

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ В МОДЕЛИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ МИКРООРГАНИЗМОВ

П. В. Фурсова, А. П. Левич

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Биологический
факультет, Москва*

В статье представлен обзор моделей фитопланктонных и микробных сообществ, основанных на аппарате дифференциального исчисления. Приведены наиболее часто применяемые зависимости скоростей роста организмов от условий среды. Описаны различные подходы к учету факторов, лимитирующих развитие сообществ. Представлены модели конкуренции микроорганизмов за ресурсы, а также связанных с ней процессов перестройки структуры сообществ и конкурентного исключения видов. Затронут вопрос об управлении ростом и урожаем микроводорослей.

Для описания экологических сообществ, в том числе сообществ микроорганизмов, привлекают методы из самых разных областей математического знания [34]. Самое широкое распространение получил подход, основывающийся на аппарате дифференциального исчисления. Дифференциальные уравнения позволяют описывать динамику численности (биомассы) каждой популяции, входящей в изучаемую систему.

В общем виде можно записать зависимость

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(t, x_1, x_2, \dots, x_w), \quad i = 1, \dots, w, \quad (1)$$

где w – число видов в сообществе, x_i – численности i -го вида, t – время. Если сделать предположения о стационарности среды и изолированности сообщества (т.е. исчезнувший вид не может возникнуть вновь, а это значит, что

$F_i(t, x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_w) = 0, \quad i = 1, \dots, w$), то уравнения (1) можно записать в виде [3]

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \tilde{F}_i(x_1, x_2, \dots, x_w), \quad i = 1, \dots, w.$$

Дальнейшее теоретическое исследование в большинстве случаев проводится для конкретного вида функций \tilde{F}_i .

МОДЕЛИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА: СКОРОСТЬ РОСТА ОРГАНИЗМОВ

Традиционный путь изучения сообществ микроорганизмов заключается в моделировании непрерывных культур. Общее уравнение, описывающее кинетику концентрации клеток в таком процессе, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = x(\mu - d),$$

где x – концентрация клеток в культиваторе, μ – функция, описывающая размножение популяции, d – скорость вымывания. Скорость размножения может зависеть от концентрации клеток, концентрации субстрата s , температуры, pH среды и прочих факторов [25, 26].

Как правило, скорость роста лимитируется концентрацией субстрата, что отражается зависимостью, предложенной Ж. Моно [58]:

$$\mu = \frac{\hat{\mu}s}{K_s + s},$$

где $\hat{\mu}$ – максимальная скорость роста организмов при данных условиях, K_s – видоспецифическая константа, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость роста культуры равна половине максимальной (константа полунасыщения).

При моделировании динамики фитопланктона важную роль играет учет влияния уровня освещенности на скорость роста. В книге С. Йоргенсена [14] описаны некоторые виды уравнений, применяемых в моделях. Зависимость между скоростью роста (скоростью первичного продуцирования) и освещенностью может быть описана уравнением Михаэлиса-Ментен

$$\mu = \frac{\hat{\mu}I}{K_I + I},$$

здесь I – освещенность, K_I – константа полунасыщения по освещенности.

При освещенности выше пороговой (IH), начиная с которой происходит угнетение фотосинтеза, можно записать следующую зависимость:

$$\mu = \frac{\hat{\mu}K_I}{K_I + I - IH}.$$

Значения всех констант ($\hat{\mu}$, K_I , IH) зависят от адаптации к освещенности и температуры. Зависимость K_I от температуры, как правило, линейна: $K_I = K_{I0} + a_m T$; a_m , K_{I0} – константы, K_{I0} – константа полунасыщения по освещенности в нулевой точке

температурной шкалы. Зависимость IH от температуры так же может быть выражена линейной функцией: $IH = IH_0 + a_H T$; IH_0 – пороговая освещенность в нулевой точке температурной шкалы, a_H – константа.

Как уже было сказано, скорость роста зависит от концентрации биогенных веществ. Для фитопланктона элементами, способными лимитировать рост, могут являться, например, азот, фосфор и углерод. Возможные способы отражения этого факта в работе С. Йоргенсена описаны следующим образом:

$$\mu = \hat{\mu} \frac{P}{K_P + P} \cdot \frac{N}{K_N + N} \cdot \frac{C}{K_C + C},$$

где P , N , C – концентрация растворенного фосфора, азота и углерода; K_P , K_N , K_C – соответствующие константы полунасыщения. Возможно также использование средней

величины лимитирующих факторов:
$$\mu = \hat{\mu} \frac{\frac{P}{K_P + P} + \frac{N}{K_N + N} + \frac{C}{K_C + C}}{3}.$$

В работах Н. С. Абросова с коллегами [1–3] была предложена следующая модель динамики экосистемы. Рассматривают организмы одного трофического уровня, которые существуют за счет совместного потребления ресурсов питания. Пусть $\varphi_{ij}(s^1, \dots, s^m)$ – скорость потребления единицей биомассы (особью) вида i ресурса j ; $\mu_i = \mu_i(s^1, \dots, s^m)$ – удельная скорость прироста биомассы (плотности) i -го вида; $s = (s^1, \dots, s^m)$ – вектор концентрации ресурсов в среде; d_i – удельная скорость элиминации организмов i -го вида; A^j – скорость поступления j -го субстрата извне на единицу объема экосистемы; D^j – удельная скорость удаления ресурса в открытой системе. Тогда динамика системы описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - d_i) x_i, & i = \overline{1, w}; \\ \dot{s}^j = A^j - D^j s^j - \sum_{i=1}^w \varphi_{ij}(s) x_i, & j = \overline{1, m}. \end{cases} \quad (2)$$

Модель, описывающая культивируемое в хемостате сообщество, является частным случаем модели (2) при условиях $d^i = D^j = D$, $s_0^j = A^j/D$, где D – скорость разведения культуры, s_0^j – концентрация j -го субстрата в поступающей в реактор питательной среде, и задается системой уравнений

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - D)x_i, & i = \overline{1, w}; \\ \dot{s}^j = D(s_0^j - s^j) - \sum_{i=1}^w \varphi_{ij}(s)x_i, & j = \overline{1, m}. \end{cases}$$

(Хемостат – непрерывный культиватор, в котором за счет саморегулирующих механизмов популяции поддерживается постоянная плотность популяции.)

В случае взаимозаменяемых ресурсов зависимость $\mu_i(s)$ описывается выражением

$$\mu_i(s^1, \dots, s^m) = \min \left(\hat{\mu}_i; \sum_{j=1}^m \frac{\hat{\mu}_i s^j}{K_{ij} + s^j} \right) \text{ или его линейной аппроксимацией}$$

$$\mu_i(s^1, \dots, s^m) = \min \left(\hat{\mu}_i; \sum_{j=1}^m \beta_{ij} s^j \right),$$

где β_{ij} – элементы матрицы приспособленности: $B = \begin{vmatrix} \beta_{11} & \beta_{1m} \\ \beta_{w1} & \beta_{wm} \end{vmatrix}$, здесь $\beta_{ij} = c_{ij} Y_{ij}$, где c_{ij} – удельная скорость потребления j -го субстрата i -м видом организма, а Y_{ij} – экономический коэффициент использования j -го вещества i -м видом [3].

Если ресурсы взаимозаменяемы, то

$$\mu_i(s) = \hat{\mu}_i \cdot \min \left(\frac{s^1}{K_{i1} + s^1}, \dots, \frac{s^m}{K_{im} + s^m} \right) \text{ или } \mu_i(s) = \min \left(\hat{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} s^m \right).$$

В приведенных выше формулах символ $\hat{\mu}_i$ обозначает максимально возможную удельную скорость роста организмов i -го вида; K_{ij} – константа полунасыщения роста i -го вида на j -м субстрате.

В моделях, использующих дифференциальные уравнения, возможен учет лимитирования роста световой энергией. В этом случае предлагается использовать следующую зависимость:

$$\mu_i = \min \left\{ \hat{\mu}_i; Y_i l_i \beta_i \eta_i(E) \left(1 - \exp \left\{ -d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\} \right) E / d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\}, i = 1, 2.$$

Здесь x_i – концентрация клеток i -го вида; μ_i – удельная скорость роста i -го вида; $\hat{\mu}_i$ – максимально возможная удельная скорость роста организмов i -го вида; β_i – процентное содержание хлорофилла в биомассе; l_i – коэффициент поглощения света i -м видом; $\eta_i(E)$ – КПД фотосинтеза i -го вида клеток; Y_i – величина, обратная калорийности биомассы i -го вида клеток; E – мощность ФАР (фотосинтетически активной радиации), падающей на поверхность культуры; d – толщина слоя культуры в кювете культиватора

(приведено выражение для удельной скорости μ_i в случае лимитирования совместного роста двух видов только энергией света) [3].

А. Я. Болсуновским [9] была предложена следующая математическая модель динамики компонентов сообщества из двух видов (спирulina и хлорелла), рост которых лимитируется интенсивностью света всей области ФАР

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i - D)x_i; \\ \mu_i = a_i \bar{E} (b_i + \bar{E}); \\ \bar{E} = E_0 \left(1 - \frac{\gamma_1 x_1 + \gamma_2 x_2}{2}\right); \\ D = \frac{\mu_1 \alpha_1 x_1 + \mu_2 \alpha_2 x_2}{c}; \\ \alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2 = c = const, \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

где x_i – концентрация клеточного хлорофилла; μ_i – удельные скорости роста; a_i, b_i – константы уравнения Михаэлиса-Ментен; \bar{E} – средняя освещенность для всего сообщества; E_0 – поверхностная освещенность; D – скорость протока.

Кроме того, в моделях возможно отразить эффекты метаболического воздействия, как, например, это было сделано Ю. А. Домбровским с соавторами [13]. Скорость роста фитопланктона i -го вида описывалась выражением

$$\mu_i = \frac{(1 - \eta_i) M_i s}{H_i + \alpha_{11} x_1 + \alpha_{12} x_2 + s},$$

где x_1, x_2, s – концентрации двух видов фитопланктона и минерального вещества, выраженные в единицах лимитирующего биогенного вещества; η_i – коэффициенты метаболизма; M_i – максимальная скорость фотосинтеза; H_i – параметр насыщения; α_{ij} – эмпирический коэффициент ингибирования i -го вида j -м.

Как уже указывалось выше, при моделировании динамики биомассы фитопланктона, чаще всего используют уравнение Моно [58], описывающее зависимость удельной скорости роста популяции μ от концентрации s лимитирующего рост субстрата

$$\mu = \hat{\mu} \frac{s}{K_s + s}, \quad (3)$$

где $\hat{\mu}$ – максимальная скорость роста; K_s – константа полунасыщения при лимитировании данным субстратом. (В общем случае $\hat{\mu}$ и K_s зависят от вида фитопланктона.) Теоретическое объяснение указанной зависимости обычно основывается на представлениях биохимической кинетики, связанных с концепцией “узкого места” метаболизма [4]. Живая клетка представляет собой строго сбалансированную систему ферментативных реакций, при этом общая скорость прироста биомассы μ предполагается пропорциональной скорости реакции, которая ограничена недостатком субстрата в среде. В простейшем случае зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата описывается формулой Михаэлиса-Ментен. Поскольку в формуле Михаэлиса-Ментен константы $\hat{\mu}$ и K_s есть функции от скоростей прямой и обратной ферментативной реакции, то постоянство $\hat{\mu}$ и K_s предполагает постоянство этих скоростей. Таким образом, в основе использования зависимости Моно лежит неявное предположение об инвариантности во времени соотношения элементов в клетке (так как только при постоянстве состава клетки могут оставаться постоянными скорости ферментативных реакций). Кроме того, при подходе, основанном на зависимости Моно, процессы поглощения питательных веществ и роста фитопланктона не различаются.

Существуют, однако, данные, что представление о постоянстве клеточного состава не является верным. Как показали эксперименты, содержание фосфора в одноклеточных водорослях одного вида может в зависимости от внешних условий различаться в 10–30 раз [16, 33], азота – до 5 раз [60], углерода до 12 раз [39]. Крайне вариабельно также соотношение элементов в клетках. Так С. Йоргенсен [51] для естественных озерных сообществ пресноводных микроводорослей приводит диапазон отклонений N:P от 4,1 до 291. Б. Н. Гутельмахер и Н. А. Петрова [48], непосредственными автордиографическими измерениями обнаружили в пресноводном озерном фитопланктоне изменчивость отношений запасов углерода к запасам фосфора в клетках от 3,3 до 500.

Поскольку предположения, лежащие в основе зависимости Моно, часто нарушаются, естественно ожидать, что в экспериментах возможны ситуации, которые принципиально не могут быть описаны моделью вида Моно. И такие ситуации действительно наблюдаются. Неоднократно описаны случаи, когда при почти полном отсутствии минеральных веществ в среде ($s = 0$ в уравнении Моно) фитопланктон, тем не менее, продуцирует новое вещество ($\mu \neq 0$) – явление, как пишет Маккарти, на уровне парадокса – “что-то из ничего” (something from nothing). Другим примером является так называемый феномен избыточного потребления, который известен уже давно [52] и красочно описан Э. Кензлером и Б. Кетчумом [53]. В их экспериментах с морской

диатомеей *Phaeodactylum tricornutum* в ситуации, когда клетки водоросли были помещены в новую среду, наблюдалось, что сначала практически весь фосфор был потреблен клетками из среды, и только потом клетки начали делиться.

Таким образом, процессы поглощения минеральных веществ из среды клетками фитопланктона и его рост – существенно независимые процессы. И, следовательно, модели, игнорирующие этот факт, не отразят, по крайней мере, три явления, наблюдаемые в природе [17]:

- 1) скорости роста фитопланктона и потребления питательных веществ могут быть различными и, в частности, скорость потребления может сильно превышать скорость роста;
- 2) высокая скорость роста может иметь место при очень низких концентрациях ресурсов в среде;
- 3) доля биогенного элемента (азота, фосфора) в клетках фитопланктона может сильно варьироваться на протяжении вегетационного периода.

Основными величинами при описании зависимости скорости роста от клеточных запасов биогенных элементов являются непосредственно содержание элемента в клетке q («клеточная квота»), а также его минимальное содержание в клетке q_{\min} , при котором скорость роста $\mu = 0$.

Развитие концепции клеточной квоты в исследованиях различных авторов описано в работе Л. А. Кучай [17]. Концепция клеточной квоты берет начало с работ М. Друпа, который предложил зависимость удельной скорости роста от содержания вещества в клетке в виде [42]

$$\mu = \hat{\mu} \frac{q - q_{\min}}{K + (q - q_{\min})}. \quad (4)$$

Формула (4) упрощается в связи с предположением, подтвержденным экспериментально Г. Ри [59], что константа полунасыщения и минимальное клеточное содержание соответствующего биогена равны, и принимает вид

$$\mu = \hat{\mu} \frac{q - q_{\min}}{q}.$$

Дж. Фухсом [44] в эксперименте на двух видах диатомовых продемонстрирована связь скорости роста водорослей с клеточной концентрацией фосфора в виде

$$\mu = \hat{\mu} \frac{z}{z + 1} \left(1 - 2^{-\frac{q - q_{\min}}{q_{\min}}} \right) \frac{c}{c + \frac{z}{z + 1}}. \quad (\text{Обозначения те же, что и в формулах (3), (4).})$$

В. Бьерман [36] в модели внутригодовой сукцессии фитопланктона (четыре группы водорослей, три биогенных элемента – азот, фосфор, кремний) выражал зависимость

роста от клеточного фосфора формулой $\mu = \hat{\mu} \left[1 - e^{-k \left(\frac{q}{q_{\min}} - 1 \right)} \right]$, от клеточного азота – формулой Друпа (4), а от клеточного кремния – формулой Моно (3).

Кроме минимального содержания элемента q_{\min} в клетке, важной характеристикой вида является величина q_{\max} – максимальное значение элемента питания, которое может накопиться в клетке. Можно привести несколько примеров использования величины q_{\max} в формулах для скорости роста клеток [17]. С. Сьеберг [60] в модели весеннего цветения

диатомовых на Балтике применял зависимость $\mu = \hat{\mu} \frac{q - q_{\min}}{q_{\max} - q_{\min}} \cdot \frac{q_{\max}}{q}$.

А. Дота [40] в модели поликультуры пресноводных водорослей использовал выражение $\mu = \hat{\mu} \frac{q - q_{\min}}{q_{\max} - q_{\min}}$.

На непостоянство стехиометрических соотношений углерода, азота и фосфора в составе фитопланктона указывал С. Йоргенсен [14]. Он отмечал, что, как показали лабораторные опыты, развитие фитопланктона происходит в два этапа: на первом идет поглощение биогенных веществ, а на втором – клеточное деление, регулируемое внутриклеточной концентрацией ресурсов. С. Йоргенсен [51] использует следующую систему уравнений

$$\begin{aligned} \text{M} \\ \text{П} \mu &= \hat{\mu} f(T) f(q^P) f(q^N) f(q^C); \\ \text{П} f(q^P) &= \frac{q^P - q_{\min}^P x}{q^P}; \\ \text{П} f(q^N) &= \frac{q^N - q_{\min}^N x}{q^N}; \\ \text{П} f(q^C) &= \frac{q^C - q_{\min}^C x}{q^C}; \\ \text{?} \\ \text{?} v^C &= f(I) \hat{v}^C \frac{q_{\max}^C x - q^C}{q_{\max}^C x - q_{\min}^C x} x \frac{C}{K_C + C}; \\ \text{?} \\ \text{?} v^P &= \hat{v}^P \frac{q_{\max}^P x - q^P}{q_{\max}^P x - q_{\min}^P x} x \frac{P}{K_P + P}; \\ \text{?} \\ \text{?} v^N &= \hat{v}^N \frac{q_{\max}^N x - q^N}{q_{\max}^N x - q_{\min}^N x} x \frac{N}{K_N + N}, \\ \text{O} \end{aligned}$$

где q^P, q^N, q^C – внутриклеточные концентрации биогенных элементов (соответственно, фосфора, азота и углерода), выраженные в мг на 1 л воды; $q_{\min}^P, q_{\min}^N, q_{\min}^C, q_{\max}^P, q_{\max}^N, q_{\max}^C$ – минимальные и максимальные значения содержания трех биогенных веществ в составе фитопланктона; x – концентрация фитопланктона; v^C, v^P, v^N – скорости поглощения углерода, фосфора, азота; $\hat{v}^C, \hat{v}^P, \hat{v}^N$ – соответствующие максимальные скорости поглощения; C, P, N – концентрации биогенных элементов в окружающей среде; $f(I), f(T)$ – функции, характеризующие зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности и температуры.

Существуют некоторые данные, которые позволяют сравнить результаты моделирования с использованием концепции клеточной квоты и без ее использования. Л. А. Кучай [17] специально сравнивала модели, описывающие кругооборот биогенных ресурсов (азота или азота и фосфора) в замкнутой системе, включающей одну группу фитопланктона, питательные элементы и детрит. При использовании клеточной квоты удельная скорость роста задавалась формулой Друпа, при этом в случае двух ресурсов использовался принцип минимума Либиха. Оказалось, что модели с использованием клеточной квоты дают большее число возможных сценариев развития фитопланктона и позволяют описывать ситуации, реально встречающиеся в природе, например, ситуацию нарастания биомассы фитопланктона в условиях почти нулевой концентрации биогенного элемента в среде или ситуацию резкого скачка отношения N:P в среде в момент кульминации цветения.

В настоящее время среди исследователей установилось мнение, что модель Моно адекватна при описании устойчивого роста водорослей в стационарных условиях, подобных хемостату, а для описания процесса роста при изменяющихся внешних условиях, например, при моделировании внутригодовой сукцессии фитопланктона, необходима более сложная модель, выбранная в соответствии с предположением зависимости скорости роста от клеточных концентраций ресурсов. Одной из ситуаций, где при моделировании необходимо привлечение концепции клеточной квоты, является накопительное культивирование.

КОНЦЕПЦИЯ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Существование и успех любого организма или любой группы организмов зависит от комплекса определенных условий. Любое условие, приближающееся к пределу

толерантности или превышающее его, называется лимитирующим условием, или лимитирующим фактором [22]. Исследование влияния разнообразных факторов на рост растений позволило Ю. Либиху сделать вывод о том, что «рост растений зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве» [56]. Впоследствии этот результат получил название «принципа минимума Либиха». Дальнейшие исследования показали, что для успешного применения этого принципа необходимо учитывать взаимодействие факторов (например, высокая концентрация, доступность или воздействие не лимитирующего фактора может изменить скорость потребления элемента питания, содержащегося в минимальном количестве), а также ограничение, согласно которому, закон Либиха строго применим только в условиях стационарного состояния, т.е. когда приток и отток энергии и вещества сбалансированы [22].

