



УДК 519.8

© 2012 г. **А.И. Абакумов**, д-р физ.-мат. наук

(Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток;
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток),

С.Я. Пак, канд. техн. наук

(Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ В МИКРОБНОМ СООБЩЕСТВЕ. МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

В математической модели микробного сообщества предложен способ поиска устойчивых уравновешенных стационарных решений. Приведены вычислительные иллюстрации на примерах для фитопланктонных сообществ. Построен пример существования бесконечного множества стационарных решений.

Ключевые слова: математическая модель, дифференциальные уравнения, устойчивость, микробное сообщество, фитопланктон.

Введение

Моделирование микробных культур играет важную роль в модельных исследованиях биологических процессов [1]. Значительное место среди них занимают непрерывные культуры, т.е. модели хемостата [2]. Соответствующие зависимости и уравнения применяются и для природных сообществ [3]. Модели представляются системами нелинейных дифференциальных уравнений, в которых исследуются свойства решений [4]. Мы анализируем одну из таких моделей, основанную на концепции «клеточной квоты» М. Друпа [5], предложенную Тилманом [6] и далее развитую в ряде работ [7]. Эта модель применяется и к анализу фитопланктона в водоемах, с использованием лабораторных методов экспериментального определения параметров [8, 9]. Рассматриваются уравновешенные стационарные решения, далее называемые равновесиями. Исследуются существование и устойчивость таких решений. Оказывается, что эти решения достаточно подробно характеризуют фазовый портрет системы дифференциальных уравнений. Вычислительные эксперименты в примерах иллюстрируют свойства решений. Представлен пример континуального множества равновесий, дополняющий результаты работы [10].

Модель микробной культуры

При описании микробных культур применяются модели, берущие начало из описания хемостата [2]. Это модели проточных культур, когда в систему с неко-

торой скоростью попадают питательные вещества и содержимое выбывает из системы, зачастую с той же скоростью.

В моделях выделены биологические виды и типы питательных веществ. Культура представлен m видами, их концентрации в среде обозначены y_i для вида i . Питательные вещества являются минеральными, их типы различаются по определяющему химическому элементу (азот, фосфор, кремний и т.п.). Выделено n типов сходных минеральных веществ. В рассматриваемых моделях питательные вещества предполагаются невзаимозаменяемыми. Содержание веществ типа j в среде обозначается z_j , их содержание в клетке вида i обозначается через q_{ij} . Эту величину называют клеточной квотой. Потребление пищи микроорганизмами осуществляется с удельной скоростью $n_{ij}(z_j, q_{ij})$, а рост биомассы происходит с удельной скоростью $m_{ij}(q_{ij})$ при возможном ограничении, сформулированном как принцип «узкого места» Либиха [11]. Этот принцип считается дискуссионным [1, 4], но в ряде ситуаций он лучше других объясняет процессы роста биомассы вида.

Модель динамики масс компонентов системы приобретает форму:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = (\min_{j=1, \dots, n} m_{ij}(q_{ij}) - D) y_i, \\ \frac{dz_j}{dt} = D(z_j^{(0)} - z_j) - \sum_{i=1}^m v_{ij}(z_j, q_{ij}) y_i, \\ \frac{dq_{ij}}{dt} = v_{ij}(z_j, q_{ij}) - q_{ij} \cdot \min_{j=1, \dots, n} m_{ij}(q_{ij}) \end{cases} \quad (1)$$

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

Конкретизация функций модели (1) в приложениях осуществляется на основе формулы М. Друпа [5] для удельной скорости роста организмов:

$$m_{ij}(q_{ij}) = m_{ij}^{(0)} \left(1 - \frac{q_{ij}}{\bar{q}_{ij}}\right). \quad (2)$$

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 формулой [12]

$$n_{ij}(z_j, q_{ij}) = \bar{n}_{ij}(q_{ij}) \frac{z_j}{k_{ij} + z_j}, \quad (3)$$

где функция $\bar{n}_{ij}(q_{ij})$ имеет предложенный С. Йоргенсенем [13] вид:

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

Для исследования равновесий рассмотрим обобщение модели (1). Вместо конкретных формульных представлений функций модели потребуем от них вы-

полнения следующих свойств:

(*) функцию $m_{ij}(q_{ij})$ предполагаем строго возрастающей по q_{ij} , а функцию $n_{ij}(z_j, q_{ij})$ строго возрастающей по z_j и строго убывающей по q_{ij} ;

указанные функции предполагаются непрерывно дифференцируемыми в своих областях определения.

