А. П. Левич, П. В. Фурсова, Задачи и теоремы вариационного моделирования в экологии сообществ, *Фундамент. и прикл. матем.*, 2002, том 8, выпуск 4, 1035–1045

Задачи и теоремы вариационного моделирования в экологии сообществ*

А. П. ЛЕВИЧ, П. В. ФУРСОВА

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

УДК 517.97

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

Аннотация

В работе приводятся формулировки вариационной модели экологического сообщества, теоремы существования и единственности, теоремы стратификации для соответствующей вариационной задачи. Для экологических приложений доказывается «теорема Гиббса» — аналог термодинамического утверждения об эквивалентности задачи на максимум энтропии при фиксированном уровне энергии задаче на минимум энергии при фиксированном уровне энтропии. Формулируется и доказывается свойство монотонного возрастания функционала обобщённой энтропии как функции потреблённых сообществом ресурсов. В случае, когда число лимитирующих ресурсов больше числа видов, для отыскания численности организмов достаточно балансовых ограничений на ресурсы. Найдено соотношение между ресурсами, при котором соответствующая система уравнений совместна. Описываются свойства решения вариационной задачи для двух «близких» видов, т. е. видов с «почти» пропорциональными потребностями.

Abstract

A. P. Levich, P. V. Fursova, Problems and theorems of variational modeling in ecology of communities, Fundamentalnaya i prikladnaya matematika, vol. 8 (2002), no. 4, pp. 1035–1045.

The formulations of variation problem of ecological community, the existence and uniqueness theorems of the variation problem solutions and the stratification theorem are given in this article. For ecological application «the Gibb's theorem» is proved — it is an analogue of equivalence of maximum entropy with fixed energy level problem and minimum energy with fixed entropy level problem. Monotone increasing property of extended entropy functional is formulated and proved. In the case, when the number of limiting resources is greater than the number of species, balance equations are sufficient for finding the population size. The compatibility condition for the corresponding system is found. The property of variation problem for «close» species, i. e. species with «almost» proportional quotas are described.

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

Фундаментальная и прикладная математика, 2002, том 8, № 4, с. 1035–1045.

1. Введение

Одним из возможных методов моделирования в экологии сообществ является применение вариационного подхода. В частности, экстремальный принцип может быть использован для описания сообщества одноклеточных организмов, потребляющих взаимонезаменимые ресурсы и находящихся в условиях накопительного культивирования. В рамках описываемой модели возможно деление и смертность клеток, но не их слияние; добавление или изъятие ресурсов и микроорганизмов в процессе культивирования в модели не рассматривается. Изучается развитие поликультуры до остановки роста, вызванной исчерпанием одного из ресурсов, но не какими-либо иными причинами.

Формулируется вариационная задача на условный экстремум [1,2]:

$$\begin{cases} H(n_1,\dots,n_w) = \Big(\sum\limits_{i=1}^{w} n_i\Big)\ln\Big(\sum\limits_{i=1}^{w} n_i\Big) - \sum\limits_{i=1}^{w} n_i \ln n_i \to \max; \\ \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i \leqslant L^k, \quad k=\overline{1,m}; \\ n_i \geqslant 0, \quad i=\overline{1,w}, \end{cases} \tag{1}$$

где n_i — конечные искомые численности каждого из видов i; q_i^k — количество k-го ресурса, потреблённое популяцией вида i из среды в расчёте на одну клетку к моменту остановки роста; m — общее количество взаимонезаменимых ресурсов, потребляемых сообществом; w — число видов в сообществе; L^k — начальное содержание ресурса k в среде ($L^k \geqslant 0$).

Задача (1) является математической формализацией постулируемого экстремального принципа, согласно которому динамическая система из заданного состояния переходит в состояние с экстремальной (в пределах, допустимых имеющимися ресурсами) структурой [1,3].

Приведём некоторые возможные интерпретации функционала $H(\vec{n})$ и сформулированного экстремального принципа.