При практическом использовании принципа Либиха важнейшим моментом является выявление лимитирующего элемента питания. Сам Ю. Либих определял лимитирующий ресурс по соотношению между запасами веществ в организме и в окружающей среде [4].

Использование в математических моделях зависимости скорости роста популяции как функции одного элемента питания $\mu(s)$ допустимо только для систем с установившимся характером лимитирования. Однако, смена факторов лимитирования встречается повсеместно и представляет как теоретический, так и практический интерес. Существует несколько различных подходов к теоретическому описанию механизма смены факторов, лимитирующих рост популяции. Наиболее распространенными являются модели, в которых предполагается, что в любой момент времени рост контролируется только одним элементом питания. Среди таких моделей можно выделить два варианта определения момента смены лимитирования [4].

В первом варианте лимитирующим считается элемент питания, дающий наименьшую скорость роста популяции. Например, для модели Моно смена лимитирующего элемента питания с s^1 на s^2 записывается следующим образом

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1}, \text{ если } \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1} < \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2},$$

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2}, \text{ если } \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1} \geq \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2},$$

причем смена лимитирования может происходить только при неравенстве максимальных скоростей роста: $\hat{\mu}_1 \neq \hat{\mu}_2$.

Во втором варианте лимитирующим является элемент питания, для которого отношение «концентрация в среде/концентрация в организме» оказывается наименьшим

среди подобных отношений для других незаменимых компонентов питания. Смена лимитирования в этом варианте записывается следующим образом

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_1 s^1}{K_1 + s^1}, \text{ если } \frac{s^1}{\alpha^1} < \frac{s^2}{\alpha^2},$$

$$\mu = \frac{\hat{\mu}_2 s^2}{K_2 + s^2}, \text{ если } \frac{s^1}{\alpha^1} > \frac{s^2}{\alpha^2},$$

где α^1 и α^2 – удельное содержание первого и второго элементов в организмах популяции соответственно.

Для обеих моделей на плоскости $\{s_0^1, s_0^2\}$ (s_0^j – концентрация j -го питательного вещества на входе системы) выделяют три области стационарных состояний с определенными типами лимитирования в зависимости от запасов биогенных элементов s_0^1 и s_0^2 : область вымирания популяции; область, где в стационарном состоянии рост популяции лимитирует элемент s^1 , и область лимитирования элементом s^2 . Однако форма границ областей в моделях заметно различаются [4]. Экспериментальная проверка реалистичности двух механизмов смены лимитирования (лимитирование культуры микроводоросли *Chlorella sp.* фосфатами и нитратами) показала [5], что более корректно механизм жесткой смены лимитирования описывает вторая модель, которая совпадает с представлениями Либиха.

Применение различных способов формализации закона минимума Либиха.

Лимитирующим считается элемент питания, дающий наименьшую скорость роста популяции. Этот подход к определению момента переключения лимитирующего фактора применялся в модели конкуренции двух видов организмов за два взаимозаменяемых ресурса в режиме хемостатного культивирования [3]. Динамика биомасс видов x_1 , x_2 и питательных веществ s^1 , s^2 , описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1 - D) x_1; \\ \dot{x}_2 = (\mu_2 - D) x_2; \\ \dot{s}^1 = D(s_0^1 - s^1) - \mu_1 x_1 / Y_{11} - \mu_2 x_2 / Y_{21}; \\ \dot{s}^2 = D(s_0^2 - s^2) - \mu_1 x_1 / Y_{12} - \mu_2 x_2 / Y_{22}, \end{cases}$$

где x_i – концентрация биомассы i -го вида; D – скорость протока в хемостате;

$\mu_1 = \min\{\hat{\mu}_1, \beta_{11}s^1, \beta_{12}s^2\}$, $\mu_2 = \min\{\hat{\mu}_2, \beta_{21}s^1, \beta_{22}s^2\}$ – удельная скорость роста организмов;

s_0^j – концентрация j -го вещества в поступающей в реактор питательной среде; s^j –

концентрация элементов питания в реакторе; Y_{ij} – экономический коэффициент использования j -го вещества организмами i -го вида; β_{ij} – коэффициент приспособленности i -го вида к j -му ресурсу. В уравнениях используется кусочно-линейная аппроксимация формулы Моно.

Исследование стационарных состояний системы дало следующие результаты. Если оба вида потребляют преимущественно один и тот же ресурс, то в системе становится доминирующим один вид, тот, у которого максимален коэффициент β по лимитирующему ресурсу. Если же виды потребляют преимущественно разные ресурсы, то результат конкурентной борьбы зависит от значений s_0^j – концентраций вещества j в поступающей в реактор среде. Пусть, для определенности $\beta_{11} > \beta_{21}$, $\beta_{12} < \beta_{22}$. Тогда в стационарном состоянии скорости роста популяций определяется формулами $\mu_1 = \beta_{12}s_2$; $\mu_2 = \beta_{21}s_1$. Отсюда следует, что на плоскости $\{s_0^1, s_0^2\}$ можно выделить область

вымывания обоих видов $\begin{cases} s_0^1 < D/\beta_{21}; \\ s_0^2 < D/\beta_{12} \end{cases}$ (для значений концентраций s_0^j из этой области

$\dot{x}_i < 0$). Для остальных значений концентраций вещества s_0^j возможны три варианта устойчивого равновесия: сосуществование обоих видов, доминирование первого вида, доминирование второго вида (рис. 1). Границы области сосуществования задаются

$$\text{прямыми } s_0^2 = \frac{Y_{11}}{Y_{12}} \left(s_0^1 - \frac{D}{\beta_{21}} \right) + \frac{D}{\beta_{12}} \text{ и } s_0^2 = \frac{Y_{21}}{Y_{22}} \left(s_0^1 - \frac{D}{\beta_{21}} \right) + \frac{D}{\beta_{12}}.$$

Лимитирующим является элемент питания, для которого отношение “концентрация в среде/концентрация в организме” – наименьшее по сравнению с другими незаменимыми компонентами питания. Этот механизм лимитирования применяли в модели конкуренции между микроводорослями в замкнутой системе [4, 6]. Предполагали, что элементный химический состав организмов фиксирован; каждый вид потребляет биогенные вещества в пропорциях, соответствующих соотношению элементов в клетках водоросли. Динамика биомасс в случае конкуренции двух видов за два незаменимых ресурса s^1 и s^2 описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -d_1 x_1 + x_1 F_1(s^1, s^2); \\ \dot{x}_2 = -d_2 x_2 + x_2 F_2(s^1, s^2); \\ F_1(s^1, s^2) = \frac{\widehat{\mu}_1^1 s^1}{K_{11} + s^1} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^2/\alpha_1^2 - s^1/\alpha_1^1)}{2} + \frac{\widehat{\mu}_1^2 s^2}{K_{12} + s^2} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^1/\alpha_1^1 - s^2/\alpha_1^2)}{2}; \\ F_2(s^1, s^2) = \frac{\widehat{\mu}_2^1 s^1}{K_{21} + s^1} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^2/\alpha_2^2 - s^1/\alpha_2^1)}{2} + \frac{\widehat{\mu}_2^2 s^2}{K_{22} + s^2} \cdot \frac{1 + \text{sign}(s^1/\alpha_2^1 - s^2/\alpha_2^2)}{2}; \\ \alpha_1^1 x_1 + \alpha_2^1 x_2 + s^1 = L^1; \\ \alpha_1^2 x_1 + \alpha_2^2 x_2 + s^2 = L^2, \end{cases}$$

где x_i – плотность биомассы i -го вида; α_k^i – содержание k -го элемента в клетках i -го вида; d_i – коэффициенты естественной смертности; $\widehat{\mu}_i^j$ – максимальные скорости прироста биомассы вида i при лимитировании веществом j ; K_{ij} – константы полунасыщения вида i при лимитировании веществом j ; L^j – общие запасы первого и второго элементов питания в системе. Функция $\text{sign}(x)$ принимает значение, равное 1 при $x > 0$, равное -1 при $x < 0$ и равное 0 при $x = 0$.

Области устойчивости зависят от L^j , $x_1(0)$, $x_2(0)$. Пусть $\alpha_1^1/\alpha_1^2 > \alpha_2^1/\alpha_2^2$. В зависимости от того, какой ресурс является лимитирующим, положительный квадрат плоскости общих запасов биогенов $\{L^1, L^2\}$ разбивается на три сектора (рис. 2). В первом – лимитирующим является вещество s^1 , в третьем – вещество s^2 , во втором – возможны четыре комбинации: популяции лимитируются разными или одинаковыми биогенами. Границы секторов задаются осями координат и лучами α_1^1/α_1^2 , α_2^1/α_2^2 . В зависимости от величин минимальных концентраций θ_i^j, θ_j^i , $i, j = 1, 2$ ресурсов s^1 и s^2 в среде, необходимых для существования соответственно видов x_1 и x_2 сектора I и III разбиваются прямыми $L^1 = \min(\theta_1^1, \theta_2^1)$ и $L^2 = \min(\theta_1^2, \theta_2^2)$ на зону доминирования популяции, наиболее непрехотливой по отношению к биогену s^1 и s^2 , соответственно, (рис. 3 а, б, в, г)

$$(\theta_1^1 = \frac{d_1 K_{11}}{\gamma_{11} - d_1}, \theta_2^1 = \frac{d_2 K_{21}}{\gamma_{21} - d_2}, \theta_1^2 = \frac{d_1 K_{12}}{\gamma_{12} - d_1}, \theta_2^2 = \frac{d_2 K_{22}}{\gamma_{22} - d_2}).$$

Далее следует изучение сектора II. Случай, когда вид x_1 лимитируется ресурсом s^2 , а вид x_2 – ресурсом s^1 , не обладает устойчивым состоянием равновесия. Вариант динамики, когда оба вида ограничены веществом s^2 , имеет одно стационарное состояние – доминирование популяции вида x_2 . На плоскости (L^1, L^2) эта ситуация реализуется в

секторе с вершиной в точке $(\frac{\alpha_1^1}{\alpha_2^2}\theta_2^2; \theta_2^2)$, у которого нижний луч совпадает с нижней границей сектора II, а верхний луч – параллелен верхней границе. Состояние устойчиво, если $\theta_2^2 < \theta_1^2$ (рис. 4).

Если оба вида лимитируются биогеном s^1 , равновесным является доминирование вида x_1 . Область доминирования изображается сектором с вершиной в точке $(\theta_1^1; \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^1}\theta_1^1)$, верхним лучем, совпадающим с верхней границей сектора II, нижним – параллельным нижней границе. Состояние устойчиво, если $\theta_1^1 < \theta_2^1$ (рис. 5).

При лимитировании популяции вида x_1 биогеном s^2 , а популяции вида x_2 – биогеном s^1 конкуренция может иметь четыре исхода: вымирание обоих видов, сосуществование, доминирование одного или другого. Состояние вымирания устойчиво при $L^1 < \theta_1^1$, $L^2 < \theta_2^2$.

Область доминирования вида x_2 пуста, если точка $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ принадлежит сектору I, и имеет вид полосы, примыкающей к верхнему лучу среднего сектора, в остальных случаях. Исход устойчив, если верны неравенства

$$\begin{cases} L^2 > \theta_2^2; \\ L^2 > \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^1}L^1 + \theta_2^2 - \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^1}\theta_1^1; \\ L^2 > \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^1}\left(L^1 - \frac{\alpha_1^1}{\alpha_2^2}\theta_2^2\right) + \theta_2^2. \end{cases}$$

Область доминирования вида x_1 пуста, если точка $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ лежит в III секторе, и ограничена полосой, примыкающей к нижней границе среднего сектора, в других случаях. Условия положительности и устойчивости

$$\begin{cases} L^1 > \theta_1^1; \\ L^2 < \frac{\alpha_1^2}{\alpha_1^1}L^1 + \theta_2^2 - \frac{\alpha_1^2}{\alpha_1^1}\theta_1^1; \\ L^2 < \frac{\alpha_1^2}{\alpha_1^1}(L^1 - \theta_1^1) + \frac{\alpha_2^2}{\alpha_1^1}\theta_1^1. \end{cases}$$

Ситуация сосуществования видов возможна только, когда точка $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ лежит в секторе II. На плоскости $\{L^1, L^2\}$ область значений L^1 и L^2 , при которых виды могут сосуществовать, задается сектором с вершиной в точке $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ и сторонами, параллельными сторонам сектора II (рис. 6).

Таким образом, можно выделить 12 различных способов заполнения плоскости биогенов (три варианта принадлежности точки $(\theta_1^1; \theta_2^2)$ одному из секторов, каждый из которых делится на четыре по положению значений θ_1^1, θ_2^1 на оси L^1 и θ_1^2, θ_2^2 на оси L^2). Причем, кроме случаев, когда области доминирования прилегают друг к другу, существуют варианты наложений различных исходов (в этой ситуации результат зависит от начального значения биомасс), а также разрывы, внутри которых происходят колебания.

Индикатор лимитирующего ресурса. Модель динамики фитопланктона, включающая в себя закон минимума Либиха, была проанализирована в работе С. Леговича и А. Крузадо [54]. Результатом исследования стал индикатор для определения лимитирующего ресурса. Модель описывается системой из $2n + 1$ линейных дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{ds^j}{dt} = D(s_0^j - s^j) - v^j x, & j = 1, \dots, m; \\ \frac{dps^j}{dt} = v^j x - Dps^j, & j = 1, \dots, m; \\ \frac{dx}{dt} = (g - D) x, \end{cases}$$

где $v^j = \frac{\hat{v}^j s^j}{K_{s^j} + s^j}$ (зависимость Михаэлиса-Ментена-Моно скорости поглощения v^j от концентрации элемента питания s^j), $g = \xi \left[1 - \max_j (\tilde{q}^j / q^j) \right]$, $q^j = ps^j / x$; m – количество ресурсов, s^j – концентрация j -го ресурса в среде, ps^j – концентрация j -го ресурса в фитопланктоне, x – плотность клеток, D – скорость промывания реактора, s_0^j – концентрация i -го ресурса во входящем потоке, \hat{v}^j и K_{s^j} – максимальная скорость поглощения и константа полунасыщения фитопланктона при потреблении j -го ресурса,

ξ – максимальная скорость деления, \tilde{q}^j – квота j -го ресурса в живых, но неделимыхся клетках (все параметры – положительные константы).

Считается, что потребление ресурсов независимо друг от друга, клетки фитопланктона содержат, по крайней мере, m различных типов «мест для хранения питательного вещества».

Система уравнений определяет следующие состояния равновесия: тривиальное $s^{j*} = 0, ps^{j*} = 0, x^* = 0, j = 1, \dots, m$, которое не существует в данной модели; состояние $s^{j*} = s_0^{j*}, ps^{j*} = 0, x^* = 0$ – существует, но не устойчиво при определенных значениях параметра; нетривиальное состояние равновесия определяется из условия

$$\frac{ds^j}{dt} = \frac{dps^j}{dt} = \frac{dx}{dt} = 0, \quad j = 1, \dots, m \text{ и } s^{j*} > 0, ps^{j*} > 0, x^* > 0, \quad q^{j*} > \tilde{q}^j. \text{ Данные условия}$$

порождают систему уравнений для нахождения состояния равновесия

$$\begin{cases} D(s_0^j - s^{j*}) = v_i^* x^*; \\ v_i^* x^* = Dps^{j*}; \\ \xi \left[1 - \max_j (\tilde{q}^j / q^{j*}) \right] = D. \end{cases}$$

Предполагая, что $\max_j \left(\frac{\tilde{q}^j}{q^{j*}} \right) = \frac{\tilde{q}^r}{q^{r*}}$, вычисляются величины s^{r*}, ps^{r*}, x^* , а затем – величины $s^{j*}, ps^{j*}, j \neq r$.

Однако, в таком решении нет пути, по которому можно определить, какой ресурс является лимитирующим. При проведении эксперимента этот вопрос легко решается, а для аналитического решения авторы предлагают следующий метод: найти все потенциальные состояния равновесия, предполагая каждый ресурс лимитирующим, а затем выбрать тот, для которого значение плотности клеток в стационарном состоянии x^* – минимальное, причем, если рост фитопланктона ограничивают несколько ресурсов, то стационарные плотности x^* для этих веществ будут иметь одинаковые, наименьшие по сравнению с не лимитирующими, значения.

Предложенный метод позволяет ввести индикатор, для определения лимитирующего ресурса

$$I_r = \min_j I_j, \quad \text{где } I_j = s_0^j / \tilde{q}^j - K_{s^j} / \left[\hat{v}^j (1/D - 1/\mu) - \tilde{q}^j \right].$$

Развитие концепции лимитирующих факторов. В реальной системе скорость первичной ассимиляции на всех этапах продукционного цикла может контролироваться периодически сменяющимися элементами, лимитирующими фотосинтез, а также находиться под влиянием совокупного действия факторов. Для преодоления связанных с этим трудностей Ю. А. Домбровский с коллегами [13] предлагает следующее развитие концепции лимитирования. Во-первых, проводится распространение понятия лимитирования на первичную продукцию или ассимиляцию: для оценки лимитирующего элемента s^{j_0} (в предположении независимого действия биогенов) используется выражение

$$A = \min_{1 \leq j \leq m} \{ b^j c^j s^j \}, \quad j_0 = \arg \min_{1 \leq j \leq m} \{ b^j c^j s^j \},$$

(функция \arg принимает значение того индекса, при котором реализуется минимум выражения) здесь A – годовая ассимиляция в единицах органического углерода; b^j – весовое отношение, в котором углерод соединяется с другими биогенными элементами в ходе реакции фотосинтеза; c^j – скорость первичного круговорота при лимитировании j -м элементом; s^j – количество j -го вещества, участвующего в первичном круговороте.

Во-вторых, предлагается отказаться от гипотезы независимого действия факторов и включить закон Митчерлиха наряду с законом минимума и пределами толерантности в единую концептуальную схему лимитирования. Пусть элементарный поток вещества p_j описывается общим выражением $p_j = f(s^1, \dots, s^m)$. Лимитирующий фактор j_0 определяется из условия

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \left| \frac{\partial f}{\partial s^j} \right| s^j \right\} \quad (5)$$

(функция \arg принимает значение того индекса, при котором реализуется максимум выражения) которое означает, что лимитирующий фактор вызывает наибольшее изменение потока p_j на единицу своего относительного изменения.

Применение критерия (5) к годовой первичной ассимиляции, играющей роль интегральной функции отклика всей водной экосистемы, дает критерий выбора лимитирующего элемента для модели первичного круговорота

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \left| \frac{\partial A}{\partial s^j} \right| s^j \right\}.$$

МОДЕЛИРОВАНИЕ КОНКУРЕНЦИИ ЗА РЕСУРСЫ

Одним из факторов, влияющих на формирование структуры экологических сообществ, является конкуренция. Конкуренция в самом широком смысле – это взаимодействие организмов, стремящихся получить один и тот же ресурс.

Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, пищи или биогенных элементов, света, зависимости от хищников и т.д. Межвидовая конкуренция может привести либо к установлению равновесия между двумя видами, либо к замене популяции одного вида на популяцию другого, либо к тому, что один вид вытеснит другой в иное место или же заставит его перейти на использование иной пищи. При конкуренции близкородственных или сходных в иных отношениях видов наблюдается тенденция к их экологическому разделению (близкородственные, ведущие сходный образ жизни и обладающие сходной морфологией организмы, обитают в разных местах или используют разные ресурсы или разное время активности при занятии одного местообитания). Эта тенденция получила известность как принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе) [23].