Далее будем изучать модель (1) при указанных выше условиях (*). В этом случае модель будем называть *общей*.

Свойства решений

Введем переменные $M_j = z_j + \sum_{i=1}^m q_{ij} y_i$. Содержательно эта переменная означает общее количество вещества типа j в исследуемой системе. Решения системы уравнений (1) глобально асимптотически устойчивы в пространстве векторов $M = (M_1, \dots, M_n)$.

Об этом свидетельствует следующее ниже утверждение.

Утверждение. В общей модели (1) общее количество вещества $M_j(t)$ каждого типа j обладает свойством:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} M_j(t) = z_j^{(0)}.$$

Доказательство. В силу системы (1) $M_j^* = Dz_j^{(0)} - DM_j$. Отсюда получаем решение вида $M_j(t) = z_j^{(0)} + (M_j(0) - z_j^{(0)})e^{-Dt}$. Это означает, что в равновесии M^* для всех j выполняются равенства $M_j^* = z_j^{(0)}$.

Из формулы (4) следует, что всякое решение обладает свойством $\lim_{t \rightarrow \infty} M_j(t) = z_j^{(0)}$.

Следствие. Все неотрицательные решения в модели (1) ограничены.

Проанализируем свойства равновесных решений. Если в равновесии $y_i^* > 0$, то $m_i(q_i) = D$ и можно определить однозначную функцию $\tilde{q}_{ij}(z_j)$ из условия $v_{ij}(z_j, q_{ij}) - D \cdot q_{ij} = 0$ при допустимых значениях z_j . Тогда можно образовать функцию $\tilde{m}_{ij}(z_j) = m_{ij}(\tilde{q}_{ij}(z_j))$.

Определим матрицу $\bar{Z} = (\bar{z}_{ij})_{i,j=1}^{m,n}$ из условия $\bar{z}_{ij} = \tilde{m}_{ij}^{-1}(D)$. Это означает, что $\bar{z}_{ij} \geq 0$ – кандидат в равновесные значения при $y_i^* > 0$.

Для равновесия (y^*, z^*) выполняются следующие свойства:

а) если $y_i^* > 0$, то $\forall j z_j^* \geq \bar{z}_{ij}, \exists j_0 z_{j_0}^* = \bar{z}_{ij_0}$. Такой вид i назовем *доминирующим*, а вещество j_0 – *лимитирующим*;

б) если $\exists j z_j^* < \bar{z}_{ij}$, то $y_i^* = 0$. Такой вид i назовем *элиминированным*;

в) если $\forall j z_j^* > \bar{z}_{ij}$, то $y_i^* = 0$. Такой вид i назовем *свободным*.

Поиск равновесных решений

При построении способа поиска равновесных решений опираемся на свойства а – в, используем матрицу \bar{Z} . Для каждого множества $I_*, I_* \subset I$ определяем отображение $j : I_* \rightarrow J$, удовлетворяющее для каждого $i \in I_*$ и для $j = j(i)$ условиям

$$\bar{z}_{ij} \in [0, z_j^{(0)}] \text{ и } \forall k \in I_* \bar{z}_{ij} \geq \bar{z}_{kj}. \quad (4)$$

Для $j = j(i)$ определяем равновесные значения $z_j^* = \bar{z}_{ij}$.

Решаем систему уравнений

$$\sum_{i \in I_k} \tilde{q}_{ij}(z_j) y_i = z_j^{(0)} - z_j \quad (5)$$

относительно переменных $y_i \geq 0, z_j \in [0, z_j^{(0)}]$ с условиями: $z_j = z_j^*$ для $j \in j(I_*)$ и $y_i = 0$ для $i \notin I_*$. Найденное решение проверяется на допустимость в функциях модели и на равновесность, то есть равенство нулю правых частей уравнений в системе (1). Условие

$$\forall i \exists j m_{ij}(q_{ij}) \leq D$$

является необходимым и достаточным для локальной асимптотической устойчивости найденного равновесного решения.