1. Энтропия может рассматриваться как мера «структурированности» некоторого состояния или мера отклонения, «удалённости» структуры состояния от его бесструктурного аналога [4].
2. Энтропия, линейно упорядочивая сами структуры и описываемые математическими структурами состояния естественных систем, в определённом смысле в рамках функторного метода сравнения математических структур [1] обобщает понятие «количество элементов» для конечных структурированных множеств [4]. Тем самым экстремальный принцип реализует максимум экспансии сообществ живых организмов [3].
3. Энтропию системы можно рассматривать как количество информации, связанной со структурой системы, поэтому введённый экстремальный принцип можно интерпретировать и в информационных терминах [1].
4. Как будет показано в разделе 2 настоящей работы, энтропийный экстремальный принцип с ограничениями по ресурсам равносилен принципу

минимального потребления любого из лимитирующих динамику ресурсных факторов с ограничениями на наименьшую допустимую величину энтропийной характеристики системы.

5. Экстремальность функционала $H(\vec{n})$, порождающего динамику сообщества, можно интерпретировать и как требование максимального разнообразия системы, ограниченного доступными ресурсами среды [5].

При исследовании сформулированной экстремальной задачи (1) при условии $w > m$ был получен ряд строгих результатов, среди которых следующие [2].

1. Максимум в задаче (1) достигается в точке, где $n_i > 0$, $i = \overline{1, w}$.
2. Теорема существования и единственности: для любого вектора

$$\vec{L} \in \mathbf{R}_+^m = \{\vec{L} \in \mathbf{R}^m \mid L^k > 0,\ k = \overline{1, m}\}$$

решение задачи (1) существует, единственно и задаётся формулой видовой структуры

$$n_i = n \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q_i}), \quad i = \overline{1, w}, \tag{2}$$

где $\vec{q_i} = (q_i^1, \ldots, q_i^m)$, а общая численность $n = \sum\limits_{i=1}^{w} n_i$ и вектор $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \ldots, \lambda^m)$ есть решения системы алгебраических уравнений

$$\begin{cases} \sum\limits_{i=1}^{w} \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q_i}) = 1; \\ \lambda^k \Big(n \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k \exp(-\vec{\lambda}, \vec{q_i}) - L^k \Big) = 0, \quad k = \overline{1, m}; \\ \lambda^k \geqslant 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \tag{3}$$

3. Теорема стратификации: всё пространство

$$\mathbf{R}_+^m = \{\vec{L} = (L^1, \ldots, L^m) \mid L^k > 0,\ k = \overline{1, m}\}$$

является объединением непересекающихся подмножеств S^J (стратов), находящихся во взаимно-однозначном соответствии с непустыми подмножествами J множества $\{1, 2, \ldots, m\}$ в том смысле, что если некоторый вектор $\vec{L} = (L^1, \ldots, L^m)$ принадлежит подмножеству $\mathbf{R}_+^m$, соответствующему $J \in \{1, 2, \ldots, m\}$, то для этого вектора задача (1) эквивалентна задаче с равенствами

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max; \\ \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i = L^j, \quad j \in J; \\ n_i \geqslant 0, \quad i = \overline{1, w}, \end{cases} \tag{4}$$

где $\vec{n} = (n_1, \ldots, n_w)$.

Заметим, что задача с неравенствами (1) сводится (редуцируется) к $2^m - 1$ задачам (4) с равенствами и в каждом страте S^J решение задачи (2) зависит только от ресурсов (и потребностей в них), принадлежащих подмножеству J. Причём именно эти ресурсы (и только они) потребляются полностью (являются лимитирующими), т. е. соответствующие неравенства из ограничений обращаются в равенства.

В настоящей работе формулируются и доказываются некоторые свойства задачи (1), функционала обобщённой энтропии $H(\vec{n})$ и решения задачи (1) в случае $w \leqslant m$.

2. «Теорема Гиббса»

Название теоремы и её формулировка были предложены в работе [6].

Теорема. *Пусть мы имеем вектор $\vec{\lambda} = (\lambda^1, \ldots, \lambda^m)$, соответствующий решению (2) задачи (1), и пусть $c = \sum\limits_{k=1}^{m} \lambda^k L^k$. Пусть данный вектор ресурсов L^k принадлежит некоторому страту S^J, причём $\lambda^k > 0$ для $k \in J$, $\lambda^k = 0$ для $k \notin J$. Рассмотрим следующую экстремальную задачу:*

$$
\begin{cases}
\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i \to \min, \quad j \in J; \\
H(\vec{n}) \geqslant c; \\
\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i \leqslant L^k, \quad k = \overline{1,m}, \quad k \neq j.
\end{cases}
\tag{5}
$$

Тогда решение (2) задачи (1) является одновременно решением системы (5). Верно и обратное утверждение: если вектор $\vec{n} = (n_1, \ldots, n_w)$ — решение системы (5), то вектор $\vec{n}$ будет и решением задачи (1) с $L^j = \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i$.

