

УДК 519.6

## **Зависимость устойчивости моделей замкнутых экосистем от числа видов**

**М.Ю. Салтыков<sup>а\*</sup>,**

**С.И. Барцев<sup>б</sup>, Ю.П. Ланкин<sup>б</sup>**

<sup>а</sup> *Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Сибирского федерального университета,  
Россия 660041 Красноярск, Свободный, 79*

<sup>б</sup> *Институт биофизики  
Сибирского отделения Российской академии наук,  
Россия 660036, Красноярск, Академгородок, 50/50<sup>1</sup>*

Received 3.06.2011, received in revised form 10.06.2011, accepted 17.06.2011

---

*Исследования природных экосистем с использованием исключительно эмпирических методов, как правило, не представляются возможными по причине их уникальности. Эта проблема может быть решена посредством комбинации теоретических и экспериментальных методов. Однако традиционные модели экосистем не годятся для корректного описания больших и сложных экосистем, поскольку из их анализа следует, что устойчивость экосистемы должна уменьшаться с возрастанием ее сложности. Это противоречит существованию в природе большого количества стабильных и сложных экосистем. Данная статья посвящена анализу зависимости устойчивости замкнутой экосистемы от числа видов в рамках модели с лабильным метаболизмом. Отличием такой модели от традиционных является потребление организмом питательных субстратов в нефиксированной пропорции. Рассматривается модель замкнутой экосистемы с двумя трофическими уровнями: продуцентами и консументами. При помощи численного анализа показано, что в рамках лабильной модели стабильность экосистемы может увеличиваться с ростом числа входящих в нее видов.*

*Ключевые слова: математическое моделирование, замкнутые экосистемы, устойчивость.*

---

### **Введение**

В настоящее время в связи с усилением влияния человека на биосферу приобрела актуальность задача предсказания последствий антропогенного воздействия на

экосистемы. Ключевым выступает вопрос оценки устойчивости природных экосистем. Поскольку достоверную оценку устойчивости конкретной экосистемы можно получить только в экспериментах, приводящих к раз-

---

\* Corresponding author E-mail address: saltykoff.mixail@yandex.ru

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

рушению этой экосистемы, то очевидно, что экспериментальный подход бесполезен для достижения заявленной цели. Единственный способ оценки устойчивости экосистем – построение и исследование их теоретических моделей.

Однако модельный подход к оценке устойчивости реальных экосистем сталкивается с рядом препятствий. Одним из важнейших препятствий является противоположный ход зависимостей устойчивости экосистемы от числа входящих в нее видов в случае реальных экосистем и их классических математических моделей<sup>1</sup>. Действительно, с одной стороны, в традиционных моделях экосистем при увеличении количества взаимодействующих видов уменьшается область устойчивости в пространстве параметров модели (May, 1971). Кроме того, существует принцип конкурентного исключения (Гаузе, 1933), гласящий, что число стационарно существующих на одном трофическом уровне видов не может превышать числа доступных им питательных субстратов. В дальнейшем принцип конкурентного исключения был расширен. Показана возможность сосуществования нескольких видов на одном питательном субстрате, если их число не превышает количество плотностнозависимых контролирующих рост факторов (ПКРФ) в системе (Дегерменджи, 1978; 1979). Кроме питательных субстратов к ПКРФ относят вещества, угнетающие или стимулирующие рост, а также поедание хищником (Одум, 1982).

В то же время экспериментальные данные свидетельствуют, что в природных экосистемах принцип конкурентного исключения может не соблюдаться. Наиболее известный пример нарушения принципа конкурентного исключения – парадокс планктона, заключающийся в сосуществовании нескольких видов планктона, питающихся

одним питательным субстратом (Hutchinson, 1961). Данное явление наблюдается не только в водных, но и в наземных экосистемах (Jonathan, 2009). Традиционно считается, что устойчивость реальных экосистем растет с увеличением числа входящих в нее видов (Свирижев, Логофет, 1978; Winemiller, 1990; Polis, 1991). Данные недавних экспериментов показывают, что увеличение устойчивости с ростом числа видов достаточно часто встречается в природе, однако имеются и более редкие случаи обратной зависимости (Ives, Carpenter, 2007).

Это несоответствие ставит вопрос о построении моделей, более адекватно описывающих экологические наблюдения. Классические модели экосистем построены по аналогии с химическими реакциями, то есть питательные субстраты потребляются организмами в жестко заданной пропорции. Это дает основание назвать такой тип моделей моделями с жестким метаболизмом. Коэффициенты пропорциональности по аналогии с химией называют стехиометрическими коэффициентами. Такие модели достаточно адекватно описывают простые экосистемы, но, как уже говорилось, не годятся для более сложных экосистем.

Примером возможной модификации традиционных моделей является введение механизма «переключения хищника» («predator switching»), что приводит к увеличению области устойчивости модели (Pelletier, 2000). Из общих соображений следует предположить, что эта модификация не единственно возможная и требуется сформировать набор возможных механизмов, позволяющих улучшить описательную возможность моделей экосистем. В различных условиях и для разных экосистем ведущую роль могут играть разные механизмы или их комбинации из этого набора.

