

УДК 517.925:579

А.И. АБАКУМОВ¹, А.А. АДАМОВ², А.А. ИСМАИЛОВА²

¹ *Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*
e-mail: abakumov@iasp.dvo.ru

² *Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, Астана, Казахстан*
e-mail: adam1955@mail.ru, a.ismailova@mail.ru

Моделирование микробных сообществ растительных организмов

В рамках многомодельного подхода к изучению природных биосистем 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.

Ключевые слова: Математическое моделирование, фитопланктон, фитопланктонное сообщество, биосистема, питательные вещества

A.I. Abakumov, A.A. Adamov, A.A. Ismailova

Modeling of microbial communities of plant organisms

In the framework of multi-model approach to the study of natural biological systems offered four options describe the dynamics of phytoplankton biomass in the aquatic environment: Consider the closed and open models, taking into account the internal condition of the body and without it.

Key words: Mathematical modeling, phytoplankton, phytoplanktonic community, biosystem, nutrients

A.I. Abakumov, A.A. Adamov, A.A. Ismailova

Өсімдік ағзаларындағы микробтық топтануларын модельдеу

Табиғи биожүйелерді зерттеудің көпмодельділігі аясында су экожүйесінің фитопланктондық қауымдастылығының биомассалар динамикасын сипаттаудың төрт нұсқасы қарастырылады: ағзалардың ішкі жағдайын есепке алатын және алмайтын модельдер, ашық және тұйықталған модельдер қарастырылған.

Түйін сөздер: математикалық модельдеу, фитопланктон, фитопланктондық топтану, биожүйе, қоректік заттектер

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]. В докладе представлены группы моделей динамики биомасс сообществ микроорганизмов. Модели основаны на системах дифференциальных уравнений. Исследованы качественные свойства решений на структурном уровне.

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]:

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

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 различения 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:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = \mu_i(z)y_i - e_i(y_i)y_i \\ \frac{dz}{dt} = r(s) - \sum_{i=1}^m \mu_i(z)y_i \\ \frac{ds}{dt} = \sum_{i=1}^m e_i(y_i)y_i - r(s) \end{cases} \quad i = 1, \dots, m. \quad (2)$$

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 $\nu_{ij}(z_j, q_{ij})$, 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]:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = (\mu_i(q_i) - D)y_i \\ \frac{dz_j}{dt} = D(z_{j0} - z_j) - \sum_{i=1}^m \nu_{ij}(z_j, q_{ij})y_i & i = 1, \dots, m; j = 1, \dots, n. \\ \frac{dq_{ij}}{dt} = \nu_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} \end{cases} \quad (3)$$

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:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = \mu_i(q_i)y_i - e_i(y_i)y_i \\ \frac{dz_j}{dt} = r_j(s_j) - \sum_{i=1}^m \nu_{ij}(z_j, q_{ij})y_i \\ \frac{ds_j}{dt} = \sum_{i=1}^m e_i(y_i)q_{ij}y_i - r_j(s_j) \\ \frac{dq_{ij}}{dt} = \nu_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} \end{cases} \quad i = 1, \dots, m; j = 1, \dots, n. \quad (4)$$

Конкретизация функций модели может быть осуществлена на основе формулы М. Друпа [?] для удельной скорости роста фитоорганизмов $\mu_{ij}(q) = \mu_{ij}^{(0)}(1 - \frac{q_{ij}}{\bar{q}_{ij}})$. Через \underline{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 $\nu_{ij}(z_i, q_{ij}) = \bar{\nu}_{ij}(q_{ij})\frac{z_j}{k_{ij} + z_j}$ (зависимость Дж. Моно [7]), где функция $\bar{\nu}_{ij}(q_{ij})$ имеет предложенный С. Йоргенсенем [11] вид:

$$\bar{\nu}_{ij}(q_{ij}) = \nu_{ij}^{(0)} \frac{\bar{q}_{ij} - q_{ij}}{\bar{q}_{ij} - \underline{q}_{ij}}.$$

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.

Заключение

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 устойчивости (знак-устойчивости). В моделях с учетом внутриклеточного содержания питательных веществ это можно сделать при некоторых ограничениях, 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., Дзяконов 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: Гидрометеоиздат, 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] *Jorgensen 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.

REFERENCES

1. *Jorgensen S.E.* Upravlenie ozernymi sistemami. М.: Agropromizdat, 1985. 160 p.
2. *Riznichenko G.Ju., Rubin A.B.* Matematicheskie modeli biologicheskikh produkcionnyh processov. М.:Izd-vo MGU, 1993. 301 p.
3. *Shushkina Je.A., Vinogradov M.E., Gagarin V.I., D'jakonov V.Ju., Lebedeva L.P., Nezlin N.P.* Ocenka produktivnosti, skorosti obmena, trofodinamiki, a takzhe zapasov planktonnyh organizmov raznoproductivnyh rajonah okeana na osnovanii sputnikovyh i jekspedicionnyh nabljudenij // *Informacionnyj bjulleten' RFFI.* 1997. Т.5, № 4. P. 278.
4. *Adamovich V.V., Rogozin D.Ju., Degermendzhi A.G.* Poisk kriterija regulirovanija v neprerывnoj kul'ture mikroorganizmov // *Mikrobiologija.* 2005. Т. 74, № 1. P. 5-16.
5. *Abrosov N.S., Bogoljubov A.G.* Jekologicheskie geneticheskie zakonomernosti sosushhestvovaniya i kojevoljucii vidov. Novosibirsk: Nauka. sibirskoe otdelenie, 1988. 333 p.
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. *Silkin V.A., Hajlov K.M.* Biojelogicheskie mehanizmy upravlenija v akvakul'ture. L.: Nauka, 1988. 230 p.
9. *Alekseev V.V., Kryshev I.I., Sazykina T.G.* Fizicheskoe i matematicheskoe modelirovanie jekosistem. S.-Peterburg: Gidrometeoizdat, Сb 1992. 366 p.
10. *Pautova L.A., Mikajeljan A.S., Silkin V.A.* Struktura planktonnyh fitocenov shel'fovyyh vod severo-vostochnoj chasti Chernogo morja v period massovogo razvitija *Emiliana huxleyi* v 2002 - 2005 gg. // *Okeanologija* . 2007. T. 47, № 3. P. 408-417.
11. *Jorgensen S.E.* A eutrophication model for a lake // *J. Ecol. Modelling*. 1976. V. 2. P. 147-165.
12. *Gantmaher F.R.* Teorija matric. M: Nauka, 1988. 576 c.
13. *Logofet D.O., Ul'janov N.B.* Neobhodimye i dostatochnye uslovija znak-ustojchivosti matric// *Doklady AN SSSR*. 1982. T. 264, №3. P. 542 - 546.
14. *Abakumov A.I., Giricheva E.E.* Mnogomodel'nyj podhod k issledovaniju vodnyh jekosistem// *Izvestija Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2009. T. 11, № 1(7). P. 1399-1402.
15. *Abakumov A.I., Pak S.Ja.* Dinamika chislennosti fitoplanktona v zavisimosti ot mineral'nogo pitaniya (matematicheskie modeli) // *Informatika i sistemy upravlenija* . 2010. № 3 (25). P. 10-19.

Поступила в редакцию 28 апреля 2013 года