Поскольку в термодинамике аналогичное утверждение об эквивалентности задачи на максимум энтропии при фиксированном уровне энергии задаче на минимум энергии при фиксированном уровне энтропии ввёл Гиббс [7], то сформулированное утверждение было названо «теоремой Гиббса» [6].

Доказательство. Запишем функции Лагранжа и необходимые условия экстремума задач (1) и (5).

Для задачи (1):

$$
\mathcal{L} = \lambda_0(-H(\vec{n})) + \sum_{k=1}^{m} \lambda^k \left(\sum_{i=1}^{w} q_i^k n_i - L^k \right),
\tag{6}
$$

$$\begin{cases} -\lambda_0 \frac{\partial H(\vec{n})}{\partial n_i} + \sum\limits_{k=1}^{m} q_i^k \lambda^k = 0, \quad i = \overline{1, w}; \\ \lambda^k \Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i - L^k \Big) = 0, \quad k = \overline{1, m}; \\ \lambda^k \geqslant 0, \quad k = \overline{0, m}. \end{cases} \tag{7}$$

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

$$\begin{cases} -\frac{\partial H(\vec{n})}{\partial n_i} + \sum\limits_{k=1}^{m} q_i^k \lambda^k = 0, \quad i = \overline{1, w}; \\ \lambda^k \Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i - L^k \Big) = 0, \quad k = \overline{1, m}; \\ \lambda^k \geqslant 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \tag{8}$$

Для задачи (5) функция Лагранжа имеет вид

$$\tilde{\mathcal{L}} = \nu^0 \sum_{i=1}^{w} q_i^j n_i + \nu^l \left(\sum_{k=1}^{m} \lambda^k L^k - H(\vec{n}) \right) + \sum_{k \neq j}^{m} \nu^k \left(\sum_{i=1}^{w} q_i^k n_i - L^k \right). \tag{9}$$

Аналогичные рассуждения приводят к возможности принять $\nu^l = 1$. В этом случае необходимые условия экстремума задачи (5) задаются системой уравнений

$$\begin{cases} -\frac{\partial H(\vec{n})}{\partial n_i} + \sum\limits_{k \neq j}^{m} q_i^k \nu^k + \nu^0 q_i^j = 0, \quad i = \overline{1, w}; \\ \sum\limits_{k=1}^{m} \lambda^k L^k - H(\vec{n}) = 0; \\ \nu^k \Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i - L^k \Big) = 0, \quad k = \overline{1, m}, \quad k \neq j; \\ \nu^k \geqslant 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases} \tag{10}$$

Заметим, что при подстановке формулы видовой структуры (2) в формулу для $H(\vec{n})$ получаем $H(\vec{n}) = \sum\limits_{k=1}^{m} \lambda^k L^k$, т. е. второе уравнение системы (10) верно, а остальные уравнения систем (10) и (8) совпадают с точностью до обозначений множителей Лагранжа (исключая из системы (8) уравнение для $k = j$). Таким образом, решение задачи (1) является экстремалью задачи (5). Кроме того, при выполнении равенства $L^j = \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i$ получаем, что выражение $\lambda^j \Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i - L^j \Big)$ равно нулю для всех значений λ^j, а остальные необходимые условия экстремума задачи (1) совпадают с соответствующими условиями задачи (5) с точностью до обозначений множителей Лагранжа $\vec{\nu}$ и $\vec{\lambda}$.

Поскольку линейные комбинации $\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i$, $k = \overline{1,m}$, и функция $H(\vec{n})$ являются выпуклыми функциями, а множители Лагранжа при экстремизируемых функциях задач (1) и (5) отличны от нуля (множитель $\nu^0 \neq 0$, так как ему соответствует множитель $\lambda^j > 0$, $j \in J$), то, согласно теореме Куна–Таккера [8], найденные экстремали являются решениями соответствующих вариационных задач.