Замечание. Присутствие в модели функции $\min_{j=1, \dots, n} m_{ij}(q_{ij})$ усложняет как по-

иск равновесий, так и выяснение их устойчивости. При иных закономерностях воздействия совокупности пищевых ресурсов на рост организмов могут возникнуть иные функции роста [4]. В этом случае способ поиска устойчивых равновесий можно выполнить по аналогичной схеме.

Вычислительная иллюстрация

Модель (1) может быть применена и к природным системам. В водоеме в летний период фитопланктон обитает в верхней части столба воды, выше скачка температуры и плотности, называемого термоклином. Минеральные питательные вещества поступают снизу под влиянием процессов разной природы, с такой же скоростью содержимое верхней части водного столба в силу несжимаемости воды выбывает из наблюдаемой зоны. В этом случае можно использовать модель (1), усредняя все характеристики по пространству [8].

Для проведения вычислительного эксперимента построен пример сообщества из четырех видов фитопланктона с тремя типами минеральных веществ (биогенов). В расчетах по модели (1) используются функции (2), (3).

Следуя традиционным представлениям о водных экосистемах, концентрации фитопланктона и биогенов будем измерять в $г/м^3$, внутриклеточные концентрации питательного вещества в $\frac{г \text{ вещества}}{г \text{ сырой массы фитопланктона}}$, а время в сут-ках. Остальные показатели имеют соответствующие единицы измерения.

Минеральные вещества оцениваются по содержанию в них элементов: кремния (Si), азота (N) и фосфора (P). Соотношение этих веществ в количестве атомов в клетках планктона по Редфилду [3] постулируется как «стехиометрическое соотношение» 23:16:1. Если учесть атомные веса, то это соотношение становится примерно 22.5:7.5:1. Последняя пропорция в единицах массы принята за базовую при построении численной апробации вышеизложенного метода (4), (5). Вещества нумеруются в следующем порядке: азот, фосфор, кремний.

Из четырех видов первый привержен азоту, второй – фосфору, третий – кремнию, а у четвертого параметры соотносятся согласно пропорции Редфилда.

Всем видам предоставлены одинаковые потенциальные возможности роста: $m_{ij}^{(0)} = m^{(0)} = 2$. Максимальные концентрации \bar{q} кратны минимальным: $\bar{q} = 21\underline{q}$. В обозначениях табл. 1 индексы i, j у параметров функций (2), (3) опущены, а все исходные данные примера умножаются на 10^{-4} .

Таблица 1

Параметр	Вещество	1-й вид	2-й вид	3-й вид	4-й вид
k	N	7.0	8.0	8.0	7.5
	P	1.0	0.8	1.0	1.0
	Si	20.0	20.0	18.0	22.5
$\nu^{(0)}$	N	20.0	8.0	8.0	10.0
	P	8.0	20.0	10.0	10.0
	Si	10.0	10.0	20.0	10.0
\underline{q}	N	5.0	7.5	9.0	7.5
	P	1.0	0.7	1.0	1.0
	Si	24.0	20.0	18.0	22.5

В соответствии с описанной последовательностью вычислительных действий определено множество всех равновесий, возможных при приведенных исходных данных. Результаты работы алгоритма представлены в табл. 2 (равновесия в примере при $D = 0.1$).

Таблица 2

№ п/п	y_1	y_2	y_3	y_4	z_1	z_2	z_3
1	0.622E+00	0	0	0	0.451E-04	0.207E-05	0.678E-03
2	0	0.815E+00	0	0	0.905E-04	0.511E-06	0.535E-03
3	0	0	0.678E+00	0	0.108E-03	0.151E-05	0.311E-03
4	0	0.314E+00	0.247E+00	0	0.131E-03	0.107E-05	0.535E-03
5	0.292E-01	0.106E+00	0	0.508E+00	0.878E-04	0.134E-05	0.701E-03

Устойчивость найденных равновесий иллюстрируется поведением в некоторой их окрестности неравновесных решений (рис. 1), большинство из которых стягивается к одному из первых трех равновесий (табл. 2). На рис. 1 представлены решения в координатных проекциях, где значение начальных концентраций видов (не изображенных на графике) равно 0.1; скорость протока $D = 0.1$; начальные концентрации биогенных соединений: $N = 0.00075$, $P = 0.0001$, $Si = 0.00225$.