Целью данной работы стало исследование зависимости устойчивости экосистем от числа видов в рамках модели лабильного метаболизма. В рамках данной работы под лабильностью метаболизма (в смысле потребления питательных субстратов) понимается способность организмов менять пропорции потребляемых нутриентов.

### Материалы и методы

Мы использовали модели, основанные на системах обыкновенных дифференциальных уравнений. Модели такого рода широко распространены в экологии и популяционной кинетике (Крапивин и др., 1982; Печуркин и др., 1990).

Под мерой устойчивости модели экосистемы в работе понимался размер области ненулевых решений на так называемом параметрическом портрете (Иваницкий и др., 1978). К сожалению, аналитическое построение параметрических портретов исследуемых моделей не представлялось возможным в силу нелинейности уравнений. В рамках данной работы было применено численное построение параметрических портретов при помощи программы, разработанной в ИБФ СО РАН. Работа этой программы осуществлялась достаточно просто, по заданной сетке изменений параметров модели проводилось интегрирование системы дифференциальных уравнений в течение достаточно длительного времени. В конце вычислений осуществлялась идентификация установившегося режима: стационарное состояние, установившиеся колебания численности, вымирание. Если динамика переменных не соответствовала вышеперечисленным, то режим идентифицировался как хаотический.

Конечно, численное исследование модели не может претендовать на общность аналитического решения. Однако использо-

вание численного построения параметрического портрета позволяет получить «срез» модели в пространстве ее параметров, что дает возможность делать более общие выводы, чем на основе численного решения в одной или нескольких точках этого пространства.

При таком подходе большое значение имеет выбор «среза». В рамках данной работы для сравнения областей устойчивости применялись общая концентрация лимитирующего вещества в экосистеме и удельная скорость роста одного из продуцентов. Первый параметр выбран из-за его большого влияния на устойчивость экосистем (Свирижев, 1987) и неявного (через количество особей) наличия в определении «экологической энтропии», описывающей эмпирически установленную тенденцию увеличения устойчивости экосистемы с ростом числа входящих в нее видов (Свирижев, Логофет 1978; Ives, Carpenter, 2007). Второй параметр выбран для того, чтобы выявить возможную реализацию принципа конкурентного исключения на уровне продуцентов.

Вначале в качестве «контрольной» для последующего сравнения была рассмотрена модель с жестким метаболизмом, описывающая замкнутую экологическую систему, лимитированную одним биогенным элементом и состоящую из двух трофических уровней: продуцентов и консументов.

Примем, что потребляемые консументами продуценты являются взаимозаменяемыми и вымирание одного из продуцентов не ведет к вымиранию консументов. Продуценты лимитированы одним биогенным элементом, по которому система замкнута, и концентрация этого элемента в абиогенном пуле далека от констант насыщения продуцентов. Процесс разложения отмерших консументов считается быстрым по отношению

к скоростям роста организмов. Таким образом, в модели отсутствуют редуценты и пул мертвой биомассы, непригодной для питания продуцентов, т.е. вся отмирающая биомасса сразу же становится пригодной для питания продуцентов. Такое приближение достаточно традиционно для экологического моделирования (Свирижев, Логофет, 1978). Естественная гибель продуцентов традиционно считается пренебрежимо малой по сравнению с поеданием их консументами. Для описания скорости потребления продуцентов консументами использовалась трофическая функция вида Моно, в которой насыщение считалось зависящим от суммы потребляемых субстратов, как показано в следующей системе уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = A_i (B_0 - \sum_k x_k - \sum_j y_j) x_i - \sum_j \frac{\mu_{ji} x_i}{K_j + \sum_k x_k} y_j \\ \frac{dy_j}{dt} = \sum_i \frac{\mu_{ji} x_i}{K_j + \sum_i x_i} y_j - d_j y_j \end{cases}, \quad (1)$$

где  $x_i$  – продуценты;  $y_j$  – консументы;  $A_i$  – коэффициенты роста продуцентов;  $B_0$  – общее количество лимитирующего рост элемента;  $\mu_{ji}$  – максимальные скорости потребления консументом продуцента;  $K_j$  – константы полунасыщения;  $d_j$  – константы отмирания консументов.

В основу модели лабильного метаболизма легла гипотеза метаболических режимов. Гипотеза основана на известном факте, что, например, гетеротрофный организм может для удовлетворения энергетических потребностей использовать органические соединения различной химической структуры, белки, жиры и углеводы, для окисления которых существуют соответствующие пути энергетического метаболизма.

Непосредственное моделирование внутриорганизменных процессов с необходимо-

стью приводит к чрезмерному усложнению моделей, поскольку требует описания метаболизма каждого организма. Чтобы обойти вышеуказанную проблему, разным метаболическим путям, которые, в принципе, могут функционировать в организме одновременно, были поставлены в соответствие разные трофические режимы организма, в которых он потребляет только один питательный субстрат. С помощью этого приема внутриорганизменные процессы исключаются из модели, но при этом генетически однородная популяция организмов разделяется на подпопуляции организмов, находящиеся в разных трофических режимах. При этом организмы могут переходить из одной подпопуляции в другую. Такое представле-

ние не полностью искусственное, поскольку разделение особей, принадлежащих одному виду, по различным экологическим нишам было обнаружено экспериментально (Clark, 2010).

