношению к двум другим факторам, можно назвать общим лимитирующим фактором вида для данной среды. В нашем примере (табл. 2) у видов 1, 4, 7 общим лимитирующим фактором будет азот, видов 2 и 5 — фосфор, видов 3 и 6 — кремн

ний. Количество факторов в среде будет полностью потреблено сообществом, в котором есть хотя бы по одному виду из каждой группы, например 4, 5, 6.

Аналогичным будет и процесс выбора видов для четырех факторов. Рассматривать в этом случае следует шесть парных соотношений клеточных квот и содержания факторов в среде, общим лимитирующим фактором будет фактор, лимитирующий по отношению к трем другим, среда будет полностью потреблена сообществом, в котором есть хотя бы по одному виду из каждой группы, выделенной по четырем общим лимитирующими факторам. В принципе данный алгоритм применим к любой размерности пространства факторов, хотя объем вычислительной работы существенно увеличивается при возрастании числа факторов.

Следует отметить, что задачу подбора видов можно поставить несколько по-иному. В наших примерах мы выбирали виды по имеющемуся списку. Однако вопрос можно поставить так: каким соотношением квот должны обладать виды сообщества, чтобы потребить данную среду. Возвратимся к примеру для двух факторов — азота и фосфора. Для потребления среды с соотношением N/P, равным 25, необходимо иметь два вида, у одного из которых соотношение N/P клеточных квот меньше 25, а у другого больше. Для трех факторов следует сформулировать требования к трем группам видов по парным соотношениям клеточных квот. Для среды с соотношением Si/N/P, равным 25/12/1, у Si-лимитированной группы видов отношение Si/N должно быть больше 2, 1, а Si/P — больше 25. У N-лимитированной группы Si/N должно быть меньше 2, 1, а N/P — больше 12. У P-лимитированной группы Si/P — меньше 25, а N/P — меньше 12. Разбив виды на группы согласно данным условиям, можно составить сообщество, включающее хотя бы по одному виду из каждой группы, которое полностью потребит имеющиеся количества факторов.

В заключение следует отметить, что в некоторых случаях число видов, необходимых для потребления m факторов, может быть и меньше m . Такое явление имеет место, когда соотношение клеточных квот равно соотношению содержаний факторов в среде. Например, вид с соотношением N/P клеточных квот 25 полностью потребит среду с 25 мг/л азота и 1 мг/л фосфора. Этот случай иллюстрирует точка С на рис. 1. В общем случае совпадение по одной паре отношений квот и содержания факторов уменьшает число видов, необходимых для полного потребления факторов, на единицу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Левич А. П. 1980. Структура экологических сообществ. М. Левич А. П., Артюхова В. И. 1991. Измерение потребностей фитопланктона в субстратных факторах среды // Изв. АН СССР. Сер. биол № 1. 114—123. Левич А. П., Лебедь А. Б. 1986. Потребности биологических видов в компонентах питания и потребление экологическим сообществом факторов среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. М. С. 268—283.

Поступила в редакцию
25.10.91

D. G. Zamolodchikov, A. P. Levich

A CHOICE OF MICROALGAE SPECIES FOR FULL UTILIZATION OF SUBSTRATE FACTORS IN WATER

A method of microalgae species choice for full utilization of substrate factors has been suggested on the base of limitation model for phytoplankton. It is illustrated by calculation for two and three substrate factors. This method can be useful in biological waste water treatment and technology for production of microalgae.