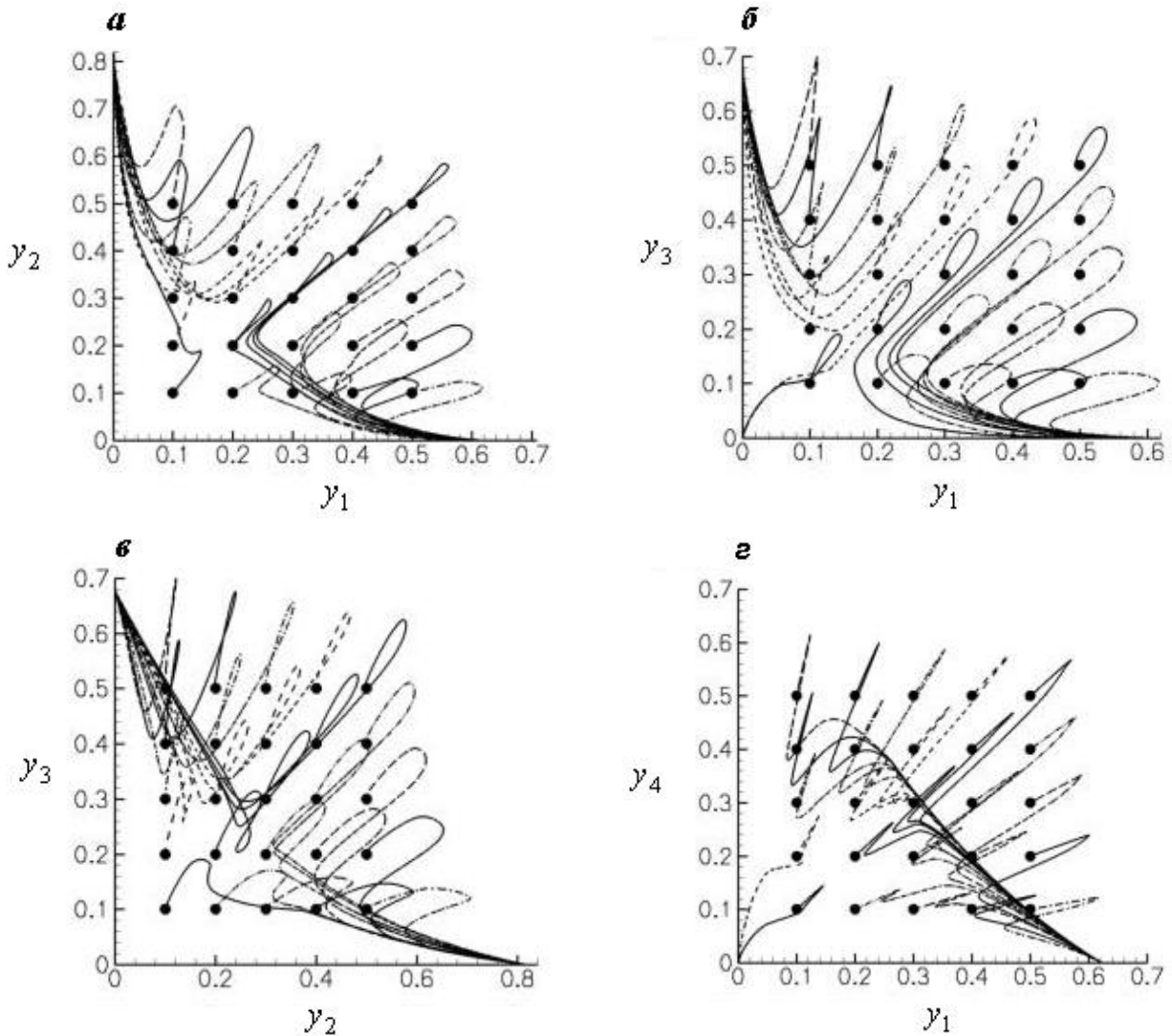


Рис. 1. Зависимость конечного равновесного состояния сообщества от выбора начальной концентрации биомасс фитопланктона.