3. Теорема о монотонном возрастании энтропии

Теорема. *Для функционала* $H(\vec{n})$ $(n = n(\vec{L}))$ *выполняется свойство*

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

Доказательство. Согласно теореме стратификации, приведённой в разделе 1, всё пространство

$$\mathbf{R}_+^m = \{\vec{L} = (L^1, \ldots, L^m) \mid L^k > 0,\ k = \overline{1,m}\}$$

распадается на $2^m - 1$ непересекающихся подмножеств S^J, $J \subset \{1, \ldots, m\}$. В каждом страте S^J задача с неравенствами (1) эквивалентна задаче с равенствами (4). Рассмотрим $\mathring{S}^J$ — внутренность страта S^J, которая выделяется условием $\lambda^j > 0$, $j \in J$ [2]. Для экстремальной задачи с ограничениями в виде равенств (4) в $\mathring{S}^J$ выполнено

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

где λ^j — соответствующий множитель Лагранжа. Приведём доказательство этого факта согласно теореме о дифференцировании экстремизируемых функций [9].

Рассмотрим систему уравнений

$$\begin{cases} \frac{\partial(-H(\vec{n}))}{\partial n_i} + \sum\limits_{j \in J} \frac{\partial\left(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i - L^j\right)}{\partial n_i} \lambda^j = 0, \quad i = \overline{1,w}; \\ \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i = L^j + l^j, \quad j \in J. \end{cases} \tag{11}$$

Пусть $\vec{n}^*$ — решение задачи (4), а $\vec{\lambda}^*$ — множитель Лагранжа, соответствующий этому решению. Тогда решением системы уравнений (11) относительно переменных $(\vec{n}, \vec{\lambda}, \vec{l})$ является точка $(\vec{n}^*, \vec{\lambda}^*, 0)$ $(\vec{n} = (n_1, \ldots, n_w)$, а компоненты векторов $\vec{\lambda}$ и $\vec{l}$ есть λ^j и l^j, $j \in J$, соответственно), поскольку в этом случае система (11) превращается в необходимые условия экстремума задачи (4).

Применение теоремы о неявной функции к системе (11) (обоснование возможности применения данной теоремы можно найти в цитируемой работе [9]) даёт 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

$$\frac{\partial(-H[\vec{n}(\vec{l})])}{\partial n_i} + \sum_{j\in J} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial\Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i(\vec{l}) - L^j\Big)}{\partial n_i} = 0, \quad i = \overline{1,w}, \tag{12}$$

и

$$\sum_{i=1}^{w} q_i^j n_i(\vec{l}) - L^j = l^j, \quad j \in J. \tag{13}$$

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

Используя (12), можно записать выражение

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

или

$$\frac{\partial(-H[\vec{n}(\vec{l})])}{\partial l_k} = -\sum_{j\in J} \frac{\partial n_i(\vec{l})}{\partial l^k} \lambda^j(\vec{l}) \frac{\partial\Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i - L^j\Big)}{\partial n_i}, \quad i = \overline{1,w}, \quad k \in J. \tag{14}$$

С другой стороны, дифференцируя (13), получим

$$\begin{cases} I = \dfrac{\partial\Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i(\vec{l}) - L^j\Big)}{\partial l_k} = \dfrac{\partial n_i}{\partial l^k}\dfrac{\partial\Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i - L^j\Big)}{\partial n_i}, \quad j \in J, \quad j = k; \\ 0 = \dfrac{\partial n_i}{\partial l^k}\dfrac{\partial\Big(\sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i - L^j\Big)}{\partial n_i}, \quad j \in J, \quad j \neq k. \end{cases} \tag{15}$$

Объединяя (14) и (15), получаем

$$\frac{\partial}{\partial l^k}(-H[\vec{n}(\vec{l})]) = -\lambda^k(\vec{l}). \tag{16}$$

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

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

Поскольку в $\mathring{S}^J$ множители Лагранжа решения задачи (4) положительны, $\lambda^j > 0$, $j \in J$, а в S^J задачи (1) и (4) эквивалентны, то имеем $\partial H/\partial L^k \geqslant 0$, $k = \overline{1,m}$ в $\bigcup\limits_J \mathring{S}^J$ для задачи с ограничениями в виде неравенств (1).