Вероятность перехода организма в тот или другой трофический режим считается прямо пропорциональной количеству соответствующего этому режиму питательного субстрата. Таким образом, при увеличении концентрации одного из субстратов усиливается и его потребление за счет перехода большей части организмов в подпопуляцию с соответствующим трофическим режимом. Модель, основанная на вышеперечисленных предположениях и описывающая экосистему, идентичную по видовому составу экосистеме, описываемой моделью (1), имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = A_i \left( B_0 - \sum_k x_k - \sum_k \sum_j y_{jk} \right) x_i - \sum_j \frac{\mu_{ji} x_i}{K_{ji} + x_i} y_{ji} \\ \frac{dy_{ji}}{dt} = \frac{\mu_{ji} x_i}{K_{ji} + x_i} y_{ji} - d_j y_{ji} - \sum_{k \neq i} \gamma_{jk} x_k y_{ji} + \sum_{i \neq k} \gamma_{ji} x_i y_{kj} \end{cases}, \quad (2)$$

где  $y_{ji}$  – консументы (первый индекс означает номер генетического вида, второй – трофического режима);  $K_{ji}$  – константы полунасыщения;  $\gamma_{ji}$  – константы перехода между трофическими режимами;  $d_j$  – константы отмирания консументов. Остальные обозначения идентичны модели (1).

### Результаты и обсуждение

Поскольку продуценты в системе (1) питаются одним субстратом, то согласно принципу конкурентного исключения возможно стационарное существование только одного продуцента, кроме случая с равными удельными скоростями роста продуцента, что и показали результаты вычислительных экспериментов (рис. 1).

С другой стороны, результаты вычислительных экспериментов показали, что в рамках модели (2) в типичном случае существуют ненулевые стационарные решения для всех переменных. Кроме того, с ростом числа видов-продуцентов наблюдается уменьшение области колебательных решений и увеличение области стационарных решений. Зависимость размеров областей стационарных решений и колебаний от роста числа продуцентов в случае одного консумента показана на рис. 2.

Таким образом, в рамках модели (2) становится возможным стационарное сосуществование на одном трофическом уровне большего числа видов, чем позволяет число наблюдаемых ПКРФ (в данном случае один

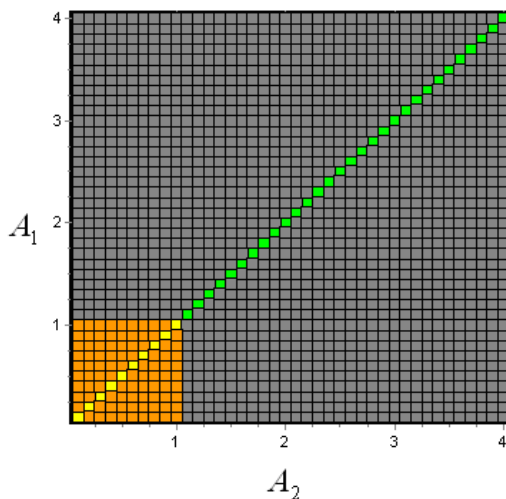


Рис. 1. Параметрический портрет частного случая системы (1) (два продуцента, один консумент) в координатах удельных скоростей роста продуцентов  $A_2$  и  $A_1$ . Параметры системы:  $B_0 = 2$ ;  $\mu_{11} = \mu_{12} = 1$ ;  $K_1 = K_2 = 1$ ;  $d_1 = 0,1$ . Квадратами на портрете обозначены результаты численного решения системы уравнений при заданных параметрах: зеленый – стационарное сосуществование всех видов; серый – стационарное состояние с вымиранием части видов; оранжевый – колебания с вымиранием части видов; желтый – колебательное сосуществование всех видов