Совместное потребление ресурсов питания организмами одного трофического уровня. Случай конкуренции за взаимозаменяемые ресурсы характерен для автотрофного трофического уровня, составленного, например, одноклеточными водорослями. В работе Н. С. Абросова с коллегами [3] подробно исследована модель динамики концентрации клеток

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - D) x_i, & i = \overline{1, w}; \\ \dot{s}^j = D(s_0^j - s^j) - \sum_{i=1}^w \frac{\mu_i}{Y_{ij}} x_i, & j = \overline{1, m}; \\ \mu_i = \min [\hat{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} \cdot s^m]. \end{cases} \quad (6)$$

(Обозначения те же, что в формулах, употребленных выше в тексте)

Стационарное состояние системы (6) определяется уравнениями

$$\begin{cases} \min (\hat{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} \cdot s^m) = D, & i = \overline{1, w}; \\ D(s_0^j - s^j) - \sum_{i=1}^w \frac{\min (\hat{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s^1; \dots; \beta_{im} \cdot s^m)}{Y_{ij}} x_i = 0, & j = \overline{1, m}. \end{cases}$$

Исследование модели в случае конкуренции двух видов за два ресурса позволяет [1] построить разбиение пространства начальных концентраций питательных веществ $\{s_0^1, s_0^2\}$ на области, в которых реализуются различные режимы лимитирования и исходы конкуренции (рис. 7). В области I реализуется преимущество первого вида при

лимитировании обоих конкурентов субстратом s^1 ; в области I_a побеждает первый вид при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго – субстратом s^1 ; в области II конкуренцию выигрывает второй вид при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^2 ; в области II_a выигрывает второй вид при лимитировании второго вида субстратом s^1 , а первого вида – субстратом s^2 . В области III реализуется устойчивое сосуществование конкурентов при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго вида – субстратом s^1 . Область IV, границей которой является ломаная линия MNAPQ, – область нулевой биомассы сообщества. Коэффициенты угла наклона прямых, являющихся границами областей, есть $\frac{Y_{11}}{Y_{12}}$ и $\frac{Y_{21}}{Y_{22}}$. Величины s_i^{j*} на рис. 7 есть концентрации j -го субстрата, при которых скорость роста i -го вида равна скорости его элиминации ($\mu_i = D$).

Необходимо отметить, что при описании сообщества из w видов, потребляющих m ресурсов, авторы исходили из следующей формулировки принципа конкурентного исключения: «для равновесного сосуществования совокупности конкурирующих видов, не взаимодействующих друг с другом помимо потребления общих субстратов и не поедаемых хищниками, необходимо, чтобы число различных ресурсов было не меньше числа конкурентов» [1]. В соответствии с этим принципом в стационарной экосистеме не может быть более m видов. Пусть матрица приспособленностей имеет вид

$$B_{w \times m} = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \dots & \dots & \beta_{1m} \\ \vdots & \dots & \dots & \vdots \\ \beta_{m1} & \dots & \dots & \beta_{mm} \\ \vdots & \dots & \dots & \vdots \\ \beta_{w1} & \dots & \dots & \beta_{wm} \end{pmatrix}.$$

Тогда для сосуществования, например, первых m видов, которым соответствует квадратная матрица $B_{m \times m}^*$, должно выполняться условие

$$\min \left\{ \frac{\beta_{k1}}{\beta_{11}}, \dots, \frac{\beta_{km}}{\beta_{mm}} \right\} < 1, \quad m < k \leq w. \quad \text{Или} \quad - \quad \text{любая строка матрицы сообщества}$$

вытесненных видов должна иметь хотя бы один элемент, меньший минимального элемента соответствующего столбца матрицы приспособленности сообщества видов, выигравших конкуренцию [1]. Как отмечается в той же работе, практически все теоретические результаты получили качественное и количественное подтверждение для сообщества микроводорослей.

Эффекты влияния световой энергии. Кроме рассмотренных ситуаций лимитирования роста организмов питательными веществами, микроводоросли часто развиваются в условиях, когда их рост лимитируется световой энергией. Подробно были рассмотрены случаи лимитирования роста двух видов только световой энергией и лимитирования световой энергией и некоторым веществом [3]. Для ситуации, когда все питательные вещества для двух видов, растущих в условиях хемостата, находятся в избытке, уравнения, описывающие динамику роста, имеют вид

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1 - D) x_1; \\ \dot{x}_2 = (\mu_2 - D) x_2; \\ \mu_1 = \min \left\{ \hat{\mu}_1; Y_1 l_1 \beta_1 \eta_1(E) \left(1 - \exp \left\{ -d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\} \right) E / d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\}; \\ \mu_2 = \min \left\{ \hat{\mu}_2; Y_2 l_2 \beta_2 \eta_2(E) \left(1 - \exp \left\{ -d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\} \right) E / d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\}, \end{cases} \quad x_i$$

концентрация клеток i -го вида; μ_i – удельная скорость роста i -го вида; D – скорость протока в хемостате; $\hat{\mu}_i$ – максимально возможная удельная скорость роста организмов i -го вида; β_i – процентное содержание хлорофилла в биомассе i -го вида; l_i – коэффициент поглощения света i -м видом; $\eta_i(E)$ – КПД фотосинтеза i -го вида клеток; Y_i – величина, обратная калорийности биомассы i -го вида клеток; E – мощность ФАР (фотосинтетически активной радиации), падающей на поверхность культуры; d – толщина слоя культуры в кювете культиватора.

Анализ системы показывает, что в культиваторе произойдет закрепление одного вида с максимальным коэффициентом приспособленности к световой энергии ($\beta_{iE} = Y_i l_i \beta_i \eta_i(E)$ – коэффициент приспособленности i -го вида к световой энергии).

При возможном лимитировании роста двух видов световой энергией E и некоторым веществом s , модель имеет вид

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1 - D) x_1; \\ \dot{x}_2 = (\mu_2 - D) x_2; \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \frac{\mu_1 x_1}{Y_{1s}} - \frac{\mu_2 x_2}{Y_{2s}}; \\ \mu_1 = \min \left\{ \hat{\mu}_1; \beta_{1E} E \left(1 - \exp \left\{ -d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\} \right) / d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2); \beta_{1s} \cdot s \right\}; \\ \mu_2 = \min \left\{ \hat{\mu}_2; \beta_{2E} E \left(1 - \exp \left\{ -d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2) \right\} \right) / d (l_1 \beta_1 x_1 + l_2 \beta_2 x_2); \beta_{2s} \cdot s \right\}, \end{cases}$$

где s – концентрация ресурса в культуральной среде; s_0 – концентрация вещества в поступающей питательной среде; β_{is} – коэффициент приспособленности i -го вида к веществу s ; Y_{is} – экономический коэффициент использования вещества s i -м видом; остальные обозначения те же, что и в предыдущей формуле.

Исследование данной системы позволяет построить разбиение пространства $\{s_0, E\}$ на области, в которых имеют место различные исходы конкуренции. Это разбиение зависит от вида функции $\eta_i(E)$. Результаты исследования этой модели аналогичны вышеприведенным результатам модели конкуренции двух видов за два ресурса, что позволяет описывать сообщество общей матрицей приспособленности, считая световую энергию одним из ресурсов.

Влияние интенсивности света на сосуществование видов микроводорослей исследовалось и другими авторами. В частности, А. Я. Болсуновским [9] была предложена следующая математическая модель динамики компонентов сообщества из двух видов (спирулина и хлорелла), рост которых лимитировался интенсивностью света всей области ФАР (фотосинтетически активной радиации)

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i - D)x_i; \\ \mu_i = a_i \bar{E}(b_i + \bar{E}); \\ \bar{E} = E_0 \left(1 - \frac{\gamma_1 x_1 + \gamma_2 x_2}{2}\right); \\ D_{np} = \frac{\mu_1 \alpha_1 x_1 + \mu_2 \alpha_2 x_2}{c}; \\ \alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2 = c = const, \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

где x_i – концентрация клеточного хлорофилла; μ_i – удельные скорости роста; a_i, b_i – константы уравнения Михаэлиса-Ментен; \bar{E} – средняя освещенность для всего сообщества; E_0 – поверхностная освещенность.

В работе было построено разбиение пространства $\{c, E_0\}$ на области с различными исходами конкуренции (рис. 8).

В работе так же были исследованы модели: 1) два вида – лимитирование интенсивностью света отдельных спектральных областей; 2) три вида – лимитирование роста интенсивностью света отдельных спектральных областей ФАР; 3) два вида – ингибирование роста интенсивностью света всей области ФАР; 4) два вида – ингибирование роста одного вида и лимитирование роста другого вида интенсивностью света всей области ФАР; 5) два вида – лимитирование роста интенсивностью света всей

области ФАР и наличие взаимодействия между видами через рассеянный световой поток. Для всех рассмотренных моделей теоретические расчеты получили подтверждение в экспериментах.

Перестройки структуры фитопланктонного сообщества. Изучение структуры фитопланктонного сообщества, состоящего из двух групп микроводорослей, лимитируемых одним биогенным элементом, предлагается в работе Ю. А. Домбровского с соавторами [13]. В качестве задачи ставится выявление условий, при которых могут происходить определенные структурные перестройки сообщества в результате увеличения лимитирующего ресурса. Отличительной чертой модели является учет регуляторного механизма меж- и внутривидовой конкуренции. Кинетика первичного круговорота описывается системой

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \frac{(1-\eta_1) M_1 x_1 s}{H_1 + \alpha_{11} x_1 + \alpha_{12} x_2 + s} - d_1 x_1; \\ \dot{x}_2 = \frac{(1-\eta_2) M_2 x_2 s}{H_2 + \alpha_{21} x_1 + \alpha_{22} x_2 + s} - d_2 x_2; \\ \dot{s} = - \sum_{i=1,2} \frac{(1-\eta_i) M_i x_i s}{H_i + \alpha_{i1} x_1 + \alpha_{i2} x_2} + k(Q - s - x_1 - x_2), \end{cases} \quad (7)$$

где x_1, x_2, s – концентрации двух видов фитопланктона и минерального вещества, выраженные в единицах лимитирующего биогенного вещества; η_1, η_2 – коэффициенты метаболизма; d_1, d_2 – относительные скорости отмирания водорослей; k – скорость минерализации органического вещества; M_i – максимальная скорость фотосинтеза; H_i – параметр насыщения; α_{ij} – эмпирический коэффициент ингибирования i -го вида j -м; Q – запас биогенного вещества, участвующего в круговороте.

Предполагается, что все коэффициенты положительны и выполняется необходимое условие живучести $(1-\eta_i) M_i - d_i > 0, \quad i = 1, 2$.

Изучение вопроса об эволюции фитопланктонного сообщества при изменении ресурса биогенного элемента, участвующего в круговороте, дает три варианта зависимости стационарных концентраций двух сосуществующих видов фитопланктона от запаса ресурса (условие устойчивого сосуществования двух видов считается выполненным):

- 1) первый вид с самого начала захватывает лидерство и удерживает его в системе независимо от количества питательного вещества (рис. 9а);

2) с ростом величины Q ситуация становится более благоприятной для второго вида, происходит смена доминирования (рис. 9б);

3) первый вид, лучше приспособленный к минеральному субстрату, может полностью быть вытесненным более агрессивным, но нуждающимся в значительных количествах биогенных соединений вторым видом (рис. 9в).

Математически и графически эти исходы выражаются следующим образом (для

определенности считается, что $\frac{H_2}{\gamma_2} > \frac{H_1}{\gamma_1}$, где $\gamma_i = \frac{(1-\eta_i)M_i}{d_i} - 1$, $i = 1, 2$).

$$\text{I.} \quad \Delta x_1 = r_1 Q - |l_1|, \quad \Delta x_2 = r_2 Q - |l_2|,$$

$$\text{II.} \quad \Delta x_1 = r_1 Q + l_1, \quad \Delta x_2 = r_2 Q - |l_2|,$$

$$\text{III.} \quad \Delta x_1 = -|r_1|Q + l_1, \quad \Delta x_2 = r_2 Q - |l_2|.$$

В формулах приняты обозначения

$$\beta_i = \frac{d_i}{(1-\eta_i)k}, \quad i = 1, 2,$$

$$r_1 = \gamma_1 \alpha_{22} - \gamma_2 \alpha_{12},$$

$$l_1 = H_2 [\alpha_{12} + \gamma_1 (1 + \beta_2)] - H_1 [\alpha_{22} + \gamma_2 (1 + \beta_2)],$$

$$r_2 = \gamma_2 \alpha_{11} - \gamma_1 \alpha_{21},$$

$$l_2 = H_1 [\alpha_{21} + \gamma_2 (1 + \beta_1)] - H_2 [\alpha_{11} + \gamma_1 (1 + \beta_1)].$$

Случаи I и II принципиально не отличаются. При $r_1 > r_2$ имеет место ситуация, изображенная на рис. 9а); ситуация $r_1 < r_2$ представлена на рис. 9б); и случай III при $r_1 < 0$ продемонстрирован на рис. 9в).

На основе качественного изучения системы (7) авторами были сделаны выводы:

1) «существование регуляторного механизма меж- и внутривидовой конкуренции, учтенного в модели (7), обеспечивает достаточное разнообразие структурных перестроек, сопутствующих процессам эвтрофирования»;

2) «возможный путь сукцессии фитопланктонного сообщества определяется не только экологическими особенностями отдельных видов, но и интенсивностью протекания совокупности деструкционных процессов в ходе круговорота органического вещества, характеризуемой параметром k ».

Видовой состав и сезонная сукцессия фитопланктона изучали в работе А. Доты [41] на примере сообщества, состоящего из восьми видов водорослей. Клетки культуры,

находящиеся в фазе экспоненциального роста, засеивали в среду и наблюдали за их развитием при различных комбинациях температуры и освещенности. Полученные в экспериментах данные позволили разработать модель, в которой учитываются данные о пищевых ресурсах, температуре, освещенности, самозатенении, уровне ассимиляции и внутриклеточном накоплении питательных веществ.

Для описания изменений в популяции используют максимальные значения параметров роста $\hat{\mu}$, зависящие от коэффициентов торможения развития культур в случае неоптимальных условий – температуры (T), освещенность (I) и наличия элементов питания (N, P, Si)

$$\mu = \hat{\mu} * \text{Red}I * \text{Red}T * \text{Red}N * \text{Red}P * \text{Red}Si .$$

Здесь $\text{Red } i$ – обозначает степень замедления роста под влиянием переменной i , а символ «*» означает комбинирование различных лимитирующих факторов, которое не обязательно осуществляется путем перемножения.

Наличие параметра освещения позволяет в неявной форме учитывать уровень метаболизма углерода (фотосинтез, дыхание).

Для выражения оптимального уровня роста, зависящего от освещенности, применяют уравнение Стила

$$\mu(I, T) = \hat{\mu}(T) * a * \exp(a * I), \quad a = \frac{1}{I_{opt}(T)} .$$

Ослабление освещенности (I_i) в результате самозатенения рассчитывают, исходя из закона Бера-Ламберта

$$I = I_i * \exp(k * D_{opt}),$$

где k – константа, определяемая геометрическими параметрами изучаемой культуры, D_{opt} – сумма относительных оптических плотностей, создаваемых клетками каждого вида водорослей.

Снижение скорости роста при обеднении среды описывают выражением

$$\mu = \hat{\mu}(I, T) * \frac{q^j - q_{min}^j}{q_{max}^j - q_{min}^j},$$

где q^j, q_{min}^j и q_{max}^j – внутриклеточное содержание питательного элемента j в момент времени t , минимальное и максимальное количество этого вещества, при котором рост прекращается, соответственно.

Скорость ассимиляции питательных веществ зависит от концентрации в среде s^j элемента j и от внутриклеточных запасов

$$v^j = \widehat{v}^j \left[\frac{s^j}{s^j + K_j} \right] * \left[\frac{q_{\max}^j - q^j}{q_{\max}^j - q_{\min}^j} \right],$$

$$ds^j = -v^j * x, \quad dq^j = v^j - \mu * q^j,$$

где v^j – скорость ассимиляции питательных веществ; \widehat{v}^j – максимальная скорость ассимиляции; K_j – константа полунасыщения j -м питательным веществом; x – число клеток; μ – скорость роста; остальные обозначения те же, что и в предыдущей формуле.

Количество хлорофилла в единичной клетке (q^{ch}) связано с внутриклеточными запасами питания элемента j соотношением

$$q^{ch} = q_{\min}^{ch,j} + (q^j - q_{\min}^j) * \frac{q_{\max}^{ch,j}}{q^j + K_{ch,j}},$$

где $q_{\min}^{ch,j}$, $q_{\max}^{ch,j}$ – минимальное и максимальное количества хлорофилла, при которых рост останавливается, в случае недостаточности пищевого элемента j ; q^j , q_{\min}^j – внутриклеточное содержание питательного элемента j в момент времени t и минимальное количество этого вещества в клетке; $K_{ch,j}$ – константы, рассчитываемые для каждого элемента.

Согласно результатам исследования, содержание хлорофилла (q^{ch}) в зависимости от запасов азота (q^N) или фосфора (q^P), описываются законом типа

$$q^{ch} = \min_{j=N,P} \left\{ q_{\min}^{ch,j} + (q^j - q_{\min}^j) * \frac{q_{\max}^{ch,j}}{q^j + K_{ch,j}} \right\}.$$

Проверяли пригодность модели для долгосрочного прогнозирования. В результате сравнения данных, полученных в экспериментах и предсказанных моделью, было обнаружено хорошее совпадение при описании следующих явлений: быстрое поглощение питательных веществ; поглощение света и запасание питательных веществ; дифференциальный рост относительного уровня ассимиляции; торможение роста в результате самозатемнения; снижение содержания хлорофилла в случаях крайнего ограничения в питании; сукцессия видов без учета ауто- и итероантогонизма.

Применение математических моделей с использованием дифференциальных уравнений возможно для описания такого явления как «цветение» воды. На основе уравнений Вольтерра С. В. Крестиным и Г. С. Розенбергом [15] было предложено объяснение механизма этого явления. Рассматривали три группы популяций («обычные», синезеленые водоросли и зоопланктон), взаимодействие которых описывается системой

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha_1 x_1 P - \tau_{12} x_1 x_2; \\ \dot{x}_2 = \alpha_2 x_2 P - \tau_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z; \\ \dot{z} = \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M; \\ \dot{P} = \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P; \\ \dot{M} = \xi_M - \sigma_2 z M, \end{cases}$$

где x_1, x_2 – концентрации «обычных» и синезеленых водорослей; z – концентрация зоопланктона; α_1 и α_2 – коэффициенты экспоненциального роста водорослей, прямо пропорциональные концентрации фосфора P ; α_3 – коэффициент экспоненциального вымирания зоопланктона, причем количество погибшего зоопланктона, кроме естественной смертности, прямо пропорционально концентрации зоопланктона и концентрации тяжелых металлов M ; τ_{12} и τ_{21} – коэффициенты межвидовой конкуренции; γ – коэффициент переработки биомассы синезеленых водорослей в биомассу зоопланктона; ξ_P и ξ_M – постоянное количество поступающего в воду фосфора и тяжелых металлов в единицу времени; $\beta_1, \beta_2, \sigma_1$ и σ_2 – коэффициенты пропорциональности скоростей изменения биогенов и тяжелых металлов.

Предполагалось, что $\alpha_2 = \begin{cases} 0, & T < T_0; \\ \alpha_0, & T \geq T_0. \end{cases}$ Температура определяется в каждой точке водоема

по уравнению линейной регрессии. Авторами работы были исследованы стационарные решения данной системы, построены графики зависимостей $x_2(t), z(t), M(t)$ при двух наборах коэффициентов. Описан возможный механизм возникновения пиков на графиках с точки зрения взаимодействия синезеленых водорослей и зоопланктона. Предложенная авторами модель может служить основой для более детальной имитационной модели эвтрофирования равнинного водохранилища.

Конкурентное исключение или устойчивое сосуществование? Начиная с пионерских работ Г. Ф. Гаузе [10, 45] и Г. Хатчинсона [50] биологи и вслед за ними создатели математических моделей обсуждают проблему «Сколько видов может существовать на общих ресурсах?».

Принцип конкурентного исключения ведет свое начало с работы В. Вольтерра [65]. В ней исследовалась система обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих конкуренцию двух видов за один ресурс

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(-d_1 + c_1 s); \\ \dot{x}_2 = x_2(-d_2 + c_2 s); \\ \dot{s} = s_0(1 - b_1 x_1 - b_2 x_2), \end{cases} \quad (8)$$

где x_i – плотности вида i ; s – количество ресурса; d_i – показатели смертности видов в отсутствии ресурса; s_0 – начальное количество ресурса; положительные константы c_i и b_i , $i = 1, 2$ характеризуют эффективность использования ресурса. Кроме того, предполагается выполненным условие $-d_i + c_i s_0 > 0$, $i = 1, 2$, которое показывает, что при низких плотностях видов они растут за счет использования ресурса. После подстановки выражения для s в первые два уравнения системы (8) последняя принимает вид

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(\varepsilon_1 - \hat{c}_1(b_1 x_1 + b_2 x_2)); \\ \dot{x}_2 = x_2(\varepsilon_2 - \hat{c}_2(b_1 x_1 + b_2 x_2)), \end{cases} \quad (9)$$

где $\varepsilon_i = -d_i + c_i s_0$, $\hat{c}_i = c_i s_0$, $i = 1, 2$.