Отметим, что при интерпретации ресурсов L^k как метаболического времени системы [10] доказанная теорема становится аналогом H-теоремы Больцмана о возрастании энтропии статистической системы монотонно параметру времени.

4. Вариационная задача для случая $w \leqslant m$

Прежде чем сформулировать утверждение, приведём ещё раз определение необходимого понятия. Лимитирующим называется ресурс, потребляемый сообществом из среды полностью, что на математическом языке означает обращение соответствующего исходного балансового ограничения задачи (1) в равенство. Тем самым теорема стратификации позволяет в каждой области пространства ресурсов указать те, которые являются лимитирующими.

Утверждение. *Рассмотрим вариационную задачу*

$$\begin{cases} H(\vec{n}) \to \max; \\ \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^k n_i \leqslant L^k, \quad k = \overline{1,m}; \\ n_i \geqslant 0, \quad i = \overline{1,w}. \end{cases} \tag{17}$$

Тогда если число лимитирующих ресурсов (т. е. тех, для которых неравенства превращаются в равенства) больше или равно числу видов сообщества, то решение задачи существует, при условии выполнения соответствующих условий совместности системы ограничений, и задаётся системой из w балансовых уравнений.

Доказательство. В ситуации, когда число лимитирующих факторов больше или равно числу видов, вариационная задача (17) теряет смысл, поскольку соответствующие неравенства становятся равенствами и численности организмов определяются системой ограничений, при условии её совместности:

$$\begin{cases} \sum\limits_{i=1}^{w} q_i^j n_i = L^j, \quad j \in J,\ J \subset \{1, 2, \ldots, m\}, \quad w \leqslant m,\ |J| \geqslant w; \\ n_i \geqslant 0, \quad i = \overline{1,w}. \end{cases} \tag{18}$$

Выпишем условия совместности системы ограничений, при выполнении которых имеет место задача (18). 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 видов в выбранных w ресурсах, Q_i — определитель матрицы, в которой на i-м месте стоит столбец, составленный из набора ресурсов L^k, $k = i_1, \ldots, i_w$ (выбранные w ресурсов), а остальные столбцы составлены из соответствующих потребностей (напомним, что в условиях рассматриваемой модели значения потребностей видов линейно независимы).

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

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

Таким образом, в случае, когда число видов w меньше или равно числу ресурсов m, страты S^J размерности $|J| \geqslant w$ задаются условием совместности системы уравнений

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

Из этой системы находятся численности видов на стационарной стадии роста. Страты S^J размерности $|J| < w$ находятся по алгоритму, задаваемому теоремой стратификации [2, 11], а численности видов по формуле видовой структуры (2).

5. Задача о «близких» видах

Пусть сообщество состоит из двух видов организмов, потребляющих два ресурса L^1 и L^2. Кроме того, пусть потребности видов близки к пропорциональным, т. е. $q_1^1/q_2^1 = d$, $q_1^2/q_2^2 = d + \varepsilon$, где $\varepsilon \ll d$. Согласно полученным алгоритмам нахождения областей лимитирования и относительных численностей видов на стационарной стадии роста [2], коэффициенты угла наклона прямых, ограничивающих страты, вычисляются по формулам

$$\nu = \frac{q_1^1 x_0^{q_1^1} + q_2^1 x_0^{q_2^1}}{q_1^2 x_0^{q_1^1} + q_2^2 x_0^{q_2^1}}; \quad \eta = \frac{q_1^1 y_0^{q_1^2} + q_2^1 y_0^{q_2^2}}{q_1^2 y_0^{q_1^2} + q_2^2 y_0^{q_2^2}}, \tag{19}$$

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 видов на стационарной стадии роста задаются выражениями [11]

$$\begin{cases} \frac{n_1}{n} = x_0^{q_1^1}, \ \frac{n_2}{n} = x_0^{q_2^1} & \text{при } \frac{L^1}{L^2} < \nu; \\ \frac{n_1}{n} = y_0^{q_1^2}, \frac{n_2}{n} = y_0^{q_2^2} & \text{при } \frac{L^1}{L^2} > \eta; \\ \frac{n_1}{n} = \frac{q_2^2\chi - q_2^1}{q_2^2\chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2\chi}, \ \ \frac{n_2}{n} = \frac{q_1^1 - q_1^2\chi}{q_2^2\chi - q_2^1 + q_1^1 - q_1^2\chi} & \text{при } \nu \leqslant \frac{L^1}{L^2} \leqslant \eta. \end{cases} \tag{20}$$

Здесь $\chi = L^1/L^2$.

