

УДК 579

Абакумова¹ А. И., профессор, д.ф.-м.н.,

Исмаилова² А. А., PhD

ОЦЕНКА МОДЕЛЕЙ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

1) Институт автоматизации и процессов
управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

2) Казахский агротехнический университет

им. С.Сейфуллина

Астана, Казахстан

Резюме. В математических моделях динамики биомассы микробиологических сообществ исследуются свойства решений. Модель системы с протоком применяется для исследования фитопланктонного сообщества в водной экосистеме. Свойства решений совпадают с динамикой природных сообществ, демонстрируя доминирование отдельных видов в сообществе.

Ключевые слова: Математическая модель, Водная экосистема, Фитопланктон, Биомасса

Введение

Оценка биологической продуктивности экологических систем имеет большое значение для изучения состояния природной среды и возможностей рационального природопользования. Для водных экосистем биологическая продуктивность может быть оценена на основе продуктивности фитопланктона [1]. Продуктивность фитопланктона в значительной мере определяется процессом потребления минеральных веществ при строительстве растительного организма в ходе фотосинтеза [2]. При изучении состояния и функционирования фитопланктона важную роль в настоящее время играют данные дистанционных методов зондирования поверхности морей и океанов. В частности, искусственные спутники Земли позволяют получить данные о содержании минеральных веществ и хлорофилла в поверхностном слое. Данные о хлорофилле (в первую очередь, хлорофилле «а») дают

возможность оценить содержание фитопланктона и дать грубую оценку первичной продукции [3]. Данные о минеральных веществах (на основе азота, фосфора, кремния и других химических элементов), составляющих материальную основу для построения растительных организмов в процессе фотосинтеза, дают возможность оценить характеристики продукционных процессов фитопланктона [4]. На этом этапе полезны математические модели динамики численностей (биомасс) основных видов фитопланктонного сообщества [2].

Подобные математические модели используются также в описании динамики микробных культур в лабораторных экспериментах [4, 5, 10]. В докладе представлены группы моделей динамики биомасс сообществ микроорганизмов. Модели основаны на системах дифференциальных уравнений. Исследованы качественные свойства решений на структурном уровне.

Цель работы состоит в систематизации и анализе динамических моделей биологических систем, которые применяются к сообществам водных растительных микроорганизмов. Такие сообщества представлены в виде непрерывных культур в лаборатории и фитопланктонными сообществами в природных водных экосистемах. Мы хотим привести примеры применения этих моделей и свойства их решений, оценить эффективность их использования и перспективы расширения этого направления исследований.

Материалы и методы

Модели функционирования фитопланктонных сообществ

Модели описывают динамику преобразования веществ при фотосинтезе и построении растительного организма. Рассматриваются модели замкнутых и открытых по веществу систем. Для краткости сами модели будем называть замкнутыми или открытыми соответственно.

При описании микробиологических культур применяются открытые модели, берущие начало из описания хемостата [5]. Это модели проточных культур, когда в систему с некоторой скоростью попадают питательные вещества и содержимое выбывает из системы, чаще всего, с той же скоростью. Такие же модели применяются для описания функционирования фитопланктона в предположении, что в изучаемой среде выполняются условия протока. В иных природных ситуациях могут быть пригодны другие модели, в том числе частично или полностью замкнутые по веществу. В работе сравниваются открытые и замкнутые модели.

В моделях выделены биологические виды фитопланктона и группы минеральных питательных веществ. Фитопланктон представлен m видами, их содержание в среде обозначено y_i для вида i . Минеральное питание растительных организмов разбивается на n групп сходных веществ (на основе азота, фосфора, кремния и т.п.). В рассматриваемых моделях питательные вещества предполагаются не взаимозаменяемыми. Содержание веществ группы j в среде обозначается z_j . Рост биомассы клеток вида i происходит с удельной скоростью $\mu_i(z)$ в зависимости от содержания Z биогенов во внешней среде. Под y понимается вектор с компонентами y_i , а под z - вектор с компонентами z_j . Одна из моделей сообщества в хемостате имеет вид [5]:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = (\mu_i(z) - D)y_i, \\ \frac{dz_j}{dt} = D(z_{j0} - z_j) - \sum_{i=1}^m v_{ij}(z_j)y_i, \end{cases}$$

для $i = 1, \dots, m; j = 1, \dots, n$. (1)

Через D обозначена скорость протока вещества в системе, через z_0 - содержание минеральных питательных веществ во входящем потоке, через $v_{ij}(z_j)$ - удельные скорости поглощения вещества группы j организмами вида i .