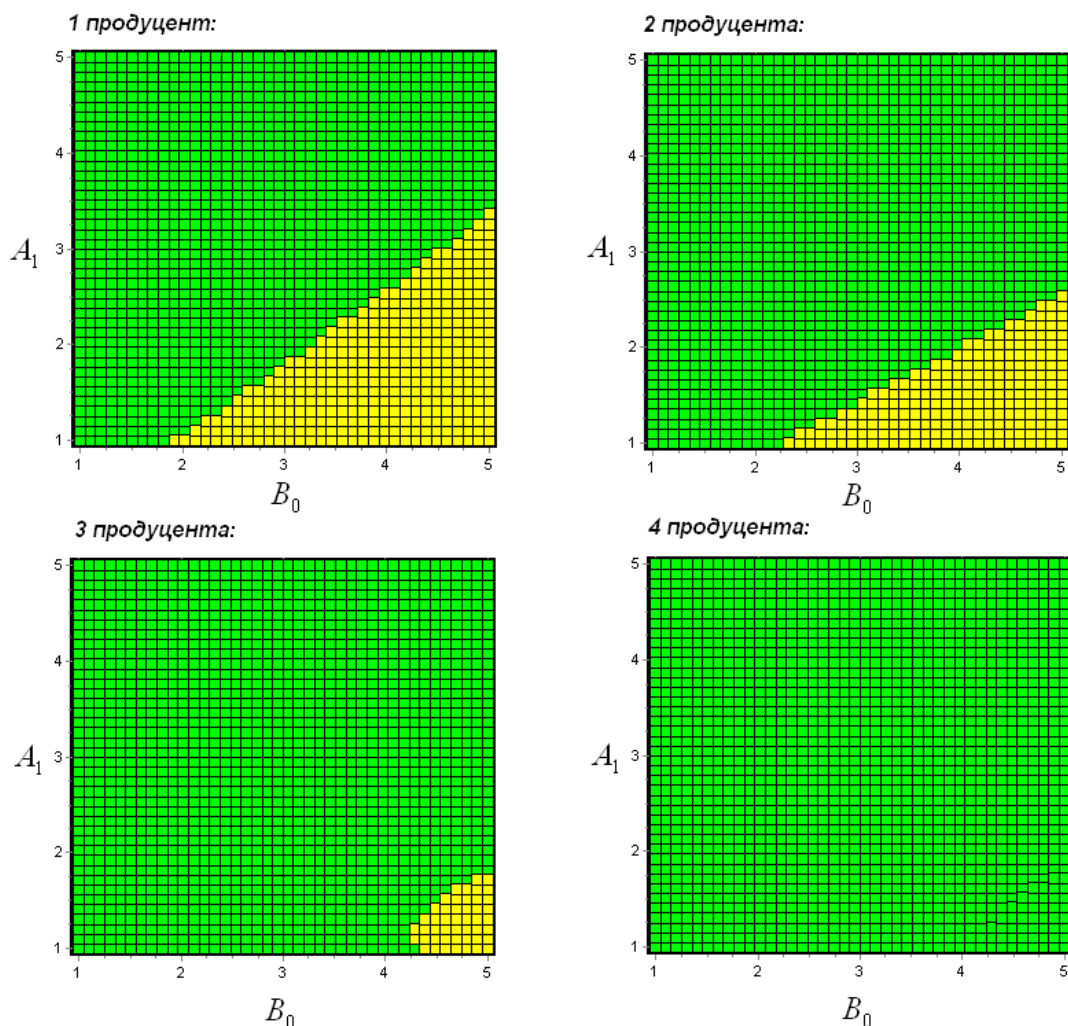


Рис. 2. Увеличение области стационарных состояний системы (2) с увеличением числа видов-продуцентов. Координаты: общее количество лимитирующего элемента ( $B_0$ ) и удельная скорость роста первого консумента ( $A_1$ ). Параметры системы:  $A_2 = 1$ ;  $A_3 = 2$ ;  $A_4 = 3$   $\mu_{11} = \mu_{12} = \mu_{13} = \mu_{14} = 1$ ;  $K_{11} = 1$ ;  $K_{12} = 0,1$ ;  $K_{13} = 0,2$ ;  $K_{14} = 0,3$ ;  $d_1 = 0,1$ ;  $\gamma_{11} = \gamma_{12} = \gamma_{13} = \gamma_{14} = 20$ . Цветами обозначены: зеленый – стационарное сосуществование всех видов; желтый – колебания

питательный субстрат продуцентов и один консумент). С другой стороны, противоречие снимается, если трофические режимы консумента рассматривать как отдельные ПКРФ.

Поскольку в уравнениях (2) организмы, находящиеся в одном из трофических режимов, могут рассматриваться как популяции вида-консумента, возникает вопрос о том, может ли быть достигнуто стационарное

сосуществование видов в рамках жесткого метаболизма за счет поедания каждого продуцента своим специализированным консументом. Численное исследование системы (2) выявило тенденцию к смене типа решений на колебательные при малых значениях констант  $\gamma_{ji}$ .

С биологической точки зрения стремление констант перехода между трофическими режимами к нулю означает дивергентную

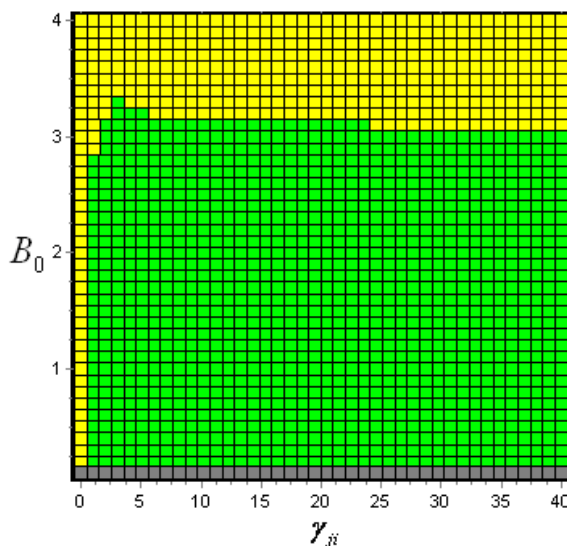


Рис. 3. Зависимость устойчивости частного случая системы (2) от значения константы перехода между метаболическими режимами. Координаты: константа перехода между трофическими режимами ( $\gamma_{ji}$ ) и общее количество лимитирующего элемента ( $B_0$ ). Параметры системы:  $A_1 = 1,5$ ;  $A_2 = 1$ ;  $\mu_{11} = \mu_{12} = 1$ ;  $K_{11} = 1$ ;  $K_{12} = 0,1$ ;  $d_1 = 0,1$ ;  $\gamma_{11} = \gamma_{12} = 20$ . Параметры  $\gamma_{11}$  и  $\gamma_{12}$  варьировались как один параметр. Видна тенденция перехода к колебательным решениям при  $\gamma_{ji}$ , стремящимся к нулю. Цветами обозначены: зеленый – стационарное сосуществование всех видов; желтый – колебательное сосуществование всех видов, серый – стационарное сосуществование с вымиранием части видов