Опишем страты и относительные численности видов, потребности которых обладают указанными выше свойством, используя формулы (19) и (20).

$$\nu = \nu(q_i^k, \varepsilon) = \frac{q_2^1}{q_2^2} - \frac{q_2^1 \varepsilon x_0^{q_1^1}}{q_2^2(d x_0^{q_1^1} + x_0^{q_2^1} + \varepsilon x_0^{q_1^1})},$$

$$\eta = \eta(q_i^k, \varepsilon) = \frac{q_2^1}{q_2^2} - \frac{q_2^1 \varepsilon y_0^{q_1^2}}{q_2^2(d y_0^{q_1^2} + y_0^{q_2^2} + \varepsilon y_0^{q_1^2})},$$

при $\nu(q_i^k, \varepsilon) \leqslant \chi \leqslant \eta(q_i^k, \varepsilon)$

$$\frac{n_1}{n} = \frac{q_2^2\chi - q_2^1}{(1-d)(q_2^2\chi - q_2^1) - q_2^2\chi\varepsilon}, \quad \frac{n_2}{n} = \frac{dq_2^1 - dq_2^2\chi - q_2^2\chi\varepsilon}{(1-d)(q_2^2\chi - q_2^1) - q_2^2\chi\varepsilon}.$$

Найдём относительные численности видов на границе стратов:

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

$$\frac{n_2}{n}\Big|_{\chi=\nu} = x_0^{q_2^1}, \quad \frac{n_2}{n}\Big|_{\chi=\eta} = y_0^{q_2^2}.$$

Рассмотрим предел при $\varepsilon \to 0$:

$$\lim_{\varepsilon \to 0} \nu = \lim_{\varepsilon \to 0} \eta = \frac{q_2^1}{q_2^2},$$

кроме того, при $\varepsilon \to 0$ $y_0^{q_1^2} = x_0^{q_1^1}$, $y_0^{q_2^2} = x_0^{q_2^1}$, поскольку y_0 и x_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 видов в ресурсах «почти» пропорциональны, область лимитирования двух факторов сливается в луч, а относительные численности видов близки к постоянным:

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

Авторы работы выражают глубокую признательность В. Л. Алексееву за многочисленные идеи, использованные в настоящей работе, и за плодотворные обсуждения.

Литература

[1] Левич А. П. Теория множеств, язык теорий категорий и их применение в теоретической биологии. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982.

[2] 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.

[3] Levich A. P. Variational theorems and algocoenosec functioning principles // Ecological Modelling. — 2000. — Vol. 131, no. 2–3. — P. 207–227.

[4] Левич А. П. Энтропия как мера структурированности сложных систем // Труды семинара «Время, хаос и математические проблемы». Вып. 2. — М.: Книжный дом «Университет», 2001. — С. 163–176.

[5] Левич А. П. Структура экологических сообществ. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980.

[6] Левич А. П., Алексеев В. Л. Энтропийный экстремальный принцип в экологии сообществ: результаты и обсуждение // Биофизика. — 1997. — Т. 42, вып. 2. — С. 534–541.

[7] Гиббс Дж. В. Основные принципы статистической механики. — М.: Гостехиздат, 1946.

[8] Галеев Э. М., Тихомиров В. М. Краткий курс теории экстремальных задач. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.

[9] Бертсекас Д. Условная оптимизация и методы множителей Лагранжа. — М.: Радио и связь, 1987.

[10] Левич А. П. Время как изменчивость естественных систем: способы количественного описания изменений и порождение изменений субстанциональными потоками // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. Часть 1. Междисциплинарное исследование. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. — С. 235–288.

[11] Фурсова П. В. Расчеты видовых обилий и областей лимитирования в вариационной модели экологического сообщества // Математическое моделирование. — Принято в печать.

Статья поступила в редакцию в апреле 2002 г.