Выбор начальной точки в пользу некоторого вида планктона влияет на сходимость функционирования системы к равновесному состоянию, в котором преобладает соответствующий вид. Например, на рис. 1а начальные комбинации фитопланктонных концентраций, в которых преимущество имеет первый вид, стягиваются к равновесному состоянию, где именно этот вид является доминирующим (порядковый номер состояния – 1 в табл. 2). При преобладании второго вида в исходном состоянии система приходит к равновесию с побеждающим вторым видом (номер состояния – 2 в табл. 2). Исключение составляет вид планктона, имеющий условный номер 4 (рис. 1г), превосходство которого в начальном состоянии, тем не менее, приводит систему к равновесному состоянию 1. Это обу-

словлено тем, что суммарная внутриклеточная концентрация биогенных соединений, необходимых для начала роста 4-го вида (суммарная минимальная клеточная квота), максимальна по отношению к остальным видам. В ситуации, когда все виды планктона обладают равными начальными биомассами, преимущество получает второй вид, поскольку привержен биогену, а именно фосфору, который находится в дефиците. Равновесия, в которых преобладают виды 2 и 3, отражены на рис. 1а, рис. 1б и рис. 1в. На рис. 1г динамика данных видов отсутствует, поэтому соответствующая начальная точка стягивается к нулю.

Аналогичная закономерность наблюдается в расчетах поведения модели при скорости входного потока $D = 0.01$ и уменьшении концентрации биогенов в нем в половину. Результаты работы алгоритма поиска всех возможных равновесных состояний при данном изменении параметров и зависимость их от начальных показателей функционирования системы отражены в табл. 3 и на рис. 2, где концентрации биогенов во входном потоке сокращены вдвое по сравнению с рис. 1.

Таблица 3

№ п/п	y_1	y_2	y_3	y_4	z_1	z_2	z_3
1	0.446E+00	0	0	0	0.303E-05	0.141E-06	0.494E-04
2	0	0.487E+00	0	0	0.761E-05	0.420E-07	0.455E-04
3	0	0	0.404E+00	0	0.915E-05	0.125E-06	0.255E-04
4	0	0	0	0.474E+00	0.589E-05	0.106E-06	0.521E-04
5	0.783E-01	0	0	0.338E+00	0.570E-05	0.126E-06	0.581E-04
6	0	0.136E+00	0.195E+00	0	0.113E-04	0.101E-06	0.410E-04
7	0	0.854E-01	0	0.307E+00	0.761E-05	0.101E-06	0.619E-04