эволюцию, ведущую к распаду вида-консумента на несколько высокоспециализированных видов. Можно предположить, что такая эволюция экосистемы будет приводить к увеличению области колебательных решений и, следовательно, повышению вероятности экологической катастрофы. На рисунке 3 видно, что по достижении некоторого порогового значения увеличение константы  $\gamma_{ji}$  при больших значениях  $B_0$  может приводить к увеличению области колебательных решений.

Как было показано, в рамках модели (2) наблюдается нарушение принципа Гаузе, выражающееся в стационарном сосуществовании нескольких видов-продуцентов на одном питательном субстрате. Для оценки общности полученных предварительных результатов необходимо исследовать возможность сосуществования нескольких видов с лабильным потреблением, находящихся на вершине

пищевой пирамиды. На рисунке 4 показан параметрический портрет системы, состоящей из трех продуцентов и двух консументов в координатах максимальных скоростей роста консументов.

Из рисунка 4 видно, что сосуществование двух консументов в общем случае возможно только при достаточно малом перекрытии их экологических ниш (Свирижев, Логофет, 1978). Здесь при увеличении числа видов продуцентов может наблюдаться некоторое уменьшение области стационарного сосуществования консументов (рис. 5).

На рисунке 5 показаны параметрические портреты модели (2) для случая двух консументов и от одного до четырех продуцентов. Первый продуцент имеет наивысшую пищевую ценность для первого консумента, второй продуцент – для второго консумента. Сосуществование консументов становится возможным только в случае двух и более

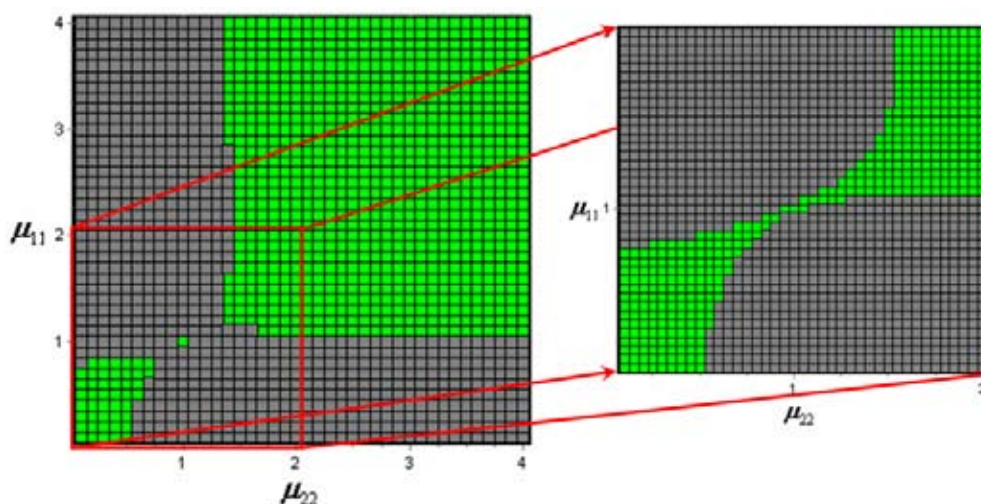


Рис. 4. Параметрический портрет частного случая системы (2) в координатах максимальных скоростей роста ( $\mu_{22}$  и  $\mu_{11}$ ). Параметры системы:  $A_1 = 1,5$ ;  $A_2 = 1$ ;  $A_3 = 2$ ;  $\mu_{12} = \mu_{13} = 1$ ;  $\mu_{21} = \mu_{23} = 1$ ;  $K_{11} = K_{12} = K_{13} = 1$ ;  $K_{21} = K_{22} = K_{33} = 1$ ;  $d_1 = d_2 = 0,1$ ;  $\gamma_{11} = \gamma_{12} = \gamma_{13} = \gamma_{14} = 20$ ;  $\gamma_{21} = \gamma_{22} = \gamma_{23} = \gamma_{24} = 20$ . Цветами обозначены: зеленый – стационарное сосуществование всех видов; серый – стационарное сосуществование с вымиранием части видов

продуцентов. При наличии в системе продуцента с удельной скоростью роста существенно большей, чем у других продуцентов, конкурентное преимущество получит консумент, для которого такой продуцент является «основным». С увеличением общего количества лимитирующего элемента сосуществование консументов в такой системе снова становится возможным.

Ранее рассматривался случай равенства друг другу констант перехода между метаболическими режимами, что соответствует потреблению хищником жертв пропорционально их распространенности, без учета их пищевой ценности. Такое предположение позволяет упростить модель, но для случая значительно различающейся пищевой ценности жертв, скорее всего, не применимо. Из общих соображений следует, что хищнику выгоднее питаться преимущественно той жертвой, которая обеспечивает максимальную скорость его роста – вероятность перехода в такой метаболический режим должна быть боль-

шей. Однако чрезмерное предпочтение одной жертвы, пусть даже выгодной с точки зрения пищевой ценности, может быть невыгодным при малых удельных скоростях роста этой жертвы (рис. 6).