В. Вольтерра показал, что независимо от начальных величин x_1^0 и x_2^0 при $t \rightarrow \infty$ выигрывает вид с наибольшим значением $\varepsilon_i / \hat{c}_i$, а численность другого вида стремится к нулевой величине. Если же $\varepsilon_1 / \hat{c}_1 = \varepsilon_2 / \hat{c}_2 = A$, то существует целая прямая положений равновесия $b_1 x_1 + b_2 x_2 = A$, но этот случай также трактуется как очень маловероятный в реальности. Кроме того, в последнем случае ни одна из точек равновесия не будет асимптотически устойчивой, что обычно требуется для биологических моделей.

Модель (8)–(9) легко обобщается на случай, когда w видов конкурируют за единственный ресурс. И в этой ситуации выигрывает вид с наибольшим значением $\varepsilon_i / \hat{c}_i$.

Таким образом, В. Вольтерра был сделан вывод о том, что при конкуренции n видов за единственный ресурс, независимо от начальной численности видов, выживает лишь один вид.

Лабораторная проверка модели Вольтерра была проведена в сериях опытов Г. Ф. Гаузе [10, 45] на двух видах одноклеточных, которые конкурировали за один ресурс. Подробно проанализировав эти опыты [7, 32], можно сделать вывод, что далеко не во всех опытах Г. Ф. Гаузе получено подтверждение выживания одного вида на одном ресурсе, а количественное согласие его результатов с решением системы уравнений (9) вообще практически нигде не было получено. (Стоит отметить, что современное осмысление работ Г. Ф. Гаузе приводит к выводу о принципиальной

невозможности использовать уравнения вида $\dot{x}_i = f(x_1, \dots, x_w)$, $i = 1, \dots, w$ для описания динамики численностей взаимодействующих видов [30, 31].)

Однако, результаты опытов Г. Ф. Гаузе были проинтерпретированы таким образом, что положение о том, что *число неограниченно живущих вместе видов не может превышать число ресурсов, ограничивающих их существование*, стало практически аксиомой и получило название "принципа конкурентного исключения", или "принципа Гаузе".

Существует очень большое число исследований конкуренции в естественных условиях, результаты которых сами авторы считают подтверждением принципа конкурентного исключения (см., например, ссылки в работе [55]). Однако почти все эти подтверждения носят косвенный характер. Например, Р. Мак Артур [57] изучал пять видов певчих птиц, которые принадлежат к одному и тому же роду и, следовательно, очень близки в своих потребностях. В месте их обитания, они ограничены, в общем-то, только питанием и в некоторой степени пространством. Р. Мак Артур показал, что каждый вид занимает свой "уровень" леса, и расценил этот факт как подтверждение принципа Гаузе.

Опытное проявление принципа конкурентного исключения, как правило, наблюдается в экспериментах по проточному культивированию сообществ одноклеточных организмов, а математические модели, описывающие подобные ситуации, предсказывают строгое выполнение указанного принципа. Многочисленные опыты по непрерывному культивированию w видов организмов на одном ограничивающем рост ресурсе демонстрируют выживание лишь одного из видов, а именно, того, который способен существовать на самом низком уровне ресурса (см., например, [63] и соответствующие ссылки). Адекватная модель для такой ситуации основана на модели Моно и имеет вид [49]:

$$\begin{cases} \dot{x}_i = \left(\frac{\hat{\mu}_i s}{K_i + s} - D \right) x_i, & i = 1, \dots, w, \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \sum_{i=1}^w Y_i \frac{\hat{\mu}_i x_i s}{K_i + s} \end{cases} \quad (10)$$

с начальными условиями $s(0) = s_0 > 0$, $x_i(0) = x_{i0} > 0$, $i = \overline{1, w}$, $w \geq 1$. Здесь $x_i(t)$ – концентрация i -го вида; $s(t)$ – концентрация субстрата, лимитирующего рост; $\hat{\mu}_i$ обозначает максимально возможную удельную скорость роста организмов i -го вида; Y_i^{-1} – "экономический коэффициент" i -го вида; s_0 – концентрация субстрата во внешнем резервуаре; D – скорость потока; K_i – константа половинного роста i -го вида.

Результаты исследования (10) следующие:

1) решения $x_i(t), s(t), i = 1, \dots, w$ – положительные и ограниченные;

2) пусть $b_i = \widehat{\mu}_i/D$, тогда, если а) $b_i \leq 1$ или б) $(K_i/b_i - 1) > s_0$ (при $b_i > 1$), то

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0;$$

3) пусть $0 < \frac{K_1}{b_1 - 1} < \dots < \frac{K_w}{b_w - 1}$, $b_i > 1, i = \overline{1, w}$ и $\frac{K_1}{b_1 - 1} < s_0$, тогда $\lim_{t \rightarrow \infty} s(t) = \frac{K_1}{b_1 - 1}$,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = Y_1 \left(s_0 - \frac{K_1}{b_1 - 1} \right), \lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0, 2 \leq i \leq w.$$

Таким образом, в этой модели имеет место классическая ситуация конкурентного исключения.

В работах А. Г. Дегерменджи [11, 12] рассмотрена модель роста w видов в открытой системе типа хемостата, удельная скорость каждого вида зависит от m факторов среды, которые, в свою очередь, находятся под контролем плотностей указанных видов. Такая модель описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x}_i = [\mu_i(s^1, \dots, s^m) - D]x_i, & i = \overline{1, w}; \\ \dot{s}^j = D(s_0^j - s^j) + \sum_{k=1}^w a_{kj} f_{kj}(s^1, \dots, s^m)x_k, & j = \overline{1, m}, \end{cases} \quad (11)$$

где x_i – плотность i -го вида; $\mu_i(s^1, \dots, s^m)$ – удельная скорость роста; D – скорость протока; s_0^j, s^j – концентрации j -го ресурса на входе и в среде; член $a_{kj} f_{kj}(s^1, \dots, s^m)x_k$ определяет скорость выработки или поглощения j -го вещества k -м видом. Доказано, что возможное число стационарно сосуществующих видов не превышает числа контролирующих рост независимых факторов, определяемых плотностями этих видов ($w \leq m$). Данное утверждение верно и для смешанной культуры, в которой существует предельный цикл (устойчивый или нет) с периодом T , с учетом предположения о линейности функций $\mu_i(s^1, \dots, s^m)$ и $f_{kj}(s^1, \dots, s^m)$. При рассмотрении вместо второго уравнения системы (11) более общего

$$s^j(t) = D(s_0^j - s^j) + \Psi_j(s^1, \dots, s^m; x_1, \dots, x_w; B^1, \dots, B^k) + \sum_{k=1}^w a_{kj} f_{kj}(s^1, \dots, s^m)x_k, \quad j = \overline{1, m},$$

«запрет» на избыточное число сосуществующих видов сохраняется (в этом уравнении B^1, \dots, B^k – концентрации факторов, влияющих на динамику j -го фактора, но не влияющих на динамику видов; функции Ψ_j отражают влияние на динамику

концентраций j -го фактора химических реакций между факторами, деградации этого фактора, его синтеза через некоторые другие промежуточные вещества B^1, \dots, B^k и других подобных явлений).

Другая частная формулировка принципа конкурентного исключения была предложена А. Г. Боголюбовым [8]. Автором рассмотрена модель

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s^1, \dots, s^m) - \rho_i) x_i, & i = \overline{1, w}; \\ \dot{s}^j = A^j - D^j s^j - \sum \varphi_{ij}(s^1, \dots, s^m) x_i, & j = \overline{1, m}, \end{cases}$$

где x_i – плотность популяции вида i ; s^j – плотность ресурса j ; $\mu_i(s)$ и ρ_i – удельная скорость роста и элиминации популяции i ; A^j и D^j – скорость поступления и удельная скорость удаления или распада ресурса j ; $\varphi_{ij}(s)$ – удельная скорость потребления ресурса j видом i . Если 1) виды конкурируют и только конкурируют друг с другом; 2) ни один вид не производит ингибиторов или стимуляторов своего роста и возобновления; 3) удельные скорости роста видов не зависят от плотностей популяций; 4) удельные скорости элиминации популяций не зависят от их плотностей; 5) скорости поступления ресурсов – постоянные положительные величины; 6) все ресурсы не взаимодействуют друг с другом; 7) физические условия окружающей среды постоянны во времени и не выходят за пределы толерантных диапазонов конкурирующих видов; 8) скорости поступления ресурсов таковы, что рост и возобновление всех конкурирующих видов лимитируется единственным и общим для всех трофическим ресурсом, тогда их сосуществование невозможно, и из всего первоначального сообщества выживает не более одного вида. Ослабление некоторых из этих условий приводит к отрицанию принципа конкурентного исключения.

Согласно принципу конкурентного исключения количество сосуществующих видов не может превышать количества факторов, лимитирующих их рост. Однако в природе наблюдаются ситуации, противоречащие этому принципу. В частности, явление сосуществования большого числа видов фитопланктона было названо «парадоксом фитопланктона». Этот термин впервые употребил Г. Хатчинсон [50], выдвинувший предположение о том, что небольшие различия в температурных нишах и прочих факторах среды приводят к чередованию периодов доминирования различных видов фитопланктона в переменных внешних условиях [13]. Было высказано много гипотез, объясняющих наблюдаемое противоречие, которые можно разделить на две группы –

равновесные и неравновесные модели [47]. В неравновесных моделях фактором, вызывающим нарушение принципа конкурентного исключения, является временная и пространственная неоднородность. Временные неоднородности создаются благодаря внутренним взаимодействиям между компонентами экосистемы при постоянных внешних характеристиках среды, например, колебательное функционирование, присущее взаимодействию «хищник-жертва» или происходящее благодаря флуктуациям внешних по отношению к экосистеме параметров, например, сезонные колебания обеспеченности ресурсами, температуры и др. [1]. Примером может служить модель Ф. Н. Стюарта и Б. Р. Левина, описанная в работе А. Г. Дегерменджи [12]. В модели рассмотрена конкуренция двух видов, лимитированных одним ресурсом, растущих в режиме периодического уменьшения численности в d раз и восстановления ресурса до концентрации R

$$\begin{cases} \dot{s} = -x_1 \cdot \mu_1(s); \\ \dot{x}_1 = x_1 \cdot \frac{\mu_1(s)}{l_1}, & \mu_1(s) = \frac{a_1 s}{b_1 + s}; \\ \dot{x}_2 = x_2 \cdot \frac{\mu_2(s)}{l_2}, & \mu_2(s) = \frac{a_2 s}{b_2 + s}, \end{cases}$$

где s – доступное количество ресурса; x_1, x_2 – численности видов; l_1, l_2 – коэффициенты потребления; $\mu_1(s), \mu_2(s)$ – удельные скорости роста; a_i, b_i – кинетические параметры. Были получены условия сосуществования двух видов и показано, что бывают такие наборы кинетических параметров и других постоянных (d, R, l_1, l_2), при которых эти условия выполняются.

В общем случае была предложена модель сосуществования любого числа конкурирующих видов на одном ресурсе в нестационарной пространственной среде. Авторы этой модели Р. А. Армстронг и Р. МакГечи рассматривали w видов, динамика которых описывается системой [12]:

$$\begin{cases} \dot{x}_i = x_i \cdot u_i(s, t), i = \overline{1, w}; \\ s = s_{\max} - \sum_{i=1}^w q_i x_i, \end{cases}$$

где x_i – биомасса вида i ; функция u_i отражает особенности роста вида i ; s_{\max} – максимальное количество ресурса, которое может быть использовано видами; q_i – количество вещества, потребляемое видом i .

Предполагается, что каждый вид имеет сезоны роста, отличные от других. Вне этого сезона каждый вид достаточно быстро «гибнет», так что ростовой сезон

«следующего» вида наступает при достатке корма s , т.е. виды слабо взаимодействуют друг с другом, практически не конкурируя. Результатом исследования данной модели является возможность динамического сосуществования w видов на одном ресурсе.

Важно отметить, что для сосуществования видов в переменных условиях нужно, чтобы существовал временной интервал для каждого вида, на котором этот вид имеет конкурентное преимущество перед остальными. Это замечание позволяет высказать утверждение о том, что устойчиво могут сосуществовать столько видов, для скольких возможна реализация преимущества перед другими видами, причем формулировка принципа конкурентного исключения будет являться частным случаем данного утверждения [1].

Свой вклад в сосуществование видов вносит и пространственная неоднородность. В частности, при рассмотрении двух внутренне гомогенных хемостатов, связанных обменными потоками, в которых две конкурирующие популяции лимитированы общим потоком субстрата, было показано, что возможно сосуществование, но при относительно малом уровне обменных потоков [1].

С целью объяснить одновременно эффекты видовой разнообразия и «пятнистости» фитопланктона была высказана гипотеза, проверенная на математической модели, которая основывалась на предположении, что хорошо перемешиваемая вода существует в естественных условиях в течение коротких периодов в небольших «пятнах», каждое из которых характеризуется одновидовым цветением планктона. Периодически, благодаря турбулентности, «пятна» разбиваются. Так создается планктонный ансамбль [13].

В качестве примера равновесной модели можно рассмотреть модель Р. Петерсена [47]. В рамках его гипотезы предполагаются выполненными условия:

- 1) некоторые питательные вещества относительно ограничены;
- 2) рост каждого вида лимитируется единственным ресурсом или уникальной комбинацией нескольких;
- 3) различные виды обладают различными способностями поглощать питательные вещества.

Ключевой элемент модели Р. Петерсена – существование равновесной концентрации лимитирующего питательного вещества $R_{ij}^* = \frac{d_i \cdot K_{ij}}{\hat{\mu}_i - d_i}$, а именно, количества вещества j , необходимого для вида i , чтобы его скорость роста равнялась

скорости отмирания; здесь $\hat{\mu}_i$ – максимальная скорость роста i -го вида; K_{ij} – константа полунасыщения для вида i , лимитируемого веществом j ; d_i – скорость смерти i -го вида.

В условиях равновесия виды с наименьшим значением равновесной концентрации питательного вещества R^* вытеснят другие виды.

Для двух конкурирующих видов предлагается графическое представление возможных исходов конкуренции (рис. 10). Границы областей на рис. 10 определяются потреблением видами питательных веществ s^1 и s^2 .

Поскольку в обоих видах моделей существуют условия, при которых возможно сосуществование конкурирующих видов, было высказано предположение, что модель, использующая элементы и того, и другого подходов, окажется более подходящей для объяснения «парадокса фитопланктона» [47].

В книге Ю.А.Домбровского и его коллег [13] приведена модель, с помощью которой можно объяснить явление «парадокса фитопланктона» на основе экспериментальных наблюдений метаболического механизма регуляции численностей популяций планктонных водорослей. Динамика двух фитопланктонных популяций, с учетом механизма метаболического регулирования, описывается системой уравнений

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 (\mu_1 s - d_1 + \pi_1 M); \\ \dot{x}_2 = x_2 (\mu_2 s - d_2 + \pi_2 M); \\ \dot{s} = -x_1 (\mu_1 s - d_1) - x_2 (\mu_2 s - d_2) - M (\pi_1 x_1 + \pi_2 x_2); \\ \dot{M} = \gamma x_1 - d_3 M, \end{cases}$$

где μ_1, μ_2 – удельные скорости роста первого и второго видов; d_1, d_2 – коэффициенты смертности, γ – коэффициент экскреции метаболита M фитопланктоном, d_3 – скорость разложения метаболита.

Полагается, что влияние концентрации метаболита на рост фитопланктона описывается линейной зависимостью с параметрами π_1 и π_2 для первого и второго видов.

Знак параметра π_i отражает характер воздействия метаболита ($\pi_i > 0$ – стимулирующее воздействие, $\pi_i < 0$ – ингибирующее).

Система имеет невырожденное состояние равновесия

$$\left\{ \begin{array}{l} x_1' = \frac{d_2 / \mu_2 - d_1 / \mu_1 \cdot d_3}{\pi_2 / \mu_2 - \pi_1 / \mu_1 \cdot \gamma}; \\ x_2' = s_0 - \frac{d_1}{\mu_1} - x_1' \left(1 - \frac{\pi_1}{\mu_1} \cdot \frac{\gamma}{d_3} \right); \\ s' = \frac{d_1}{\mu_1} - \frac{\pi_1}{\mu_1} \cdot \frac{\gamma}{d_3}; \\ M' = \frac{\gamma}{d_3} x_1'. \end{array} \right.$$

Стационарные численности положительны, если:

- 1) $\frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\mu_2}{d_2} > 0$ и $\frac{\mu_1}{\pi_1} - \frac{\mu_2}{\pi_2} < 0$, т.е. первый вид имеет более высокие продукционные характеристики, но воздействие метаболита более благоприятно для второго вида;
- 2) $\frac{\mu_1}{d_1} - \frac{\mu_2}{d_2} < 0$ и $\frac{\mu_1}{\pi_1} - \frac{\mu_2}{\pi_2} > 0$, т.е. коэффициент приспособленности выше у второго вида, но метаболит оказывает на него более сильное ингибирующее (или более слабое стимулирующее) влияние, чем на первый.

Исследование устойчивости состояния равновесия показывает, что ситуация (1) дает стабильное сосуществование видов. Это состояние реализуется, если величина параметра π_2 не слишком велика.

Модель легко обобщается на случай произвольного числа видов фитопланктона, конкурирующих за единственный ресурс, причем можно доказать, что для устойчивого сосуществования w видов достаточно набора из (M_1, \dots, M_{w-1}) метаболитов.

С помощью численных расчетов было проведено сопоставление приведенной выше модели с аналогичной, но не учитывающей метаболитного воздействия. Результат позволяет говорить, что с помощью гипотезы о наличии у фитопланктона механизма эктокринного регулирования можно объяснить парадокс видового разнообразия фитопланктона. Так, устойчивое сосуществование любого числа видов, конкурирующих за единственный ресурс, наблюдается в случае, когда происходит экскреция стимулирующих метаболитов высокопродуктивными видами, а также при выделении метаболита, стимулирующего рост других видов популяцией фитопланктона с более высокой приведенной скоростью роста.

С принципом конкурентного исключения Гаузе тесно связана концепция экологической ниши. Существует несколько совершенно разных определений данного понятия. В книге Ю. М. Свиричева и Д. О. Логофета [28] был описан компромиссный

вариант, допускающий возможность формализации. Пусть ресурс, потребляемый биологическими видами, характеризуется параметром s , а количество доступного для потребления ресурса с данными характеристиками определяется некоторой функцией $K(s)$. Тогда множество значений s с заданной на нем функцией $K(s)$ называется спектром ресурса. Экологическая ниша вида определяется точкой s_0 на спектре ресурса и заданной функцией потребления ресурса данным видом (вероятностным распределением плотности $f(s)$ со средним значением s_0 и конечной дисперсией σ^2). Конкуренция, связанная с перекрыванием экологических ниш конкурирующих видов, является результатом пересечения областей определения соответствующих функций потребления $f_i(s)$ в спектре ресурса (индекс i нумерует виды). Авторами был получен критерий стабильности конкурентного сообщества: выполнение условия существования положительного равновесия, т.е. положительного решения линейной системы

$$Ax = K, \quad K = (K_1, \dots, K_w) > 0,$$

где $K_i = \int K(s)f_i(s)ds$ – общее количество ресурса, потребленного i -м видом; $A = \|\alpha_{ij}\|$, $\alpha_{ij} = \int f_i(s)f_j(s)ds$ – коэффициент конкуренции между i -м и j -м видом, пропорциональный полной вероятности столкновения потребительских интересов данной пары видов в одной и той же точке спектра и характеризующий степень перекрывания экологических ниш; $x = (x_1, \dots, x_w)$ – численности видов; w – число видов сообщества.

В начале 80-х годов была высказана иная точка зрения на проблему конкурентного исключения. Так, авторы некоторых работ (например, [37, 38, 46]), подробно проанализировав ряд случаев сосуществования, показали, что существуют примеры, где традиционные "простые" объяснения отсутствия конкурентного исключения не проходят, а объяснения, сделанные в рамках принципа Гаузе, настолько сложны и громоздки, что очень маловероятны, чтобы они имели какое-то отношение к реальности. В связи с этим Л. Бирч [37] пишет, что "в естественных популяциях, в противоположность гипотетическим, исключение одного вида другим есть лишь экстремальный случай в широком диапазоне эффектов воздействия одного вида на другой, простирающемся от нулевого воздействия до полного исключения". Д. Боэр [38] выдвигает альтернативный "принцип сосуществования", как обобщение многочисленных эмпирических данных.