Сравним свойства решений в модели (1) с замкнутой моделью. Эта модель описывает динамику биомасс основных групп фитопланктона, минеральных веществ и отмершей органики. Сначала рассмотрим модель без различия минеральных веществ по группам, эти вещества и отмершая органика представлены одной группой каждая. Блок отмершей органики с массой S введен для описания замкнутого цикла преобразования веществ. Функция $r(s)$ описывает скорость преобразования органики в минеральные соединения при бактериальном разложении. Удельные скорости элиминации микроорганизмов задаются функциями $e_i(y_i)$ их содержания в среде. Элиминация включает в себя процессы естественной смертности, внутривидовой конкуренции и изъятия особей из системы по иным причинам. Но вместе с тем принято предположение, что отмершая органика остается внутри системы (замкнутость по веществу). Остальные обозначения соответствуют предыдущей модели, опущены индексы там, где они не нужны. Тогда замкнутая модель приобретает вид системы дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = \mu_i(z)y_i - e_i(y_i)y_i, \\ \frac{dz}{dt} = r(s) - \sum_{i=1}^m \mu_i(z)y_i, \\ \frac{ds}{dt} = \sum_{i=1}^m e_i(y_i)y_i - r(s) \end{cases}$$

для $i = 1, \dots, m$. (2)

В сравнении с этими двумя моделями опишем модели, учитывающие состояние организмов с точки зрения возможностей их жизнедеятельности.

Учет внутреннего состояния

Для живого организма та или иная стратегия деятельности определяется не только окружающей средой, но и его состоянием. Внутреннее состояние организма можно характеризовать по-разному. В нашем случае как индикатор предлагается использовать внутриклеточное содержание питательных веществ на основе минеральных соединений во внешней среде.

Следующие две модели учитывают внутриклеточное содержание веществ, от которого зависит поведение растительных организмов. Такое представление ведется от моделирования физико-химических процессов в клетке [6, 7]. Один из конкретных вариантов такой модели предложен в монографии [8]. Начнем с ее обобщения.

Содержание питательных веществ группы j в клетке вида i обозначим q_{ij} . Эту величину называют клеточной квотой. Содержание минеральных веществ в среде обозначается z_j , а органических соединений той же группы - s_j . Скорость роста отдельного вида определяется на основе принципа Либиха [9]: она ограничена скоростью роста наименее производительного минерального вещества. Это правило записано ниже формулой (5). Потребление питательных веществ микроорганизмами осуществляется с удельной скоростью $v_{ij}(z_j, q_{ij})$, а рост растительной биомассы происходит с удельной скоростью $\mu_{ij}(q_{ij})$ в зависимости от вектора $z = (z_j)_{j=1}^n$ содержания минеральных веществ во внешней среде и матрицы $q = (q_{ij})_{i,j=1}^{m,n}$

содержания питательных веществ в клетках растений.

Открытая модель динамики масс системы имеет вид [8]:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = (\mu_i(q_i) - D)y_i \\ \frac{dz_j}{dt} = D(z_{j0} - z_j) - \sum_{i=1}^m v_{ij}(z_j, q_{ij})y_i \\ \frac{dq_{ij}}{dt} = v_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} \end{cases}$$

для $i = 1, \dots, m; j = 1, \dots, n$. (3)

Под q_i понимается вектор $q_i = (q_{ij})_{j=1}^n$,

функция $\mu_i(q_i)$ вычисляется по формуле (5).

Модель (3) с указанной конкретизацией используется для анализа структуры фитопланктонных сообществ в северной части Черного моря [10].

Замкнутая модель при учете внутреннего состояния растительных организмов приобретает вид:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = \mu_i(q_i)y_i - e_i(y_i)y_i \\ \frac{dz_j}{dt} = r_j(s_j) - \sum_{i=1}^m v_{ij}(z_j, q_{ij})y_i \\ \frac{ds_j}{dt} = \sum_{i=1}^m e_i(y_i)q_{ij}y_i - r_j(s_j) \\ \frac{dq_{ij}}{dt} = v_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} \end{cases}$$

для $i = 1, \dots, m; j = 1, \dots, n$. (4)

Конкретизация функций модели может быть осуществлена на основе формулы М. Друпэ [6] для удельной скорости роста фитоорганизмов

$$\mu_{ij}(q) = \mu_{ij}^{(0)} \left(1 - \frac{q}{\bar{q}_{ij}}\right).$$

Через q_{ij} и \bar{q}_{ij}

обозначены нижние и верхние границы для внутриклеточных концентраций питательных веществ. Удельные скорости минерального питания в зависимости от содержания веществ во внешней среде определяются формулами

$v_s(z, q_{ij}) = \bar{v}_{ij}(q_{ij}) \frac{z_j}{k_{ij} + z_j}$ (зависимость Дж. Моно

[7]), где функция $\bar{v}_{ij}(q_{ij})$ имеет предложенный С.