На рисунках 5 и 6 показаны последствия интродукции в экосистему продуцента с большой удельной скоростью роста. При равном предпочтении консументами продуцентов консумент получает конкурентное преимущество над другими консументами при увеличении удельной скорости роста предпочитаемого им продуцента. В случае чрезмерного предпочтения питательного субстрата с наибольшей пищевой ценностью консумент подвергается риску вымирания при добавлении в систему продуцента с удельной скоростью роста большей, чем у предпочитаемого продуцента.

При более близких константах перехода между трофическими режимами область стационарного сосуществования консументов увеличивается, однако вымирание одного из



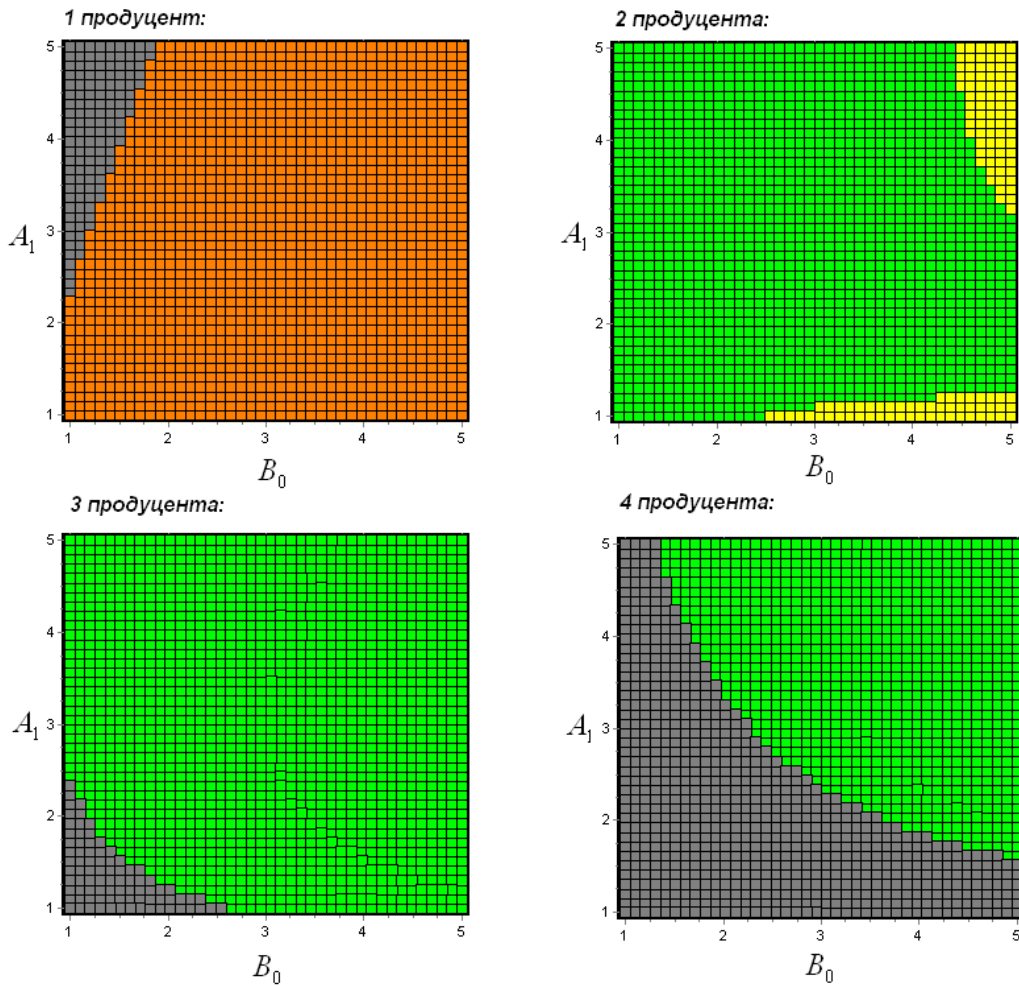


Рис. 5. Параметрические портреты системы (2) в случае двух консументов. Координаты: общее количество лимитирующего элемента ( $B_0$ ) и удельная скорость роста первого консумента ( $A_1$ ). Параметры системы:  $A_2 = 1$ ;  $A_3 = 2$ ;  $A_4 = 3$ ;  $\mu_{11} = 4$ ;  $\mu_{12} = \mu_{13} = \mu_{14} = 1$ ;  $K_{11} = K_{12} = K_{13} = K_{14} = 1$ ;  $\mu_{22} = 4$ ;  $\mu_{21} = \mu_{23} = \mu_{24} = 1$ ;  $K_{21} = K_{22} = K_{23} = K_{24} = 1$ ;  $d_1 = d_2 = 0,1$ . Цветами обозначены: зеленый – стационарное сосуществование всех видов; серый – стационарное состояние с вымиранием части видов; оранжевый – колебания с вымиранием части видов; желтый – колебательное сосуществование всех видов

них при интродукции быстрорастущего продуцента остается возможным.