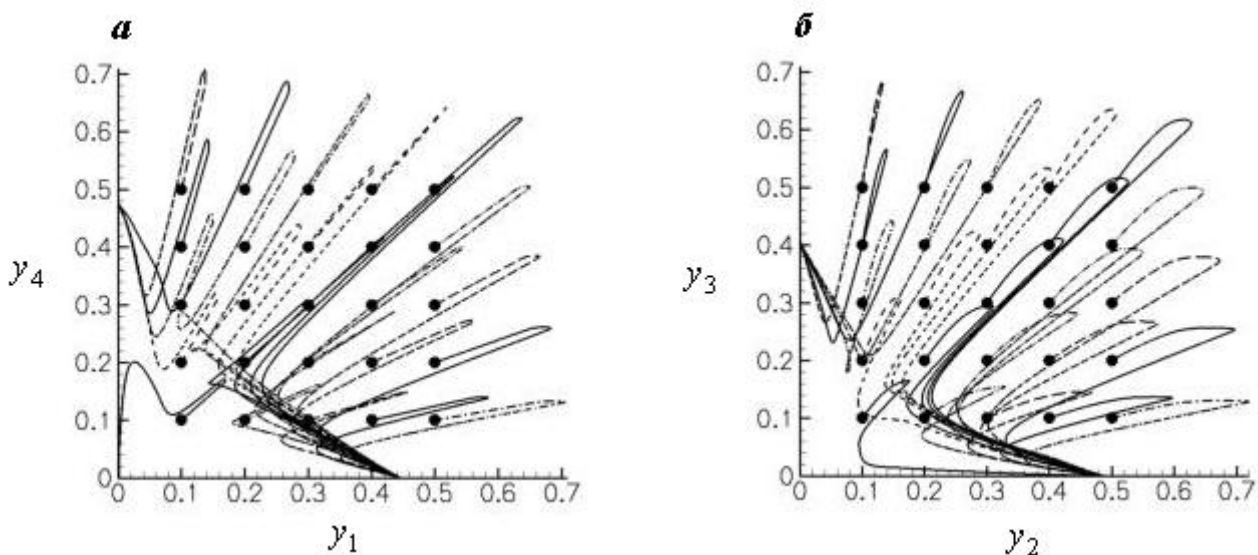


Рис. 2. Зависимость конечного равновесного состояния экосистемы от выбора начальной концентрации биомасс фитопланктона при значениях начальных концентраций видов (не изображенных на графике), равном 0.1; скорости протока – $D = 0.01$; начальных концентраций биогенных соединений – $N = 0.000375$, $P = 0.00005$, $Si = 0.001125$).

Характерно, что при уменьшении скорости протока ситуация с подавлением 4-го вида планктона нивелируется, поскольку из-за уменьшения скорости «вымывания» субстратного вещества из среды система успевает прийти к равновесию, в котором данный вид является преобладающим (равновесие номер 4 в табл.3). Это происходит прежде, чем его начинают подавлять виды, характеризующиеся меньшими минимальными клеточными квотами.

Антиинтуитивное поведение модели. Контрпример к алгоритму

Изложенный способ поиска возможных равновесий для класса моделей функционирования проточных систем типа (1) нельзя считать алгоритмом в строгом понимании. Это связано с тем, что предложенный метод подразумевает соблюдение принципа Гаузе [4], который, как известно, является экспериментальным результатом. В общем случае поведение модели (1) может приводить к его нарушению и появлению континуального множества равновесных решений.

Допустим существование системы, включающей два вида планктона и два вида питательных веществ. Соответствующие видовые характеристики представлены в табл. 4 (исходные данные контрпримера).

Таблица 4

Параметр	Вещество	1-й вид	2-й вид
$m^{(0)}$	1	0.2	0.200
	2	0.215	0.186
k	1	1.500	2.200
	2	1.500	2.200
$\nu^{(0)}$	1	0.105	0.053
	2	0.022	0.011
\underline{q}	1	0.200	0.100
	2	0.050	0.020

В обозначениях таблицы индексы i, j у параметров функций (2), (3) опущены.

Концентрации веществ во входном потоке положим равными 1,20 для первого вещества и 2,05 – для второго вещества. Максимальные концентрации \bar{q} кратны минимальным: $\bar{q} = 21\underline{q}$.

Модель (1) имеет бесконечное множество равновесий, для которых концентрации биогенных веществ в среде и внутри растительных клеток определены однозначно, а концентрации биомасс фитопланктона определяются уравнением:

$$2y_1 + y_2 = 1. \quad (6)$$

Если же применить описанный способ (4), (5) поиска равновесий к системе (1) с заданными в табл. 4 видовыми характеристиками и соответствующими пока-

зателями питательной среды, то определяются два равновесия с $y = (0.5; 0)$ и $y = (0; 1)$, при $z = (1; 2)$.

На рис. 3 представлена динамика обоих видов из различных исходных положений системы.

Предполагается, что в начальный момент времени внутриклеточные концентрации каждого вида равны соответствующим минимальным, скорость протока D при этом составляет 0.1. Точки 1 и 2 демонстрируют равновесия, найденные методом (4), (5), но они не являются единственно возможными равновесными состояниями. При этом точки 1, 2 найдены способом (4) – (5), а точки 3, 4, 5 проверены на устойчивость системой уравнений (1).

Из различных начальных состояний модели решение стремится к одной из точек непрерывного равновесия, представленного уравнением (6).