Йоргенсеном [11] вид $\bar{v}_{ij}(q_{ij}) = v_{ij}^{(0)} \frac{\bar{q}_{ij} - q_{ij}}{\bar{q}_{ij} - \underline{q}_{ij}}$.

Функция $\mu_i(q_i)$ определяется по принципу «узкого места» Либиха формулой:

$$\mu_i(q_i) = \min_{j=1, \dots, n} \mu_{ij}(q_{ij}), \quad (5)$$

Как видно из приведенных формул, открытые модели согласуются с замкнутыми общими зависимостями, что позволяет провести сравнение свойств решений в этих моделях.

Результаты и обсуждение

Свойства решений

Для моделей (1) – (4) нами получены нижеследующие результаты о свойствах их решений. При этом предполагалось, что системы дифференциальных уравнений в моделях удовлетворяют условиям (*), выполняющимся при использовании моделей для описания биологических систем:

(*) все функции в уравнениях моделей (1) – (4) определены и непрерывно дифференцируемы на множествах неотрицательных значений своих аргументов; решение задачи Коши существует для $t \in [0, +\infty)$ при любых положительных начальных условиях.

Это предположение, как правило, выполняется в моделях динамики биомасс растительных микроорганизмов.

Теорема [14]. Пусть функции μ_i, e_i, γ в модели (2) строго возрастают на множествах неотрицательных значений своих аргументов.

Тогда модель (2) имеет непустое множество положительных равновесных локально устойчивых решений, определяемых системой

$$\begin{cases} z + \sum_{i=1}^m y_i + s = c \\ \mu_i(z) - e_i(y_i) = 0 \\ \sum_{i=1}^m e_i(y_i) y_i - r(s) = 0 \end{cases}, \quad (6)$$

координаты равновесий являются функциями положительного параметра C . Если начальное состояние системы близко к локально устойчивому равновесию и они имеют общее значение параметра C , то решение асимптотически притягивается к этому равновесию.

Замечание 1. Применение аналогичной процедуры исследования устойчивости к равновесиям в модели (1) дает достаточное условие в виде $\forall i \mu_i(z^*) \leq D$, где z^* - вектор равновесного содержания минеральных веществ в среде.

Замечание 2. Множество положительных равновесий в модели (2) континуально и представляет собой однопараметрическое многообразие. Равновесие, к которому асимптотически стремится решение, зависит от начальных условий. В модели же (1) множество неотрицательных равновесий конечно (за исключением случаев вырождения), каждое из них имеет свое множество начальных состояний, из которых решение асимптотически притягивается к данному равновесию.

Равновесия в проточной модели (3) устроены аналогично модели (1). Пусть функции μ_{ij}, V_{ij} определены на множествах неотрицательных значений своих аргументов. Пусть, кроме того, функции μ_{ij} строго возрастают по своим аргументам, а функции V_{ij} строго возрастают по z_j и строго убывают по q_{ij} .

Тогда модель (3) имеет, за исключением случаев вырождения, конечное число

изолированных устойчивых неотрицательных равновесий. Нами описаны ситуации невырожденности и вырождения на основе разработанного [15] алгоритма поиска равновесных решений в модели (3).

Для замкнутой модели (4) мы можем найти множество равновесий, а исследование устойчивости с помощью знак-устойчивости матрицы линеаризации дает результат в ряде частных случаев, которые мы здесь не будем рассматривать подробно. Хотя в расчетах применительно к реальным ситуациям всегда реализуется асимптотическая устойчивость.

Утверждение [14]. Пусть функции μ_i, e_i, r_i в модели (4) строго возрастают по своим аргументам, а функции v_{ij} строго возрастают по z_j и строго убывают по q_{ij} .