Таким образом, можно подвести следующий итог. Принцип конкурентного исключения, гласящий, что число неограниченно живущих видов не может превышать

число ресурсов, ограничивающих их существование, есть лишь далеко идущее теоретическое обобщение результатов, полученных при исследовании модели очень специального вида. Поэтому этот принцип нужно рассматривать как некоторое правило, применимое к достаточно узкому кругу ситуаций, но не как действующую всюду аксиому.

“Графическая” теория межвидовой борьбы. Вопросами конкурентной борьбы за средства существования и изучением структуры сообщества занимался Д. Тилман [63]. В своей монографии он изложил “графическую” теорию межвидовой борьбы, в рамках которой аналитическое исследование систем дифференциальных и алгебраических уравнений заменено геометрической интерпретацией.

Ключевым понятием теории Д. Тилмана является средство существования, которым считается любое вещество или фактор, приводящий к ускорению роста по мере увеличения его количества в окружающей среде, и который потребляется организмом. В случае, когда какой-то вид потенциально лимитируется не одним, а несколькими ресурсами, фактор будет считаться средством существования, когда имеется какой-то диапазон наличия или доступности другого лимитирующего фактора, в котором первый удовлетворяет требованиям данного выше определения. Как следствие – возможность классифицирования средств существования на основе характера взаимодействия различных факторов, определяющих скорость роста какого-либо вида.

В основе классификации лежат общие уравнения, которые показывают, как средства существования влияют на рост популяции и как потребители влияют на количества средств существования

$$\frac{dx_i}{x_i dt} = f_i(s^1, \dots, s^m) - d_i, \quad i = \overline{1, w},$$

$$\frac{ds^j}{dt} = g^j(s^j) - \sum_{i=1}^w x_i f_i(s^1, \dots, s^m) h_{ij}(s^1, \dots, s^m), \quad j = \overline{1, m},$$

где x_i – плотность популяции вида i ; s^j – запасы средства существования j ; d_i – показатель смертности вида i ; f_i – функция, описывающая зависимость скорости размножения (в расчете на одну особь) от количества средства существования; g^j – функция, характеризующая скорость поступления средства существования j ; h_{ij} – функция, описывающая количество средства j , требующееся для создания каждой новой особи вида i ; всего w видов конкурируют за m средств существования.

В этих уравнениях помимо очевидных (непрерывное размножение, гомогенность популяций и мест обитания и др.) сделан ряд важных допущений: разные виды

взаимодействуют между собой только через пользование средствами существования; между средствами существования нет никакого взаимодействия;

Д. Тилман выделяет восемь классов, охватывающих все основные формы реакций вида на два лимитирующих средства существования. Для демонстрации потребностей отдельных видов в этих средствах применяются «изоклины рост – средства существования», отражающие все комбинации наличных средств существования, по которым у данного вида имеется заданная удельная скорость роста $\frac{dx_i}{x_i dt}$.

На рис. 11 а) – з) представлены различные формы, принимаемые изоклинами роста в предположении, что данный вид обитает в местности, где отсутствует смертность, т.е. $d_i = 0$. Группа рисунков а) – г) представляет взаимозаменяемые ресурсы, т.е. каждый из них способен поддерживать размножение при отсутствии второго (на графиках это отражается пересечением изоклин с осями координат).

а) Полностью взаимозаменяемые ресурсы, одно средство можно заменить пропорциональным количеством другого;

в) антагонистические средства существования – когда данный вид потребляет одновременно оба средства существования, то для сохранения заданной скорости роста, ему требуется пропорционально больше ресурсов, чем при их потреблении по отдельности;

г) полностью антагонистические средства (переключающиеся) – данный вид потребляет либо одно средство существования, либо второе, но не потребляет оба средства одновременно.

На рисунках д) и е) представлены изоклины для средств существования, которые необходимы для роста и незаменимы, т.е. если какого-то ресурса мало, то второй не может его полностью заменить (графически этот факт отражается параллельностью изоклин осям).

д) полностью незаменимые средства существования – вид лимитирован одним или вторым средством, и полностью отсутствует взаимозаменяемость между этими средствами;

е) взаимодействующие незаменимые средства – есть зоны количеств обоих средств, в которых одно средство может частично заменить другое.

Последний класс – частично незаменимые средства существования (рис. ж) – одно совершенно необходимо для роста (изоклина пересекает ось, соответствующую этому ресурсу), а второе может отчасти заменить первое (изоклина проходит параллельно оси этого средства).

На последнем рисунке (рис. 3) представлены изоклины, образующие замкнутую кривую, отражающую ситуацию, когда при увеличении количества средств существования наступает момент уменьшения роста популяции (торможение, угнетение роста).

Описанные изоклины роста являются одним из главных инструментов графического подхода.

Большая часть работы Д. Тилмана посвящена вопросам, связанным с разработкой приложения его метода к теории равновесия в конкуренции за два органических ресурса. Для прогнозирования равновесного положения результата конкуренции необходимы четыре элемента информации: скорость роста каждого вида, смертность каждого вида, темпы восстанавливаемости ресурсов и скорость потребления каждого ресурса каждым из видов. Состояние равновесия наступает, когда скорость роста равна смертности, а показатель восстанавливаемости ресурса равен показателю общего потребления для каждого ресурса. Половину информации, требующейся для определения положения равновесия, можно получить с помощью изоклины скорости роста, на которой величина показателя скорости роста для каждого вида уравнивается с величиной показателя смертности для этого вида (так называемая изоклина полного отсутствия роста).

Изоклина полного отсутствия роста разделяет плоскость ресурсов $\{s^1, s^2\}$ на две части, в одной из которых плотность популяции вида будет уменьшаться, а в другой – увеличиваться. На рис. 12 а) – г) представлены изоклины полного отсутствия роста в случае: а) незаменимых ресурсов, б) дополнительных (комплементарных), в) заменимых, г) чередующихся.

Показатель потребления ресурсов может быть представлен вектором потребления \vec{C}_i , который берет свое начало из точки на изоклины полного отсутствия роста и является суммой двух компонентов – темпов общего потребления видом ресурсов s^1 и s^2

$$\vec{C}_i = -x_i^* \begin{bmatrix} c_{i1} \\ c_{i2} \end{bmatrix}.$$
 Здесь c_{i1} – показатель темпов потребления ресурса s^1 , в расчете на одного представителя i -го вида при равновесном состоянии; c_{i2} – показатель темпов потребления ресурсов s^2 , взятый на одного представителя вида i при равновесном состоянии; x_i^* – плотность вида i при равновесном состоянии.

Восстанавливаемость ресурсов представляется вектором \vec{U} , складывающимся из темпов восстанавливаемости ресурсов s^1 и s^2 . Пусть S^j – количество ресурса j , которое может существовать в месте обитания при отсутствии потребления, тогда, предположив,

что темпы восстанавливаемости ресурса являются пропорциональными величине ($S^j - s^j$), т.е. $\frac{ds^j}{dt} = a^j(S^j - s^j)$, можно определить вектор восстанавливаемости ресурсов

$\vec{U} = a \begin{bmatrix} S^1 - s^1 \\ S^2 - s^2 \end{bmatrix}$ (постоянные темпов восстановления a_j считаются равными a для всех ресурсов) (рис. 13).

Теперь известна вся необходимая информация для определения равновесного состояния. Из всех точек на изоклине полного отсутствия роста, существует только одна точка, в которой вектор потребления ресурса будет иметь направление, противоположное направлению вектора восстанавливаемости ресурса. Эта точка и будет точкой равновесного состояния (рис. 14).

В случае конкуренции за два ресурса возможны четыре качественно различных случая равновесного состояния, которые проиллюстрированы с использованием изоклины полного отсутствия роста для незаменимых ресурсов (рис. 15 а) – г):

а) Виду А требуется меньшее количество обоих ресурсов для достижения величины показателя роста, равной величине показателя смертности, чем виду В. Точки восстанавливаемости ресурсов, находящиеся в области 1, характеризуют места с недостаточным количеством ресурсов для выживания любого вида, оба вида исчезнут. Места обитания с точкой восстанавливаемости из области 2 обладают ресурсами, достаточными для выживания вида А, и недостаточными для выживания вида В. В таком месте обитания вид А достигнет устойчивого равновесного состояния плотности популяции, а вид В исчезнет. В области 3 ресурсов достаточно для раздельного существования обоих видов, однако, при совместном существовании плотность популяции А будет увеличиваться до тех пор, пока точка восстанавливаемости ресурсов не сместится на изоклину полного отсутствия роста и вид В исчезнет.

б) Виды А и В меняются местами по сравнению со случаем (а).

в) Точка пересечения изоклин – точка равновесного состояния обоих видов, обладающая локальной устойчивостью (каждый из видов потребляет большее количество того ресурса, который в большей степени ограничивает его собственное развитие). Область 4 – сосуществование двух видов; области 2, 3 – доминирование вида В; область 1 – вымирание обоих видов.

г) точка пересечения – точка равновесного состояния, не обладающая локальной устойчивостью (каждый из видов потребляет в больших количествах тот тип ресурсов, который в меньшей степени ограничивает скорость его роста). Результаты конкуренции

идентичны результатам случая в), за исключением того, что в области 4* верх одерживает либо вид А, либо вид В, в зависимости от начальных условий.

Границами между областями 3, 4, 5 являются линии, проходящие через точку равновесного состояния и имеющие крутизну вектора потребления вида А и вида В. Продемонстрировать этот факт можно с помощью векторного уравнения $\vec{U} + \vec{C}_A + \vec{C}_B = \vec{0}$ или, в раскрытом виде

$$a \begin{bmatrix} S^1 - s^{1*} \\ S^2 - s^{2*} \end{bmatrix} - x_A^* \begin{bmatrix} C_{A1} \\ C_{A2} \end{bmatrix} - x_B^* \begin{bmatrix} C_{B1} \\ C_{B2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Для того, чтобы равновесные плотности x_A^*, x_B^* были больше 0, необходимо

выполнение неравенства
$$\frac{C_{A2}}{C_{A1}} < \frac{S^2 - s^{2*}}{S^1 - s^{1*}} < \frac{C_{B2}}{C_{B1}}.$$

Используя описанный метод, результат конкурентной борьбы можно описать для всех возможных классов средств существования.

УПРАВЛЕНИЕ РОСТОМ И УРОЖАЕМ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Поиск путей оптимизации структуры фитопланктонных сообществ и направленное изменение их структуры имеют как теоретическое (выявление общих механизмов управления экосистемами), так и практическое значение. Изменение качественного и количественного состава сообщества возможно в результате варьирования уровня ресурсов. Экологофизические различия видов в способности использовать тот или иной ресурс ведут к различной конкурентоспособности видов в определенных условиях. Тем самым изменение в доступности какого-либо ресурса будет влиять на результат межвидовой конкуренции [19].

Вопросы, связанные с управлением ростом и урожаем водорослей в марикультуре, изучались в работе В. А. Силкина и К. М. Хайлова [29]. Рассматривали два основных способа реализации процесса выращивания: периодический и непрерывный. Задача управления в периодической культуре сводится к определению концентрации лимитирующего рост элемента в начальный момент времени для получения необходимого урожая. В непрерывной культуре задача управления формулируется как нахождение оптимальных (по критерию производительности системы) скорости протока D в случае хемостата и плотности биомассы (концентрации клеток) в случае турбидостата.

Для отражения взаимосвязи между удельной скоростью роста и внутриклеточным содержанием элемента питания применяли формулу Друпа

$$\mu = \hat{\mu} \left(1 - \frac{q_{\min}}{q} \right),$$

зависимость скорости поглощения от концентрации элемента питания выражалась уравнением Михаэлиса-Ментен

$$v = \frac{\hat{v}s}{K_s + s},$$

где \hat{v} – максимальная скорость поглощения; s – концентрация элемента питания; K_s – константа полунасыщения.

Рост водорослей в периодической культуре с элементами минерального питания в качестве лимитирующих факторов описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x} = \hat{\mu} \left(1 - \frac{q_{\min}}{q} \right) x; \\ \dot{q} = v - \mu q; \\ \dot{s} = -vx, \end{cases}$$

где x – концентрация биомассы клеток; q – внутриклеточное содержание элемента питания; q_{\min} – минимальное содержание биогена в клетке, при котором удельная скорость роста μ равна нулю.

Оптимальное соотношение двух элементов по критерию удельной скорости роста различается в зависимости от стадии роста. В лаг-фазе это соотношение равно

$$\left(\frac{s_0^A}{s_0^B} \right)_{opt} = \frac{q_{\max}^A \hat{\mu}^B}{q_{\max}^B \hat{\mu}^A} = \frac{\hat{v}^A}{\hat{\mu}^A} \cdot \frac{\hat{v}^B}{\hat{\mu}^B} = \frac{q_{\max}^A - q_{\min}^A}{q_{\max}^B - q_{\min}^B},$$

а на стационарной фазе

$$\left(\frac{s_0^A}{s_0^B} \right)_{opt} = \frac{q_{\min}^A}{q_{\min}^B} \cdot \frac{\hat{\mu}^B}{\hat{\mu}^A},$$

здесь $\hat{\mu}^A, \hat{\mu}^B$ – максимальные удельные скорости роста культуры при лимитировании веществами A и B , соответственно.

При соблюдении условия $\hat{\mu}^A = \hat{\mu}^B$ оптимальное соотношение элементов не зависит от фазы роста

$$\left(\frac{s_0^A}{s_0^B} \right)_{opt} = \frac{q_{\min}^A}{q_{\min}^B} = \frac{\hat{v}^A}{\hat{v}^B} = \frac{q_{\max}^A}{q_{\max}^B}.$$

Поведение популяции одноклеточных организмов при проточном культивировании описывается уравнениями

$$\begin{cases} \dot{x} = \hat{\mu} \left(1 - \frac{q_{\min}}{q} \right) x; \\ \dot{q} = v - \mu q; \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \mu q x, \end{cases}$$

здесь D – скорость протока; s_0 – концентрация питательного вещества во входящем потоке; s – концентрация питательного вещества в среде; остальные обозначения сохранены. Критическая скорость разбавления и оптимальная по критерию продукции

скорость протока находились для разных значений параметра $\alpha = \frac{q_{\max}}{q_{\max} - q}$ и константы

полунасыщения K_s :

$$1) K_s \approx 0: D_{opt} = \frac{\hat{\mu}\alpha}{2}$$

$$2) \alpha \approx 1; K_s \gg 0: D_{kp} = \frac{\hat{\mu}s_0}{K_s + s_0}; D_{opt} = \frac{\hat{\mu}s_0}{2(K_s + s_0)}$$

$$4) \alpha \gg 1: D_{kp} = \frac{\hat{\mu}s_0}{K_s + s_0}; D_{opt} = \hat{\mu} \left(1 - \sqrt{\frac{K_s}{K_s + s_0}} \right).$$

Исследование влияния различных концентраций азота и фосфора в среде на структуру лабораторного водорослевого сообщества, функционирующего в условиях накопительного культивирования, было проведено в работе А. П. Левича и Е. Г. Личман [19]. Согласно модели С. Йоргенсена [14] для каждого вида i , $i=1, \dots, w$ в модель включены три уравнения: динамики биомассы и динамики внутриклеточного содержания азота и фосфора, а для всего сообщества – уравнения динамики концентраций азота и фосфора в среде:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_i}{dt} = \hat{\mu}_i E_i \frac{q_i^P - q_{\min,i}^P}{q_i^P} \frac{q_i^N - q_{\min,i}^N}{q_i^N} x_i; \\ \frac{d(q_i^P x_i)}{dt} = \hat{v}_i^P \frac{q_{\max,i}^P - q_i^P}{q_{\max,i}^P - q_{\min,i}^P} \frac{P}{K_{iP} + P} x_i; \\ \frac{d(q_i^N x_i)}{dt} = \hat{v}_i^N \frac{q_{\max,i}^N - q_i^N}{q_{\max,i}^N - q_{\min,i}^N} \frac{N}{K_{iN} + N} x_i; \\ \frac{dP}{dt} = -\sum_{i=1}^w d(q_i^P x_i)/dt; \\ \frac{dN}{dt} = -\sum_{i=1}^w d(q_i^N x_i)/dt; \\ E_i = \frac{1}{A} \ln \frac{I + e_i}{I \exp(-A) + e_i}; \\ A = \left(a + b \sum_{i=1}^w x_i \right) h, \end{array} \right.$$

где x_i – концентрация биомассы i -го вида; q_i^P – клеточная квота в единице биомассы по фосфору; q_i^N – клеточная квота в единице биомассы по азоту; N, P – концентрация азота и фосфора в среде; $\hat{\mu}_i$ – максимальная удельная скорость вида; \hat{v}_i^P, \hat{v}_i^N – максимальные удельные скорости поглощения фосфора и азота i -м видом; $q_{\min,i}^P, q_{\max,i}^P, q_{\min,i}^N, q_{\max,i}^N$ – минимальная и максимальная клеточные квоты по фосфору и азоту соответственно; K_{iP}, K_{iN} – константы полунасыщения по фосфору и азоту для i -го вида; e_i – константа освещенности для i -го вида; I – уровень освещенности; a – коэффициент поглощения света водой; b – коэффициент поглощения света фитопланктоном; h – глубина. В данной модели учтено световое лимитирование: эффект самозатемнения с нарастанием биомассы и разная чувствительность видов к освещенности. Лимитирование биогенными элементами и светом независимы, что отражается присутствием ответственного за световое лимитирование члена в качестве сомножителя.

Были проведены анализ чувствительности модели, калибровка и верификация. С целью получения необходимых для калибровки и верификации данных был поставлен эксперимент с лабораторными альгоценозами из одного и нескольких видов пресноводных микроводорослей. А именно, два вида зеленых микроводорослей – *Scenedesmus quadricauda* и *Ankistrodesmus falcatus* и цианобактерия *Anabaena variabilis* выращивали в режиме накопительного культивирования в монокультурах, двух- и трехвидовых поликультурах при различных начальных концентрациях азота и фосфора в среде. При анализе каждой из моделей (модели монокультур, двухвидовых

поликультур и трехвидовых) найденные калибровкой параметры верифицировали по данным из других сред. Затем проводили сравнение модельной (с найденными параметрами) и экспериментальной динамик биомасс видов. Во всех случаях наблюдалось хорошее согласие данных. Параллельно с калибровкой и верификацией модели проводили проверку гипотезы о независимости параметров видов от состава сообщества. В результате анализа был сделан вывод о зависимости значений параметров видов от состава сообщества.

С разработанной имитационной моделью были проведены машинные эксперименты по выявлению влияния различных комбинаций азота и фосфора в среде на обилие видов в сообществе. На основе полученных результатов был сделан вывод о существовании реальной возможности управления структурой альгоценозов с помощью варьирования отношений концентраций биогенных элементов, в частности, концентраций азота и фосфора. В ряде случаев возможно добиться увеличения относительного обилия желаемого вида путем создания в среде отношения азота к фосфору, близкого к отношению минимальных квот данного вида. Указания на существование таких оптимальных соотношений имеются в литературе [18, 35, 61]. Однако, обнаруженная зависимость не абсолютна (она может проявляться в виде более или менее отчетливых тенденций, а может нивелироваться влиянием различных факторов). Поэтому помимо отношения минимальных квот необходимо учитывать и остальные характеристики видов, которые могут повлиять на конечное распределение относительных обилий видов в сообществе.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ В МИКРОБИОЛОГИИ

Дифференциальные уравнения, описывающие и концентрации микробной биомассы (x) и концентрации лимитирующего субстрата (s) в условиях хемостатного культивирования, которые были выведены Ж. Моно исходя из условий материального баланса, составили первую модель роста микробных популяций [24]

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{dx_T}{dt} - \frac{dx_P}{dt} = \mu x - Dx; \\ \frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \frac{\mu x}{Y}, \quad \mu = \hat{\mu} s / K_s + s, \end{cases}$$

где x_P – концентрация микроорганизмов в приемнике, куда сливается нарастающая бактериальная суспензия; x_T – суммарная концентрация микроорганизмов ($x_T = x + x_P$); μ – удельная скорость роста, $\hat{\mu}$ – максимальная скорость роста; s – концентрация

лимитирующего ресурса в среде; K_s – константа полунасыщения при лимитировании данным субстратом; s_0 – величина концентрации лимитирующего субстрата на входе в культиватор; D – скорость разбавления, равная отношению скорости поступления питательной среды к объему культуры; Y – экономический коэффициент (выход биомассы на единицу потребленного субстрата).