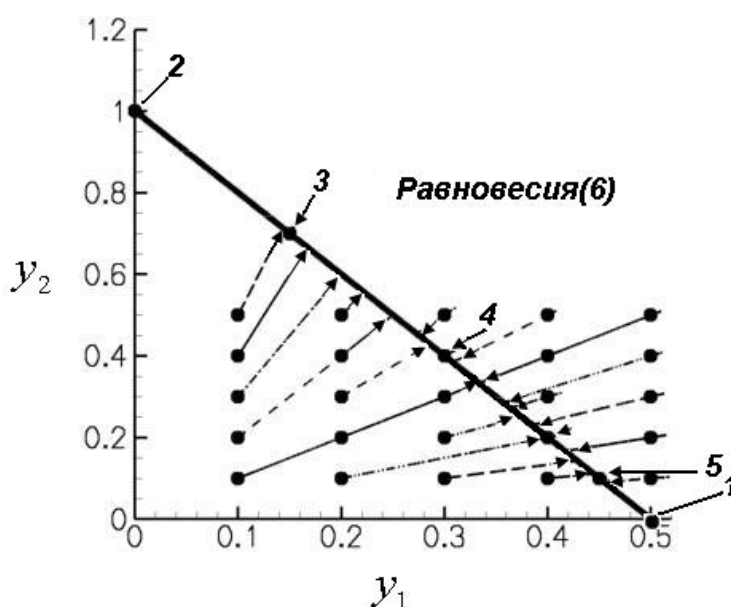


Рис. 3. Динамика биомасс двух видов фитопланктона, сходящаяся из различных начальных состояний к непрерывному равновесию.

Этот пример демонстрирует тот факт, что в данной модели может нарушаться принцип Гаузе [4]. Его можно трактовать по-разному, в том числе и так, что принцип выполняется в подавляющем большинстве природных ситуаций. Но модель указывает конструкцию, в которой он нарушается. Вопрос заключается в том, может ли эта конструкция быть реализована в природе или хотя бы в лабораторных условиях.

Заключение

Для модели непрерывной культуры построен способ поиска уравновешенных стационарных решений (равновесий). Найденные равновесия являются локально и асимптотически устойчивыми. Вся процедура иллюстрируется численными примерами применительно к фитопланктону в водоеме. Приведен пример бесконечного множества равновесий, нарушающий известный принцип Гаузе. Вероятно, это означает, что не все модельные ситуации реализуемы в природе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Математические модели биологических продукционных процессов. – М.: Изд-во МГУ, 1993.
2. Адамович В.В., Рогозин Д.Ю., Дегерменджи А.Г. Поиск критерия регулирования в непрерывной культуре микроорганизмов // Микробиология. – 2005. – Т. 74, № 1. – С. 5-16.
3. Йоргенсен С.Е. Управление озерными системами. – М.: Агропромиздат, 1985.
4. Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988.
5. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1974. – V.54. – P. 825-855.
6. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach // Ecology. – 1977. – V. 58. – P. 338-348.
7. Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988.
8. Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Mikaelyan A.S., Chasovnikov V.K., Lukashova T.A. Co-existence of non-native and the Black sea phytoplankton species. Invasion hypotheses discussion // Russian Journal of Biological Invasions. – 2011. – V. 2, N. 4. – P. 256-264.
9. 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.
10. Абакумов А.И. Устойчивость в моделях жизнедеятельности фитопланктона // Вестник НГУ (серия: информационные технологии). – 2012. – Т. 10, Вып. 1. – С. 24-32.
11. Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Проблемы кибернетики. – М.; 1966.
12. Monod J. The growth of bacterial cultures // Ann. Rev. Microbiology. – 1949. – V. 111, N. 2. – P. 371-394.
13. Jørgensen S.E. A eutrophication model for a lake // J. Ecol. Modelling. – 1976. – V. 2. – P. 147-165.

E-mail:

Абакумов Александр Иванович. – abakumov@iacp.dvo.ru;

Пак Светлана Яковлевна. – packsa@iacp.dvo.ru.



Интернет-конференция по проблемам теории и практики управления

На форуме <http://ubs.mtas.ru/forum/> обсуждаются научные публикации, связанные с применением математических моделей в управлении сложными (большими) системами. Для размещения новой публикации воспользуйтесь ссылкой "Подать статью" сверху. С помощью той же ссылки подаются статьи для публикации в сборнике "Управление большими системами". Все подаваемые в сборник статьи автоматически публикуются в этой Интернет-конференции, но можно подать статью в Конференции, не подавая ее в сборник. Появление статьи в Интернет-конференции не говорит о том, что она опубликована или будет опубликована в сборнике "Управление большими системами". Статьи в Интернет-конференции публикуются в первоначальной авторской редакции. Изменения, вносимые в статью редколлегией сборника в процессе ее рассмотрения, не отображаются автоматически в Интернет-конференции. Авторы статей могут внести соответствующие изменения вручную, разместив ответ на сообщение со своей статьей в Интернет-конференции.