Тогда модель (4) имеет непустое множество положительных равновесных решений, определяемых системой

$$\begin{cases} z_j + \sum_{i=1}^m q_{ij} y_i + s_j = c_j \\ \mu_i(q_i) - e_i(y) = 0 \\ \sum_{i=1}^m e_i(y) q_{ij} y_i - r_j(s_j) = 0 \\ v_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} = 0 \end{cases}, \quad (10)$$

координаты равновесий являются функциями вектора положительных параметров $c = (c_1, \dots, c_n)$.

В работе систематизированы некоторые модели динамики численности сообществ водных микроорганизмов. Теоретическое исследование дало возможность изучить некоторые динамические свойства решений. В смысле приложений к водным экосистемам наиболее устойчивости (знак-устойчивости). В моделях с учетом внутриклеточного содержания питательных веществ это можно сделать при некоторых

продуктивной оказалась модель (4) для проточной системы. Мы стремились продемонстрировать ее эффективность в применении к фитопланктонным сообществам в водоемах. Демонстрировано типичное поведение решений, которое согласуется с природными наблюдениями и с теоретико-экспериментальными результатами [1, 4, 5, 11]. В то же время для модели типа (4) неизвестен результат о свойствах решений, устойчивости равновесий в общем случае. Открытым остается вопрос о существовании в модели периодических решений или аттракторов, отличных от точек равновесия [4, 5, 8]. С экологической точки зрения вопрос о доминирующих видах фитопланктона существенен для всей водной экосистемы, так как фитопланктон составляет кормовую основу водной экосистемы и определяет ее биопродуктивность. Этими же моделями можно исследовать проблему инвазий новых видов фитопланктона и структурных перестроек в сообществах [10].

В рамках многомодельного подхода к изучению природных биосистем [14, 15] предложены четыре варианта описания динамики биомасс фитопланктонного сообщества в водной экосистеме: рассмотрены замкнутые и открытые модели, модели с учетом внутреннего состояния организмов и без такового. Свойства решений в этих классах моделей существенно различаются. В замкнутых моделях имеется континуальное множество положительных равновесных решений, в открытых моделях для проточных систем присутствует конечное множество изолированных неотрицательных равновесных решений. В моделях без учета внутриклеточного содержания вещества удается доказать устойчивость равновесных решений, в том числе и с использованием признаков структурной ограниченности, хотя на основе вычислительных экспериментов остается представление о

справедливости свойств устойчивости и для этой группы моделей в целом.

Список литературы

1. *Йоргенсен С.Е.* Управление озерными системами. М.: Агропромиздат, 1985. 160 с.
2. *Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 301 с.
3. *Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Гагарин В.И., Дьяконов В.Ю., Лебедева Л.П., Незлин Н.П.* Оценка продуктивности, скорости обмена, трофодинамики, а также запасов планктонных организмов в разнопродуктивных районах океана на основании спутниковых и экспедиционных наблюдений // Информационный бюллетень РФФИ. 1997. Т.5, № 4. С. 278.
4. *Адамович В.В., Rogozin Д.Ю., Дегерменджи А.Г.* Поиск критерия регулирования в непрерывной культуре микроорганизмов // Микробиология. 2005. Т. 74, № 1. С. 5-16.
5. *Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.* Экологические генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 333 с.
6. *Droop M.R.* The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1974. V.54. P. 825-855.
7. *Monod J.* The growth of bacterial cultures // Ann. Rev. Microbiology. 1949. V. 111, N. 2. P. 371-394.
8. *Силкин В.А., Хайлов К.М.* Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука, 1988. 230 с.
9. *Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.* Физическое и математическое моделирование экосистем. С.-Петербург: Гидрометеониздат, 1992. 366 с.
10. *Паутова Л.А., А.С. Микаэлян, В.А. Силкин.* Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002 - 2005 гг. // Океанология. 2007. Т. 47, № 3. С. 408-417,
11. *Jurgensen S.E.* A eutrophication model for a lake // J. Ecol. Modelling. 1976. V. 2. P. 147-165.
12. *Гантмахер Ф.Р.* Теория матриц. М.: Наука, 1988. 576 с.
13. *Логофет Д.О., Ульянов Н.Б.* Необходимые и достаточные условия знак-устойчивости матриц // Доклады АН СССР. 1982. Т. 264, №3. С. 542 - 546.
14. *Абакумов А.И., Гиричева Е.Е.* Многомодельный подход к исследованию водных экосистем // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(7). С. 1399-1402.
15. *Абакумов А.И., Пак С.Я.* Динамика численности фитопланктона в зависимости от минерального питания (математические модели) // Информатика и системы управления. 2010. № 3 (25). С. 10-19.