С другой стороны, факт реализации в растениях одного и того же базового процесса фотосинтеза дает основание считать, что удельные скорости роста продуцентов близки по величине. Тогда, как показали вычисления, в случае достаточно больших значений удельных скоростей роста продуцентов и общего количества лимитиру-

ющего элемента устойчивость системы при увеличении количества продуцентов увеличивается.

Таким образом, можно утверждать, что в рамках рассмотренной модели при нескольких консументах устойчивость экосистемы в типичном случае возрастает с вводом в нее новых видов-продуцентов. Однако возможна ситуация, когда интродукция нового вида-продуцента в бедную биогенными эле-

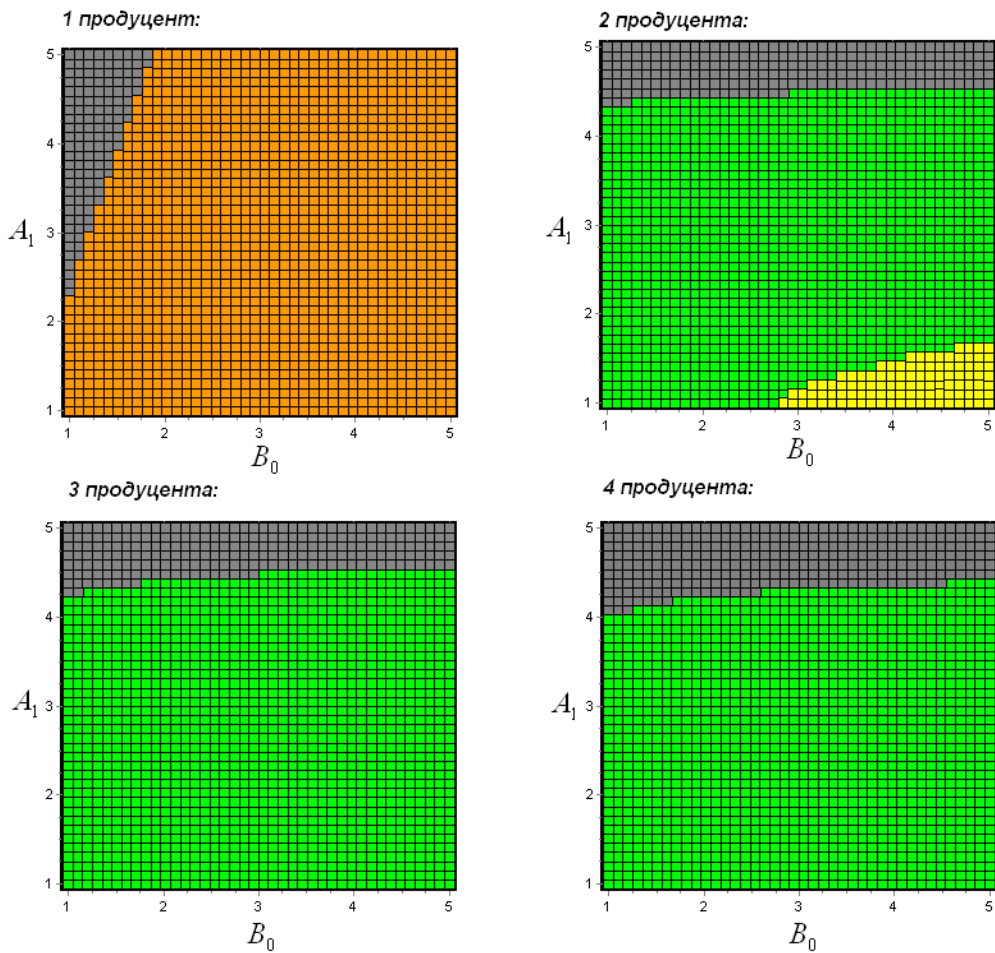


Рис. 6. Параметрические портреты системы (2) в случае двух консументов. Координаты: общее количество лимитирующего элемента ( $B_0$ ) и удельная скорость роста первого консумента ( $A_1$ ). Параметры системы:  $A_2 = 1$ ;  $A_3 = 2$ ;  $A_4 = 3$ ;  $\mu_{11} = 4$ ;  $\mu_{12} = \mu_{13} = \mu_{14} = 1$ ;  $K_{11} = K_{12} = K_{13} = K_{14} = 1$ ;  $\mu_{22} = 4$ ;  $\mu_{21} = \mu_{23} = \mu_{24} = 1$ ;  $K_{21} = K_{22} = K_{23} = K_{24} = 1$ ;  $d_1 = d_2 = 0,1$ ;  $\gamma_{11} = 20$ ;  $\gamma_{12} = \gamma_{13} = \gamma_{14} = 2$ . Цветами обозначены: зеленый – стационарное сосуществование всех видов; серый – стационарное состояние с вымиранием части видов; оранжевый – колебания с вымиранием части видов; желтый – колебательное сосуществование всех видов.

ментами среду приводит к вымиранию части видов-консументов.