Принципиальной особенностью данной открытой системы является возможность установления динамического равновесия. В установившемся состоянии $\mu = D$, а $\bar{x} = Y(s_0 - \bar{s})$ (\bar{x}, \bar{s} – постоянные значения стационарного состояния).

Необходимо также отметить, что при превышении скорости разбавления D критического значения $D_{кр} = \frac{\hat{\mu}s_0}{K_s + s_0}$ наступает режим вымывания, т.е. скорость потока настолько велика, что прирост биомассы не может компенсировать ее отток. Нулевое значение концентрации биомассы и равенство концентрации лимитирующего ресурса в среде значению последней на входе в культиватор является неустойчивым положением равновесия при скорости разбавления ниже критической и устойчивым при больших скоростях $D \geq D_{кр}$ [27].

Для различных методов проточного культивирования динамика концентрации биомассы микроорганизмов описывается соответствующими дифференциальными уравнениями [24].

$$1) \text{ Турбидостат } \begin{cases} \dot{x} = \mu x - Dx; \\ x = const; \\ D_\lambda = const. \end{cases} \quad D_\lambda - \text{оптическая плотность.}$$

$$2) \text{ pH-стат } \begin{cases} \dot{x} = \mu x - Dx; \\ x = const; \\ pH = const. \end{cases}$$

$$3) \text{ Хемостат с возвратом } \begin{cases} \dot{x} = \mu x - cDx - (1-c)Dhx; \\ \mu = AD; \\ A = h + c(1-h); \\ 0 < c < 1, 0 < h < 1. \end{cases}$$

$$4) \text{ Батарея хемостатов } \begin{cases} \dot{x}_1 = \mu_1 x_1 - D_1 x_1; \\ \dot{x}_2 = \mu_2 x_2 + D_{12} x_1 - D_2 x_2; \\ \mu_2 = D_2 - D_{12} x_1 / x_2. \end{cases}$$

Наряду с различными способами гомогенного непрерывного культивирования для лабораторных исследований применяют и другие методы:

1) Непрерывное культивирование без выноса микробных клеток:

$$\text{а) периодический диализ} \begin{cases} \dot{s} = \Psi (s_m - s) - q(s) x; \\ \dot{x} = Y [q(s) - m] x = \mu(s) x, \end{cases}$$

$$\text{б) непрерывный диализ} \begin{cases} \dot{s} = F / V_m (s_0 - s_m) - q(s) x; \\ \dot{x} = Y [q(s) - m] x = \mu(s) x, \end{cases}$$

$$\text{в) периодическая культура с подпиткой (ПКП)} \begin{cases} \dot{s} = D (s_0 - s) - q(s) x; \\ \dot{x} = Y [q(s) - m] x = [\mu(s) - D] x; \\ D = D_0 / (1 + D_0 t); \\ \dot{S} = F s_0 - q(s) X; \\ \dot{X} = Y [q(s) - m] X = \mu(s) X, \end{cases}$$

$$\text{г) периодическая культура с газовым питанием} \begin{cases} \dot{s}_g = F (s_0 - s) / V_g - \Psi (P_g - P_l); \\ \dot{s}_l = \Psi (P_g - P_l) - q(s_l) x; \\ \dot{x} = Y [q(s_l) - m] x = \mu(s_l) x, \end{cases}$$

s_m, s_g, s_l – величины концентрации лимитирующего субстрата в диализном сосуде, в газовой и жидкой фазах; P_g и P_l – парциальные давления; Ψ – коэффициент массопереноса; V_m, V_g – объемы диализного сосуда, воздушной фазы ферментера; S, X – количество субстрата и биомассы в расчете на всю культуру (s, x – в расчете на единицу объема); F – поток лимитирующего субстрата; s_0 – исходная концентрация лимитирующего субстрата; $q(s)$ – скорость потребления лимитирующего субстрата.

2) Непрерывная гомогенная культура с «залповой» подачей лимитирующего субстрата, при которой в обычную хемостатную культуру непрерывно поступает питательная среда, но без одного из существенных компонентов, который вносится в виде малой порции концентрированного раствора A через регулярные достаточно большие промежутки времени Δt . В этом случае динамика лимитирующего субстрата s и микробной биомассы x описывается системой

$$\begin{cases} \dot{s} = D (s_0(t) - s) - q(s) x; \\ \dot{x} = \mu(s) x - Dx; \\ s_0(t) = \begin{cases} A > 0, t = i\Delta t, \\ 0, t \neq i\Delta t, i = 0, 1, \dots, n. \end{cases} \end{cases}$$

Применяют также обычное гомогенное периодическое культивирование и воспроизведение пространственно-неоднородного роста микроорганизмов:

$$\text{а) культура полного вытеснения} \begin{cases} \frac{\partial s}{\partial t} + f \frac{\partial s}{\partial z} = D_s \frac{\partial^2 s}{\partial z^2} - q(s) x; \\ \frac{\partial x}{\partial t} + f \frac{\partial x}{\partial z} = D_x \frac{\partial^2 x}{\partial z^2} + \mu(s) x, \end{cases}$$

f – скорость перемещения малого элемента культуральной жидкости по пространственной координате z ; D_s и D_x – коэффициенты диффузии для субстрата и клеток;

б) проточный реактор с иммобилизованными клетками

$$\begin{cases} \frac{\partial s}{\partial t} + f \frac{\partial s}{\partial z} = D_s \frac{\partial^2 s}{\partial z^2} - q(s) x(z); \\ \frac{\partial x}{\partial t} = \mu(s) x = Y[q(s) - m] x. \end{cases}$$

Одной из областей применения дифференциальных уравнений в моделировании микробиологических сообществ является анализ возможных стационарных состояний смешанной культуры. Примером такого исследования может служить работа И. Р. Спивака и Дж. С. Рокема [62], в которой изучалось взаимодействие двух видов гетеротрофных бактерий, конкурирующих за промежуточные внеклеточные метаболиты, выделяемые бактериями-метилотрофами. Эти метаболиты, в свою очередь, являются ингибиторами для метилотрофных бактерий. Система уравнений, описывающих такое сообщество, включает в себя выражения для динамики бактериальных биомасс, а также динамики концентрации кислорода, метанола, этанола, ацетата в ферментационной жидкой среде

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= (\mu_1 - D)x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= (\mu_2 - D)x_2, \\ \frac{dx_3}{dt} &= (\mu_3 - D)x_3, \\ \frac{ds_1}{dt} &= K_{L1}(s_1 - s_1^*) - Ds_1 - \sum_{i=1}^3 \frac{\mu_i x_i}{Y_{ij}}, \\ \frac{dP_1}{dt} &= \sum_{i=1}^3 \gamma_{i1} \mu_i x_i - DP_1 - K_{L2}(P_1 - P_1^*), \\ \frac{dP_2}{dt} &= \gamma_{12} \mu_1 x_1 - DP_2, \\ \frac{dP_3}{dt} &= \gamma_{13} \mu_1 x_1 - DP_3 - c_{23} x_2 P_3 - c_{33} x_3 P_3, \\ \frac{dP_4}{dt} &= \gamma_{14} \mu_1 x_1 - DP_4 - c_{24} x_2 P_4 - c_{34} x_3 P_4. \end{aligned}$$

Удельная скорость роста видов задается формулами

$$\begin{aligned} \mu_1 &= \min\{\hat{\mu}_1; \beta_{11}s_1\} \cdot (1 - \tilde{\beta}_{11}P_1) \cdot \dots \cdot (1 - \tilde{\beta}_{14}P_4), \\ \mu_2 &= \min\{\hat{\mu}_2; \beta_{11}s_1; \beta_{23}P_3 + \beta_{24}P_4\} \cdot (1 - \tilde{\beta}_{21}P_1) \cdot (1 - \tilde{\beta}_{22}P_2), \\ \mu_3 &= \min\{\hat{\mu}_3; \beta_{11}s_1; \beta_{33}P_3 + \beta_{34}P_4\} \cdot (1 - \tilde{\beta}_{31}P_1) \cdot (1 - \tilde{\beta}_{32}P_2). \end{aligned}$$

Скорость потребления субстрата c_{ij} может быть представлена как $c_{ij} = \frac{\beta_{ij}}{Y_{ij}} \sum_j \frac{\mu_i}{\beta_{ij} P_j}$. В

вышеприведенных уравнениях использованы обозначения: x_i ($i = 1, 2, 3$) – бактериальная биомасса метилотрофа и двух видов гетеротрофов; $\mu_i, \hat{\mu}_i$ – удельная и максимальная удельная скорости роста i -го вида; D – скорость вымывания; s_1, P_j ($j = 1 \dots 4$) – концентрации кислорода, CO_2 , метанола, этанола и ацетата в среде соответственно (верхний индекс * обозначает концентрацию вещества в стационарном состоянии); K_{Li} ($i = 1, 2$) – коэффициент переноса массы для кислорода и CO_2 соответственно; Y_{ij} ($i = 1, 2, 3; j = 1, 3, 4$) – выход бактерий вида i на j -м субстрате; β_{ij} ($i = 1, 2, 3; j = 1, 3, 4$) – коэффициент подобия бактерий вида i субстрату j ; $\tilde{\beta}_{in}$ ($i = 1, 2, 3; j = 1, \dots, 4$) – коэффициент чувствительности бактерий вида i к метаболиту n ; γ_{ij} – удельная скорость выделения внеклеточного метаболита j бактериями вида i .

В работе подробно изучены 6 различных способов лимитирования: метилотрофные бактерии во всех случаях лимитируются концентрацией растворенного кислорода, два вида гетеротрофов лимитируются либо оба промежуточными внеклеточными

метаболитами, либо оба максимальной удельной скоростью роста, либо оба концентрацией растворенного кислорода, либо сочетанием двух разных лимитирующих факторов. Среди полученных результатов необходимо отметить возможность существования устойчивой культуры, состоящей из трех бактериальных видов, конкурирующих за кислород.

Важным направлением микробиологических исследований является изучение генетической неоднородности клеток в непрерывной культуре [24]. Хемостатная модель, описывающая ситуацию, когда исходная форма дает целый веер мутаций с реверсиями, записывается следующим образом

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = \sum_{j=1}^w \dot{x}_j = \bar{\mu}(s) x - Dx; \\ \bar{\mu} = \frac{1}{x} \sum_{j=1}^w \mu_j x_j; \\ \dot{x}_j = \mu_j(s) x_j - Dx_j - \sum_{j \neq i} \lambda_{j \rightarrow i} x_j + \sum_{j \neq i} \lambda_{i \rightarrow j} x_i; \\ \dot{s} = D(s_0 - s) - \sum_{j=1}^w \mu_j(s) \frac{x_j}{Y_j}; \\ \mu_j(s) = \frac{\hat{\mu} s}{K_{s_j} + s}, \end{array} \right.$$

здесь x_i – концентрация i -го варианта; x – суммарная концентрация клеток в хемостатной культуре; $\{\lambda_{i \rightarrow j}\} j=1, \dots, w, i=1, \dots, w, j \neq i$ – матрица всех возможных переходов между вариантами x_i .

Попытка провести количественную оценку возможного вклада процесса диссоциации – расщепления однородной популяции бактерий на варианты, различающиеся генетическими, физиолого-биологическими и морфологическими свойствами – в формирование гетерогенной биологической популяции была предпринята в работах Е. С. Милько с соавторами [20, 43]. Математическая модель для таких процессов выражается системой уравнений

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \hat{\mu}_1 \frac{s}{s+K_1} x_1 - Dx_1 - (v_{12} + v_{13}) \hat{\mu}_1 \frac{s}{s+K_1} x_1 + v_{21} \hat{\mu}_2 \frac{s}{s+K_2} x_2 + v_{31} \hat{\mu}_3 \frac{s}{s+K_3} x_3; \\ \frac{dx_2}{dt} = \hat{\mu}_2 \frac{s}{s+K_2} x_2 - Dx_2 - (v_{21} + v_{23}) \hat{\mu}_2 \frac{s}{s+K_2} x_2 + v_{32} \hat{\mu}_3 \frac{s}{s+K_3} x_3 + v_{12} \hat{\mu}_1 \frac{s}{s+K_1} x_1; \\ \frac{dx_3}{dt} = \hat{\mu}_3 \frac{s}{s+K_3} x_3 - Dx_3 - (v_{32} + v_{31}) \hat{\mu}_3 \frac{s}{s+K_3} x_3 + v_{23} \hat{\mu}_2 \frac{s}{s+K_2} x_2 + v_{13} \hat{\mu}_1 \frac{s}{s+K_1} x_1; \\ \frac{ds}{dt} = Ds_0 - Ds - \left(\hat{\mu}_1 \frac{s}{s+K_1} x_1 + \hat{\mu}_2 \frac{s}{s+K_2} x_2 + \hat{\mu}_3 \frac{s}{s+K_3} x_3 \right) \frac{1}{Y}, \end{cases}$$

где x_1, x_2, x_3 – биомассы R -, S -, и M -диссоциантов соответственно; s – концентрация субстрата в среде; K_i – константа полунасыщения вида i субстратом s ; D – скорость протока; s_0 – начальная концентрация субстрата; Y – экономический коэффициент, принятый в модели одинаковым для всех диссоциантов; v_{ij} $i \neq j, i, j = 1, 2, 3$ – частота диссоциативных переходов.

Важным фактором баланса роста клеток являются затраты энергии на их поддержание. Эти затраты складываются из расходов на повторный синтез нестабильных макромолекул и клеточных структур, на поддержание градиентов веществ между клеткой и окружающей средой, а также между компартментами клетки, на подвижность клеток (если они обладают ею), процесс сброса избыточной энергии, поступающей в клетки [21]. Удельная скорость затрат энергии на поддержание m_s зависит от вида микроорганизмов, субстрата, температуры, возможно, и от других факторов. Влияние концентраций ингибирующих субстратов этанола и цинка на величину m_s клеток этанолассимилирующих дрожжей *Candida valida* изучалось в работе И. Г. Минкевича с соавторами [21]. В результате исследования были получены формулы для скорости потребления энергетического субстрата q_s и удельной скорости роста μ , которые отражают качественные особенности влияния данных субстратов на рост культуры – лимитирования, существования наклонного плато и субстратного ингибирования:

$$q_s(S, C_{Zn}) = q_0 \bar{f}_s(S) \bar{f}_{Zn}(C_{Zn}),$$

$$\mu(S, C_{Zn}) = [q_s(S, C_{Zn}) - m_s^0 - bS - m_{sZn}] \cdot \frac{Y_{X/S}^m}{1 + Y_{X/S}^m}.$$

Член $\bar{f}_s(S)$, описывающий влияние этанола, имеет вид

$$\bar{f}_s(S) = \frac{S}{K_{SE} + S} \left[\frac{1}{1 + (S/K_{IE1})^{N_1}} + a_s \frac{(S/K_{IE1})^{N_1}}{1 + (S/K_{IE1})^{N_1}} \frac{1}{1 + (S/K_{IE2})^{N_2}} \right] (1 + K_I S),$$

член $\bar{f}_{Zn}(C_{Zn})$, описывающий влияние цинка на скорость потребления энергетического субстрата q_S , записывают как

$$\bar{f}_{Zn}(C_{Zn}) = \frac{(C_{Zn})^L}{(K_{SZn})^L + (C_{Zn})^L} \frac{1}{1 + (C_{Zn} / K_{IZn})^{N_3}}.$$

Влияние концентрации цинка в окружении клеток на удельную скорость затрат энергии на $m_{SZn}(C_{Zn})$ описывают выражениями

$$\begin{aligned} m_{CZn}(C_{Zn}) &= 0 \text{ при } C_{Zn1} < C_{Zn} < C_{Zn2} \\ m_{CZn}(C_{Zn}) &= \delta_{Zn1}(C_{Zn1} - C_{Zn2}), \text{ при } C_{Zn} < C_{Zn1} \\ m_{CZn}(C_{Zn}) &= \delta_{Zn2}(C_{Zn} - C_{Zn2}), \text{ при } C_{Zn} > C_{Zn2} \end{aligned}$$

В приведенных формулах C_{Zn} обозначает внешнюю концентрацию цинка, C_{Zn1} и C_{Zn2} – внутреннюю концентрацию цинка, S – концентрацию этанола; $Y_{X/S}^m$ – максимальный выход роста; b – константа; $q_0, a_S, K_{SE}, K_{IE1}, K_{IE2}, K_l, K_{SZn}, K_{IZn}, m_S^0, \delta_{Zn1}, \delta_{Zn2}, L, N_i, i = 1, 2, 3$ – физиологические параметры культуры *Candida valida*.

Предлагаемая модель обеспечивает высокую степень соответствия экспериментальным данным и объясняет многие особенности поведения культуры. По мнению авторов, описанные зависимости могут применяться ко многим органическим и минеральным субстратам, в том числе обладающим токсическим действием на микроорганизмы.

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 05-04-49238 и №05-06-80062.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абросов Н. С. // Экология в России на рубеже XXI века. М.: Научный мир. С. 54.
2. Абросов Н. С., Боголюбов А. А. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука. 327 с.
3. Абросов Н. С., Ковров Б. Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск: Наука. 187 с.
4. Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. С.-Пб.: Гидрометеиздат. 1992. 367 с.
5. Алексеев В. В., Мурзин Н. В. // Моделирование процессов экологического развития. Тр. ВНИИ системных исследований. Вып. 2. М.: 1982. С. 61.
6. Алексеев В. В., Сазыкина Т. Г. // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. N. 3. С. 488.

7. *Барабашева Ю. М., Девяткова Г. Н., Тутубалин В. Н., Угер Е. Г.* // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. N. 2. С. 123.
8. *Боголюбов А. Г.* Математические модели эколого-генетических процессов конкуренции видов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора физико-математических наук. С.-Пб. 34 с.
9. *Болсуновский А. Я.* Эколого-биофизические механизмы доминирования микроводорослей в культуре и водоеме. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Красноярск. 48 с.
10. *Гаузе Г. Ф.* // Зоол. журн. 1935. Т. 14. N. 4. С. 243.
11. *Дегерменджи А. Г.* // Экологический прогноз. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1986. С. 57.
12. *Дегерменджи А. Г.* Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск: Наука. 106 с.
13. *Домбровский Ю. А., Ильичев В. Г., Селютин В. В., Сурков Ф. А.* Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продукции водоемов. Ростов на Дону: Изд-во Ростовского ун-та. 176 с.
14. *Йоргенсен С. Э.* Управление озерными экосистемами. М.: Агропромиздат. 160 с.
15. *Крестин С. В., Розенберг Г. С.* // Биофизика. 1996. Т. 41. Вып. 3. С. 650.
16. *Крупаткина Д. К.* // Биология моря. 1978. Вып. 47. С. 18.
17. *Кучай Л.А.* Использование концепции клеточной квоты в моделях динамики фитопланктона. ДЕП 8567-В85. ВИНТИ. 35 с.
18. *Левич А. П.* // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. Вып. 3. С. 316.
19. *Левич А. П., Личман Е. Г.* // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. N. 5. С. 689.
20. *Милько Е. С., Егоров Н. С.* Гетерогенность популяции бактерий и процесс диссоциации. М.: Изд-во МГУ. 142 с.
21. *Минкевич И. Г., Андреев С. В., Ерошин В. К.* // Микробиология. 1998. Т. 67. N. 2. С. 176.
22. *Одум Ю.* Экология в 2-х т. Т. 1 М.: Мир. 328 с.
23. *Одум Ю.* Экология в 2-х т. Т. 2 М.: Мир. 376 с.
24. *Паников Н.С.* Кинетика роста микроорганизмов. Общие закономерности и экологические приложения. М.: Наука. 309 с.
25. *Ризниченко Г. Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии. Часть 1. Ижевск: ниц «Регулярная и хаотическая динамика». 232 с.
26. *Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та. 302 с.

27. Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Что такое математическая биофизика. (Кинетические модели в биофизике). М.: Просвещение. 136 с.
28. Свирежнев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
29. Силкин В. А., Хайлов К. М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука. 230 с.
30. Тутубалин В. Н., Барабашева Ю. М., Григорян А. А., Девяткова Г. Н., Угер Е. Г. // Вопросы истории естествознания и техники. 1997. N. 3. С. 141.
31. Тутубалин В. Н., Барабашева Ю. М., Девяткова Г. Н., Угер Е. Г. // Историко-математические исследования. Вторая серия. Вып.3(38). М: Янус-К. 1999. С. 249.
32. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир. 1975. 271 с.
33. Финенко З. З., Крупаткина-Акинина Д. К. // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка. 1974. С. 120.
34. Фурсова П. В., Левич А. П. // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов: Обзор. информ. 2002. N. 9. С. 1.
35. Фурсова П. В., Левич А. П., Алексеев В. Л. // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. N. 2. С. 115.
36. Bierman V. J. // Modeling biochemical processes in aquatic ecosystems. 1976. Pp. 1.
37. Birch L. O. // Fortschr. Zool. 1979. V. 25. Pp. 197.
38. Boer P. J. // Neth. J. Zool. 1980. V. 30. Pp. 278.
39. Dauta A. // Annales de limnologie. 1982a. V. 18. N. 3. Pp. 217.
40. Dauta A. // Annales de limnologie. 1982b. V. 18. N. 3. Pp. 263.
41. Dauta A. // Annales de limnologie. 1983. V. 19. N. 2. Pp. 73.
42. Droop M. R. // J. Phycol. 1973. V. 9. Pp. 264.
43. Drozdov-Tichomirov L. N., Grizhebovskaya A. T., Mil'ko E. S. // Acta Biotechnol. 1989. V. 9. N. 5. Pp. 453.
44. Fuhs G. W. // J. Protozool. 1969. V. 5. Pp. 312.
45. Gause G. F. Verification experimentales de la theorie mathematique de la lutte pour la vie. 1935. 87 p.
46. Ghilarov A. M. // Oikos. 1984. V. 43. Pp. 46.
47. González E. J. // Ecological Modelling. 1997. V. 97. Pp. 247.
48. Gutelmacher B. L., Petrova N. A. // Int. Revue der Gesamten Hydrobiologie. 1982. V. 67. N. 6. Pp.837.

- 49 . *Hsu S. B., Hubbell S., Waltman P.* // SIAM J. of Appl. Math. 1977. N. 32. Pp. 366.
- 50 . *Hutchinson G. E.* // Am. Nat. 1961. V. 95. Pp. 137.
- 51 . *Jørgensen S. E.* Handbook on environmental data and ecological parameters. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt. 1162 p.
- 52 . *Ketchum B. H.* // Am. J. Bot. 1939. V. 26. Pp.399.
- 53 . *Kuenzler E. J., Ketchum B. H.* // Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hall. 1962. V. 123. Pp. 134.
- 54 . *Legovic T., Cruzado A.* // Ecological Modelling. 1997. V. 99. Pp.19.
- 55 . *Levin S. A.* // American Naturalist. 1970. V. 104. Pp. 413.
- 56 . *Liebig J.* Chemistry in Its Application to Agriculture and Physiology. London: Taylor and Walton.
- 57 . *Mc Arthur R.* // Ecology. 1958. V. 39. Pp. 599.
- 58 . *Monod J.* Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. Paris: Hermann. 210 p.
- 59 . *Rhee G.- Yull.* // Limnol. And Oceanogr. 1978. V. 23. Pp. 10.
- 60 . *Sjöberg S.* // Contrib. Asko Lab. Univ. Stockholm, Sweden. 1980. V. 20. Pp.105.
- 61 . *Smith V. H.* // Limnol. Oceanogr. 1982. V. 27. Pp. 1101.
- 62 . *Spivak I. R., Rokem J. S.* // Ecological modelling. 1995. V. 80. Pp. 257.
- 63 . *Tilman D.* Resource Competition and Community Structure. New Jersey. 290 p.
- 64 . *Ulanowicz R.E.* Growth and development: Ecosystems Phenomenology. N.Y.: Springer. 203 p.
- 65 . *Volterra V.* // Rapp. P.– V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 1928. V. 3. Pp. 3.

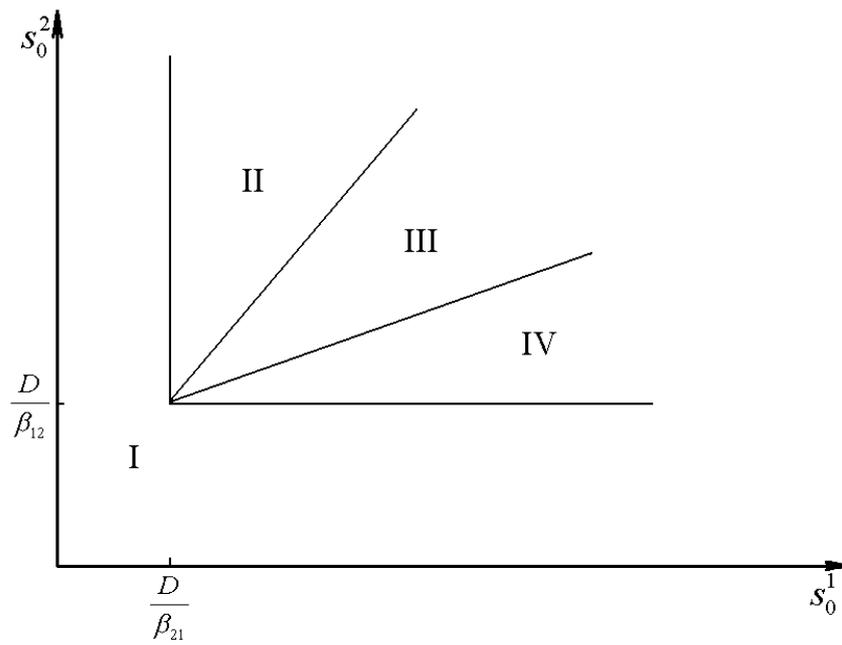


Рис.1.

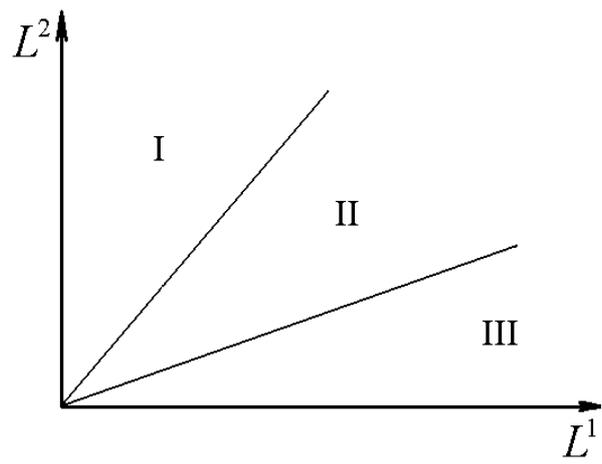
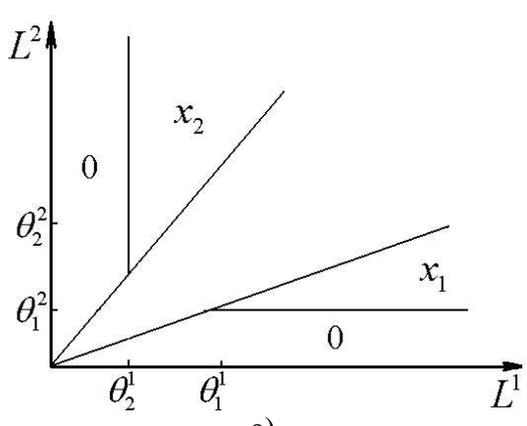
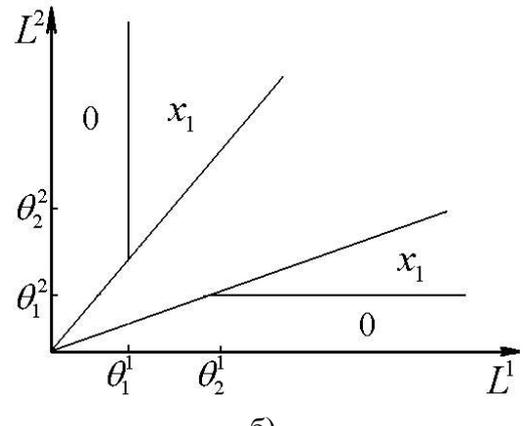


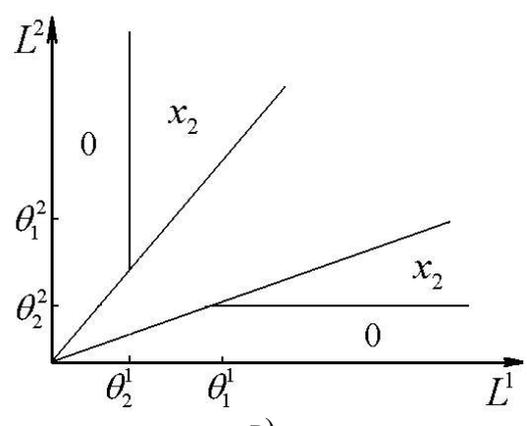
Рис.2



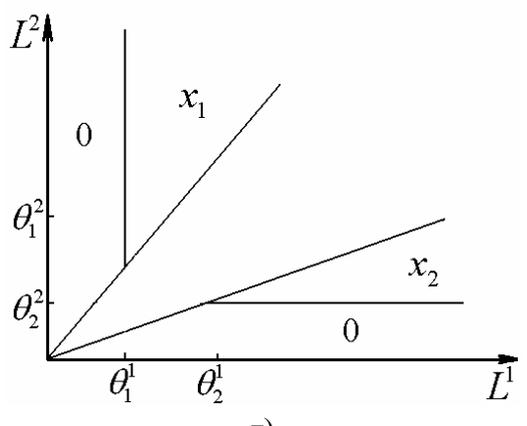
a)



б)



в)



г)

Рис.3

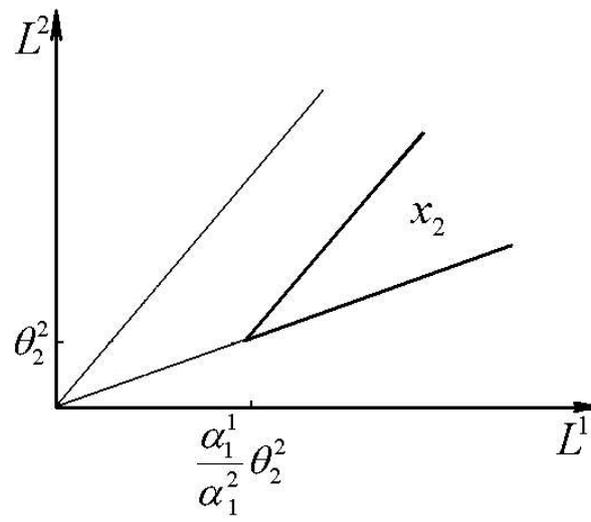


Рис.4

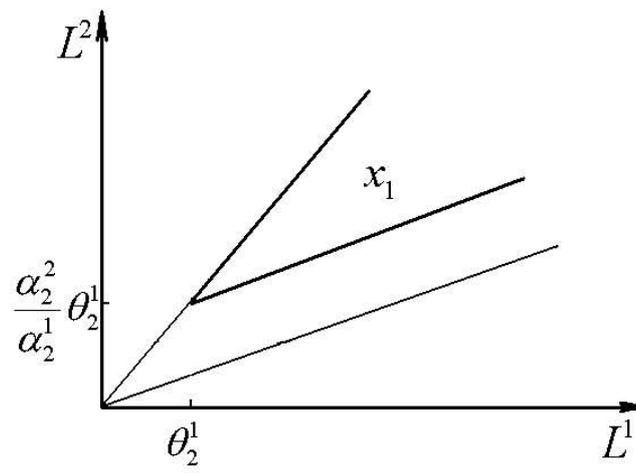


Рис.5

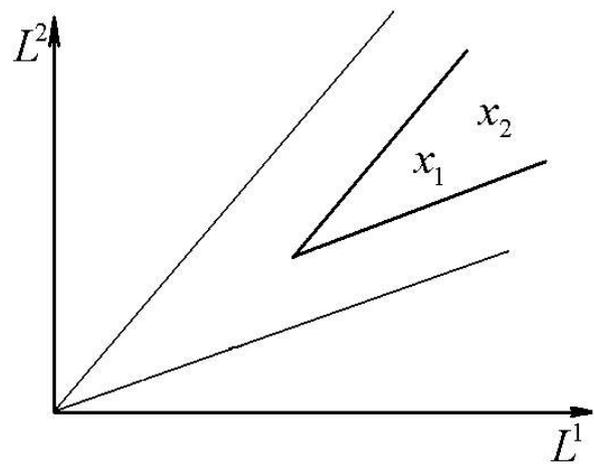


Рис. 6

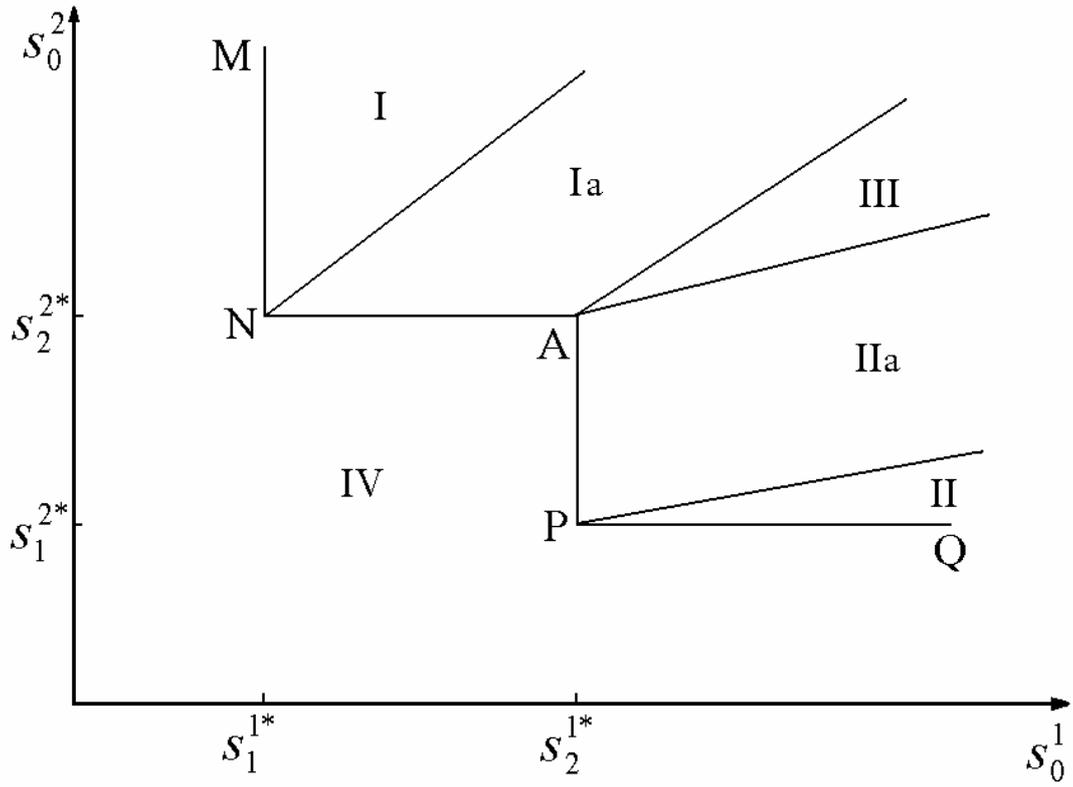


Рис. 7

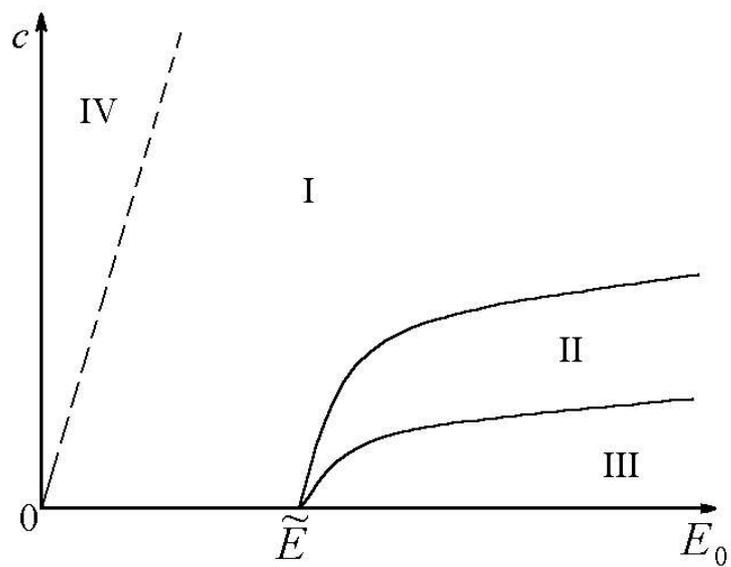
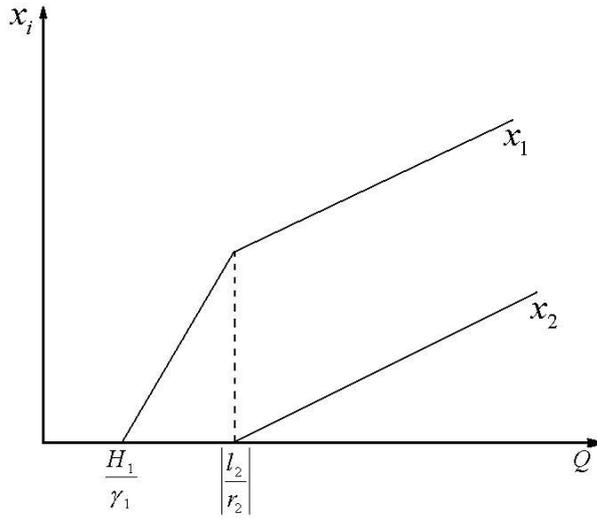
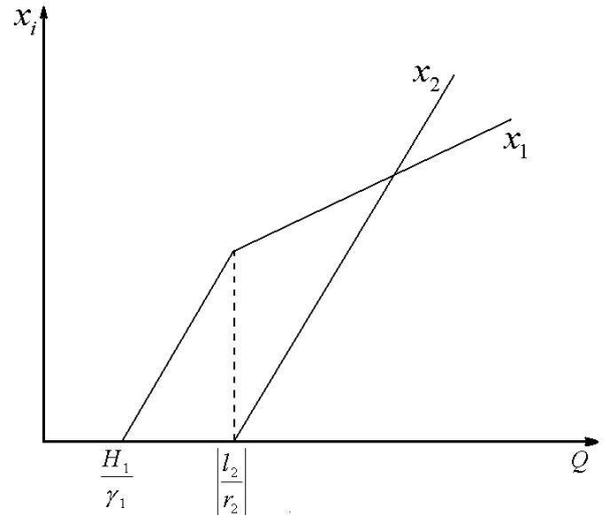


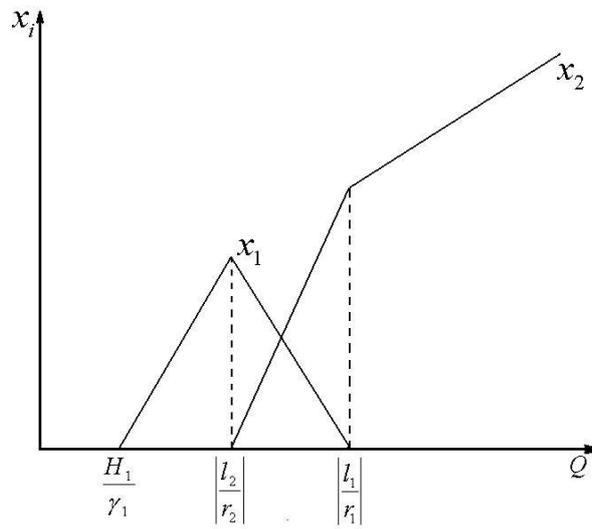
Рис. 8



a)



б)



в)

Рис. 9

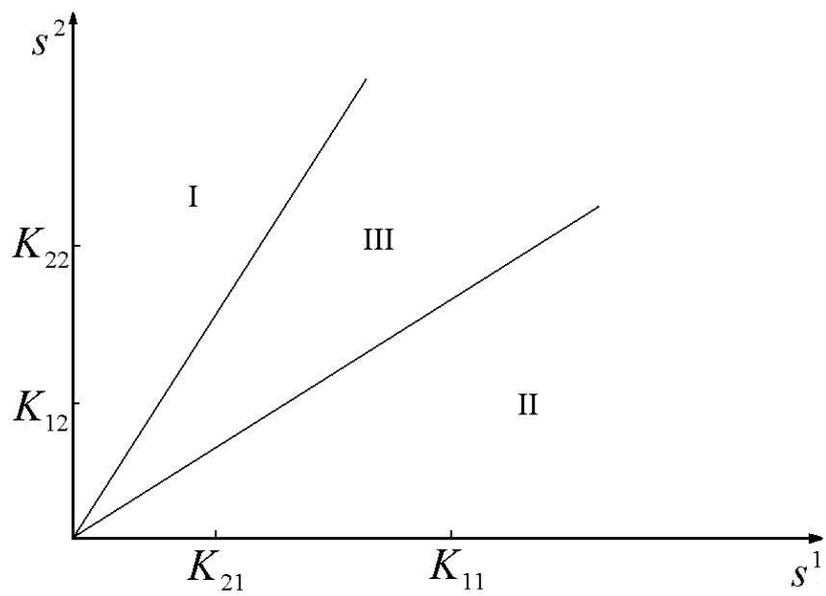
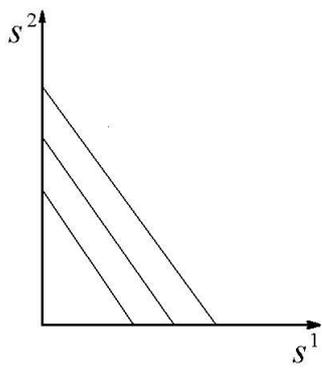
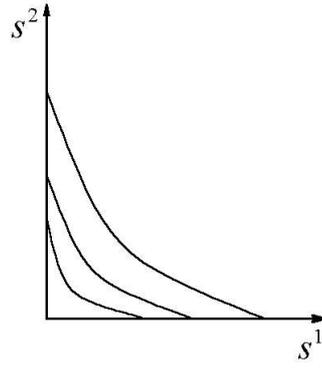


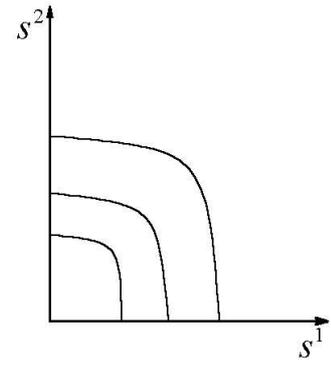
Рис.10



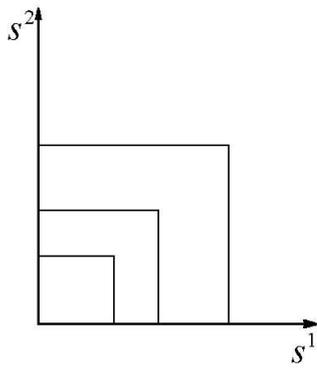
a)



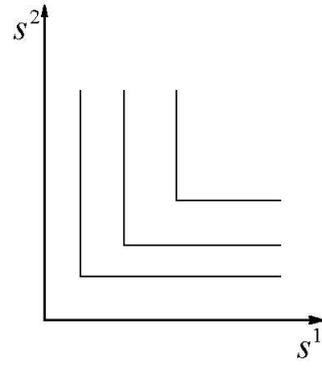
б)



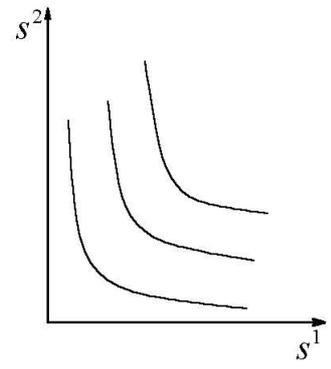
в)



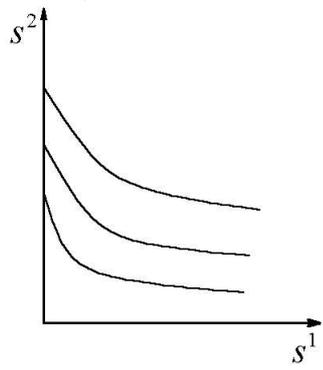
г)



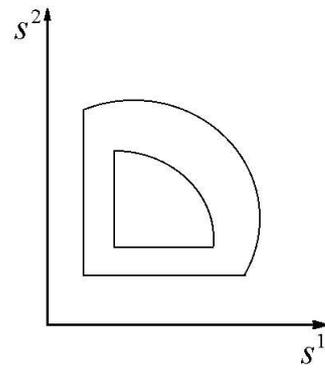
д)



е)

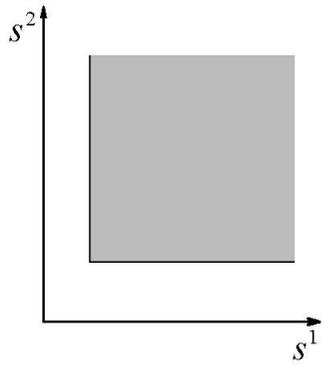


ж)

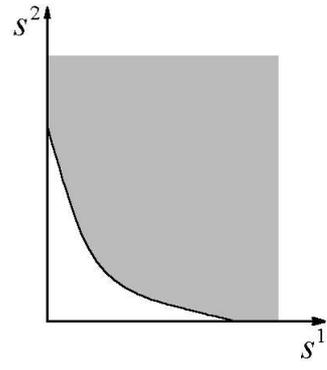


з)

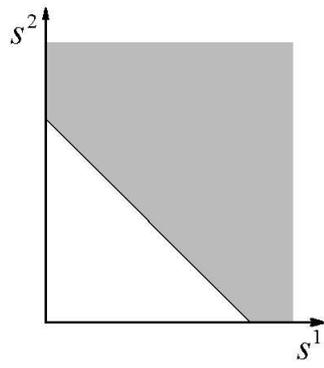
Рис. 11



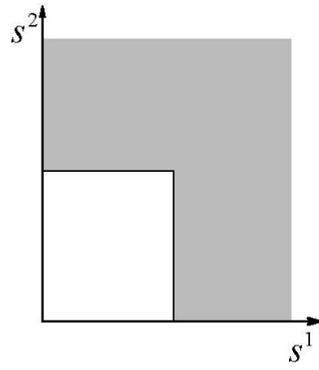
a)



б)



в)



г)

Рис. 12

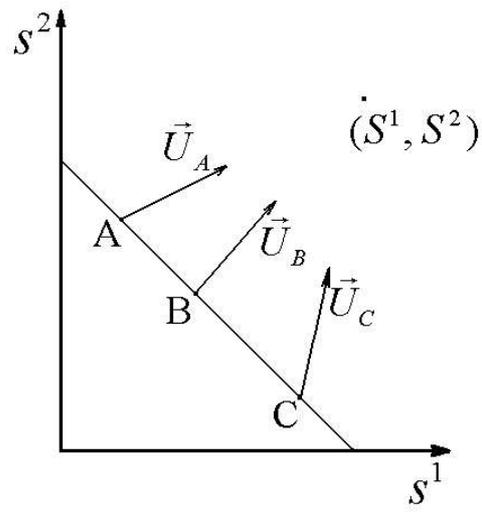
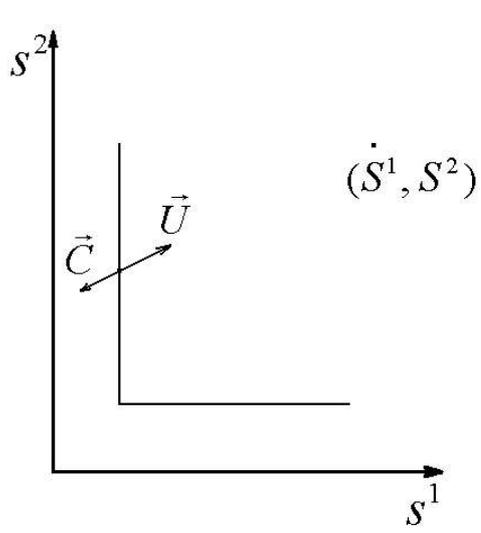
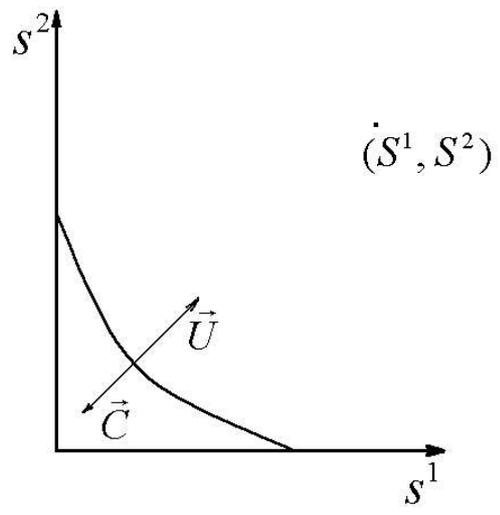


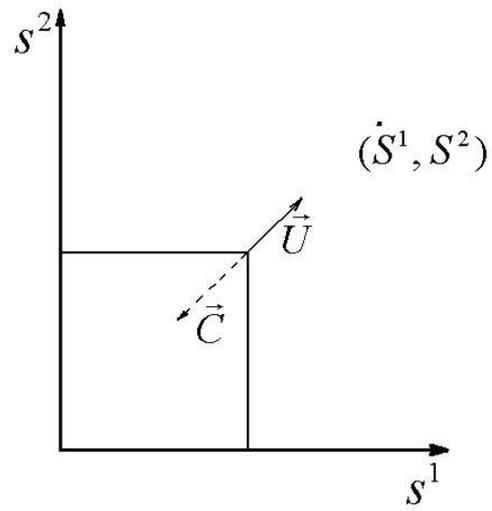
Рис. 13



a)



б)



в)
Рис. 14

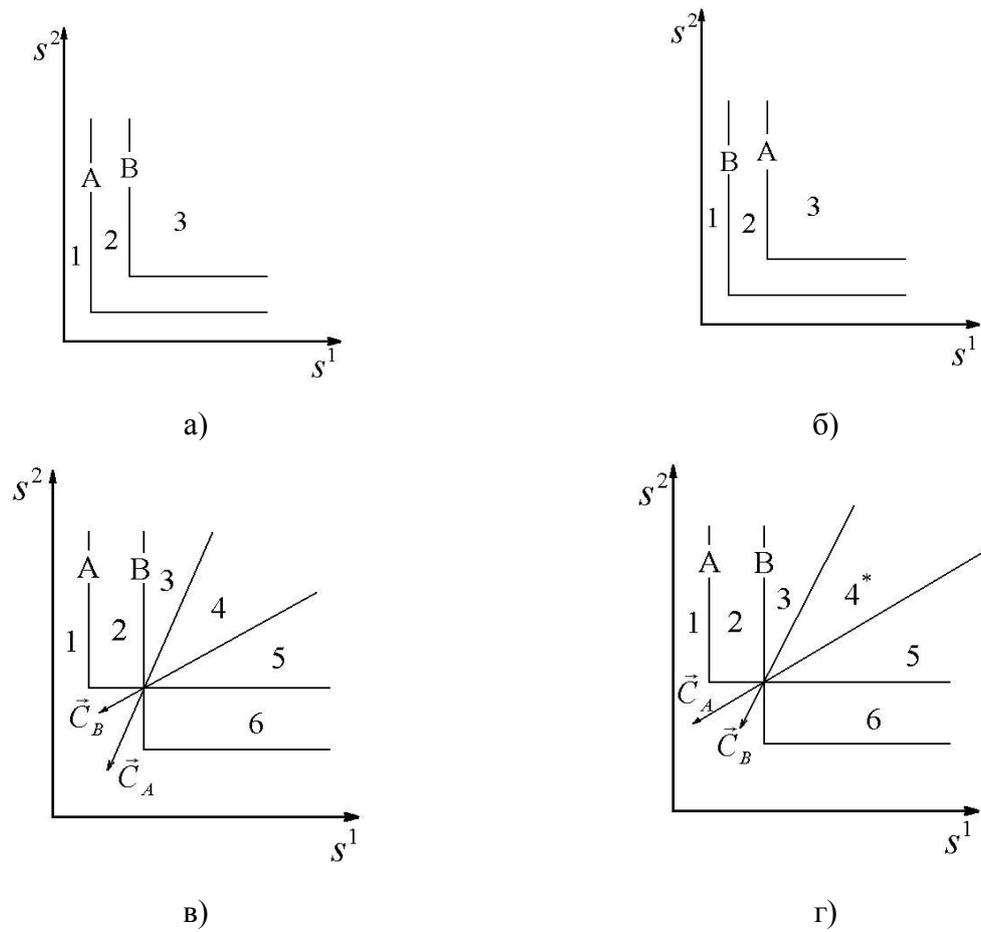


Рис. 15

**Подписи к рисункам в статье Фурсовой П. В., Левича А. П.,
«Дифференциальные уравнения в моделировании сообществ микроорганизмов»**

Рис.1. Первый вид лимитируется ресурсом s^1 , второй – ресурсом s^2 . I – область вымирания обоих видов, II – область существования первого вида, III – область сосуществования, IV – область существования второго вида. D – скорость потока в хемостате; β_{ij} – коэффициент приспособленности i -го вида к j -му ресурсу; s_0^j – концентрация j -го вещества в поступающей в реактор питательной среде.

Рис.2. Разбиение плоскости общих запасов биогенных элементов в зависимости от того, какое вещество является лимитирующим для каждого из видов. α_k^i – содержание k -го элемента в клетках i -го вида; L^1, L^2 – общие запасы питательных веществ. В области I лимитирующим является вещество s^1 , в области III – вещество s^2 , в II – возможны четыре комбинации: популяции лимитируются разными или одинаковыми ресурсами

Рис.3. В области 0 происходит вымирание обоих видов, в области x_1 доминирует первый вид, в области x_2 – второй. $\theta_i^j, \theta_i^j, i, j = 1, 2$ – минимальные концентрации биогенов s^1 и s^2 в среде, необходимые для существования соответственно видов x_1 и x_2 . L^1, L^2 – общие запасы питательных веществ

Рис.4. В области x_2 доминирует второй вид. $\theta_i^j, \theta_i^j, i, j = 1, 2$ – минимальные концентрации биогенов s^1 и s^2 в среде, необходимые для существования соответственно видов x_1 и x_2 . L^1, L^2 – общие запасы питательных веществ

Рис.5. В области x_1 доминирует первый вид. $\theta_i^j, \theta_i^j, i, j = 1, 2$ – минимальные концентрации биогенов s^1 и s^2 в среде, необходимые для существования соответственно видов x_1 и x_2 . L^1, L^2 – общие запасы питательных веществ

Рис.6. В области x_1, x_2 сосуществуют два вида. L^1, L^2 – общие запасы питательных веществ

Рис.7. Разбиение плоскости начальных концентраций питательных веществ $\{s_0^1, s_0^2\}$ на области с разными режимами лимитирования и исходами конкуренции. В области I реализуется преимущество первого вида при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^1 ; в области I_a побеждает первый вид при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго – субстратом s^1 ; в области II конкуренцию выигрывает второй вид при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^2 ; в области II_a выигрывает второй вид при лимитировании второго вида субстратом s^1 , а первого вида – субстратом s^2 . В области III реализуется устойчивое сосуществование конкурентов при

лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго вида – субстратом s^1 . Область IV, границей которой является ломаная линия MNAPQ, – область нулевой биомассы сообщества. Величины s_i^{j*} – концентрации j -го субстрата, при которых скорость роста i -го вида равна скорости его элиминации.

Рис.8. Области различных исходов конкуренции двух видов, рост которых лимитируется интенсивностью света E_0 . В области I закрепляется второй вид (спирулина); в области III – первый (хлорелла); в области II – оба вида существуют совместно. Область IV – область, в которой данные монокультуры не существуют

Рис.9. Различные варианты эволюции фитопланктонного сообщества. x_1, x_2 – концентрации двух видов фитопланктона; Q – запас биогенного вещества, участвующего в круговороте. а) Первый вид с самого начала захватывает лидерство и удерживает его в системе независимо от количества питательного вещества; б) с ростом величины Q ситуация становится более благоприятной для второго вида, происходит смена доминирования; в) первый вид, лучше приспособленный к минеральному субстрату, может полностью быть вытесненным более агрессивным, но нуждающимся в значительных количествах биогенных соединений вторым видом

Рис.10. Возможные исходы конкуренции в модели Р. Петерсена [47]. В области I выигрывает второй вид, в области II – первый, в области III реализуется сосуществование видов. K_{ij} – константа полунасыщения для вида i , лимитируемого веществом j ; s^1, s^2 – концентрации питательных веществ в среде

Рис.11. Изоклины роста организмов, потребляющих различные типы средств существования. s^j – запасы средств существования в данной местности. а) Полностью взаимозаменяемые ресурсы, одно средство можно заменить пропорциональным количеством другого; б) комплементарные средства существования – при одновременном потреблении обоих ресурсов виду требуется меньшее количество средств, чем для прямых изоклин; в) антагонистические средства существования – когда данный вид потребляет одновременно оба средства существования, то для сохранения заданной скорости роста, ему требуется пропорционально больше ресурсов, чем при их потреблении по отдельности; г) полностью антагонистические средства (переключающиеся) – данный вид потребляет либо одно средство существования, либо второе, но не потребляет оба средства одновременно; д) полностью незаменимые средства существования – вид лимитирован одним или вторым средством, и полностью отсутствует взаимозаменяемость между этими средствами; е) взаимодействующие незаменимые средства – есть зоны количеств обоих средств, в которых одно средство может частично заменить другое; ж) полунезаменимые средства существования – одно

совершенно необходимо для роста (изоклина пересекает ось, соответствующую этому ресурсу), а второе может отчасти заменить первое (изоклина проходит параллельно оси этого средства); 3) изоклины образуют замкнутую кривую, что отражает ситуацию, когда при увеличении количества средств существования наступает момент уменьшения роста популяции

Рис.12. Области увеличения (темная область) и уменьшения (светлая область) плотности популяции, на которые изоклина полного отсутствия роста делит пространство средств существования. s^j – запасы средств существования в данной местности. а) Незаменимый ресурс; б) дополнительный (комплементарный) ресурс; в) заменимый ресурс; г) чередующийся ресурс

Рис.13. Изоклина полного отсутствия роста и векторы восстанавливаемости ресурсов \vec{U} для разных мест обитания А, В, С (с разной доступностью ресурсов), имеющих одну и ту же точку восстановления ресурсов (S^1, S^2)

Рис.14. Примеры расположения точки равновесного состояния по отношению к точке восстанавливаемости ресурсов (S^1, S^2) для некоторых классов ресурсов. \vec{U} – вектор восстанавливаемости ресурсов; \vec{C} – вектор потребления. а) Незаменимый ресурс; б) дополнительный (комплементарный) ресурс; в) чередующийся ресурс

Рис.15. Возможные исходы конкурентной борьбы видов А и В за ресурсы s^1 и s^2 . \vec{C} – вектор потребления. а) В местах обитания с точкой восстанавливаемости, находящейся в области 1, оба вида исчезнут. В местах обитания с точкой восстанавливаемости из области 2 вид А достигнет устойчивого равновесного состояния плотности популяции, а вид В исчезнет. В области 3 ресурсов достаточно для раздельного существования обоих видов, однако, при совместном существовании плотность популяции А будет увеличиваться до тех пор, пока точка восстанавливаемости ресурсов не сместится на изоклину полного отсутствия роста и вид В исчезнет; б) виды А и В меняются местами по сравнению со случаем (а); в) точка пересечения изоклин – точка равновесного состояния обоих видов, обладающая локальной устойчивостью. Область 4 – сосуществование двух видов; области 2, 3 – доминирование вида В; область 1 – вымирание обоих видов; г) точка пересечения – точка равновесного состояния, не обладающая локальной устойчивостью. Результаты конкуренции идентичны результатам случая в), за исключением того, что в области 4* верх одерживает либо вид А, либо вид В в зависимости от начальных условий.

DIFFERENTIAL EQUATIONS IN MICROORGANISMS COMMUNITY MODELLING

Fursova P.V., Levich A.P.

Moscow State University, Biology faculty, Moscow

In this paper the review of phytoplankton and microbe communities models, based on differential calculus, is presented. The most frequent dependences of growth rate on environment condition are given. Different ways of limiting resources taking into account are described. The models of microorganisms resource competition, reorganization of community's structure and competitive exclusion are presented. The problem of micro algae growth and harvest control is discussed.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Фурсова Полина Викторовна

Научный сотрудник кафедры биофизики Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, к.ф.-м.н

119992, Москва, ГСП-2, МГУ им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, каф. биофизики.

Тел.: 939-02-89.

e-mail: fursova@biophys.msu.ru, polina_fursova@mail.ru

Левич Александр Петрович

Ведущий научный сотрудник кафедры общей экологии Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, д.б.н.

119992, Москва, ГСП-2, МГУ им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, каф. общей экологии.

Тел.: 939-55-60.

e-mail: apl@chronos.msu.ru