Резюмируя: 1). В рамках исследованной модели лабильного метаболизма наблюдался «парадокс планктона» – сосуществование на одном субстрате нескольких (в вычислительном эксперименте до четырех) видов-продуцентов. Парадокс можно объяснить, если принять введенные в модель лабильного потребления метаболические режимы вида-консумента за отдельные ПКРФ. Это под-

тверждается наблюдавшимся сосуществованием продуцентов в случае равенства нулю констант перехода  $\gamma_{ji}$ , соответствующему поеданию каждого продуцента индивидуальным консументом (рис. 3). 2). Как было указано выше, случаи снижения устойчивости ряда экосистем с ростом числа видов так же являются экспериментальным фактом. Было показано выполнение в рамках модели (2) принципа конкурентного исключения на уровне консументов (рис. 4) а так же возможность

падения устойчивости экосистемы с интродукцией новых продуцентов (рис. 5, 6).

### Заключение

В рамках модели лабильного метаболизма в типичном случае наблюдается увеличение устойчивости экосистемы с ростом числа описываемых видов, что абсолютно нехарактерно для модели жесткого метаболизма. В данной модели потребление консументом продуцентов может приводить к стационарному сосуществованию числа видов-продуцентов, превышающего количество канонически

определенных ПКРФ. С другой стороны, в частном случае наблюдается также явление конкурентного исключения на уровне консументов, описанных в приближении лабильного метаболизма.

Таким образом, рассмотренная модель может быть применена для описания сложных замкнутых экологических систем, лимитированных одним биогенным элементом. Лабильное потребление жертв можно рассматривать как создание одним видом нескольких плотностнозависимых контролирующих рост факторов.

*Работа поддержана интеграционным проектом СО РАН № 50.*

<sup>1</sup> В качестве меры устойчивости здесь и далее будет приниматься размер области ненулевых решений по всем переменным системы в пространстве параметров модели.

### Список литературы

- Гаузе Г.Ф. (1933) Математический подход к проблемам борьбы за существование. Зоол. журн. 12: 170-177
- Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Фуряева А.В. (1978) Анализ взаимодействия двух микробных популяций по типу комменсализма в непрерывной культуре. Экология 2: 91-94.
- Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Тушкова Г.И., Фуряева А.В. (1979) Механизм устойчивого сосуществования диплоидных и гаплоидных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в проточной культуре. Известия СО АН СССР, Серия биологических наук. 5(1): 62-68
- Иваницкий Г.Р., Кринский В.И., Сельков Е.Е. (1978) Математическая биофизика клетки. М.: Наука, 308 с.
- Крапивин В.Ф., Свиричев Ю.М., Тарко А.М. (1982) Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М.: Наука, 272 с.
- Одум Ю. (1986) Экология. М.: Мир, 376 с.
- Печуркин Н.С., Брильков А.В., Марченкова Т.В. (1990) Популяционные аспекты биотехнологии. Новосибирск: Наука. 173 с.
- Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. (1978) Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 352 с.
- Свиричев Ю.М. (1987) Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 368 с.
- Andersen T., Elser J.J., Hessen D.O. (2004) Stoichiometry and population dynamics. Ecology Letters 7: 884-900
- Bartsev S.I. (2004) Stoichiometric constraints and complete closure of long-term life support systems. Advances in Space Research 34: 1509-1516/

Clark J.S. (2010) Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327: 1129-1132

DeMott W.R. (2003) Implications of element deficits for zooplankton growth. *Hydrobiologia* 491: 177–184.

Hutchinson G.E. (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95(882): 137-145.

Ives A.R., Carpenter S.R. (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317: 58-62.

Levine J.M., HilleRisLambers J. (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461: 254–257

May R.M. (1971) Stability in multi-species community models. *Mathematical Biosciences* 12: 59-79.

Pelletier J.D. (2000) Are large complex ecosystems more unstable? A theoretical reassessment with predator switching. *Mathematical Biosciences* 163: 91-96.

Polis G.A. (1991) Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *The American Naturalist*. 138: 123–155.

Winemiller K.O. (1990) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60: 331–367.

## **Dependence of Closed Ecosystem Models' Stability on the Number of Species**

**Mikhail Yu. Saltykov<sup>a</sup>,**

**Sergey I. Bartsev<sup>b</sup> and Yuly P. Lankin<sup>b</sup>**

<sup>a</sup> *Institute of Fundamental Biology and Biotechnology  
of Siberian Federal University,  
79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

<sup>b</sup> *Institute of Biophysics of Siberian Branch  
of Russian Academy of Science,  
50 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

---

*Investigations of natural ecosystems by only empirical methods usually are not possible due to their iniquity. This problem may be solved by combination of empirical and theoretical investigations. However traditional ecological models can not describe large complex ecosystems correctly. These models showed that stability of ecosystems should decrease with increasing their complexity. It contradicts with fact of existence in nature great amount of stability large complex ecosystems. This paper is devoted to estimation of dependence of closed ecosystem stability on numbers of species in terms of adaptive metabolism model. In contrast with classical models, in considered one species consume nutrients in non-fixed proportion. Considered model ecosystem has two trophic levels: producers and consumers. With numerical analysis show that in term of it ecosystems stability may increase with increasing number of included species.*

*Keywords: mathematical modeling, closed ecosystems, stability.*

---