

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====
===== «МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК: 631.46: 517.925

Два подхода к математическому моделированию процессов в лабораторных микроэкосистемах: взгляд извне и изнутри

©2012 Мироненко Л.М.*

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Российская академия наук, Пушкино, Московская область, 142290, Россия

Аннотация. Обсуждаются особенности экспериментов из класса лабораторных микроэкосистем с точки зрения математического моделирования происходящих в них процессов. В качестве примера подробно рассматриваются литературные данные о разложении пшеничной соломы в лабораторной почвенной экосистеме и сравнительная характеристика результатов двух математических моделей разложения растительных остатков в почве, примененных к этим данным. Первая из этих моделей построена на представлениях о ферментативной природе процесса (взгляд «изнутри»), вторая – на представлениях о сукцессии живого населения микроэкосистемы (взгляд «извне»). В том же контексте кратко рассматриваются литературные данные и по водной лабораторной микроэкосистеме.

Ключевые слова: микроэкосистема, растительные остатки, почва, математическая модель, сукцессия.

ВВЕДЕНИЕ

В научной литературе можно найти описания и результаты исследований определенного класса лабораторных микроэкосистем, компоненты которых имеют естественное происхождение и в течение эксперимента не испытывают никаких воздействий со стороны экспериментатора. Т. е., после начальных пертурбаций системы какое-то время развиваются так, как это происходит в природе, поскольку они остаются нетронутыми, за исключением, может быть, косвенного воздействия ограниченности пространства. Могут также контролироваться постоянство температуры и т. п., а в определенные моменты времени экспериментатором могут «инокулироваться» некоторые вещества.

Исследование функционирования таких микроэкосистем предоставляет математику реальную возможность использовать средства математического моделирования как инструмент познания того, что же на самом деле происходит в природе в аналогичных ситуациях. Постоянство условий существования исследуемой системы значительно упрощает эту задачу, которая в полевых условиях ввиду чрезвычайной сложности взаимовлияний меняющихся условий свелась бы к построению лишь имитационной модели.

Действующим началом в этих системах признаются микроорганизмы. В математических моделях (см., например, [1]), для описания функционирования таких систем традиционно используются соотношения Моно [2] или Михаэлиса–Ментен [3],

*lmir2006@yandex.ru

подобно тому, как это делается в работах [4,5], но на более соответствующем материале. Однако для рассматриваемых микроэкосистем такая практика представляется не соответствующей истинному положению дел.

Моно обнаружил и обосновал связь между скоростью роста культур микроорганизмов и концентрацией в среде лимитирующего субстрата. По своей форме это уравнение соответствует зависимости скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата (уравнение Михаэлиса–Ментен). Но в настоящем рассмотрении мы имеем дело с экологическими микросистемами, в которых живое население состоит из множества культур и популяций микроорганизмов и их спутников (симбиотов, хищников и т. п.). Живое здесь с необходимостью должно развиваться по экологическим законам, являющимся в данном случае результирующей всех микробиологических, ферментативных и прочих взаимодействий живого с неживым. Попытка описать функционирование такой системы «изнутри», как результат жизнедеятельности биомассы, развивающейся по законам культур микроорганизмов, их метаболизма и соответствующих ферментативных процессов [1] не представляется убедительной. Необходим взгляд «извне».

Обоснованию последнего тезиса и посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были проанализированы данные эксперимента [6] (см. также рис. 1) и математическая модель [1], посвященная их обработке (см. также рис. 2, уравнение (1)). Для экологического анализа экспериментальных данных применялся соответствующий вариант авторской модели экологической сукцессии [7] (рис. 3, уравнение (2)).

1. Эксперимент

Высушенная и измельченная пшеничная солома, смешанная с водой и промытым песком, выдерживалась в электролитическом респирометре (рис. 1а) при температуре 15⁰ С. Эксперимент имел две ветви (рис. 1б):

- на 10-й день инкубации добавлялся азот (N), в количестве 0.06 мг/г почвы (смеси), на 20-й день – углерод (C), в количестве 1.33 мг/г почвы (нижняя линия схемы эксперимента);
- азот добавлялся в начале эксперимента, углерод – на 10-й день, в тех же количествах (верхняя линия схемы эксперимента).

Основные результаты представлены данными по кумулятивному CO₂, выделявшемуся в системе, и по динамике N живой биомассы, пересчитанной для рис. 1d на углерод (рис. 1с и d, табл. 2).

2. Математическая модель разложения растительных остатков, основанная на представлениях о ферментативной природе процесса

В математической модели [1] все величины выражены в С и N, мг/г почвы (рис. 2). Активным началом является живая биомасса, которая занимает в схеме один блок без подразделений. Биомасса общается со средой через свое лабильное клеточное содержимое, углерод и азот которого пополняется за счет разложения растительных остатков (PO) и гибели организмов. Из запасов этого содержимого живой биомассой синтезируются полисахариды, пополняющие вместе с отмершей биомассой С PO. Доступный азот вынесен в отдельный блок, расходуемый за счет иммобилизации и пополняемый азот отмершей биомассы.

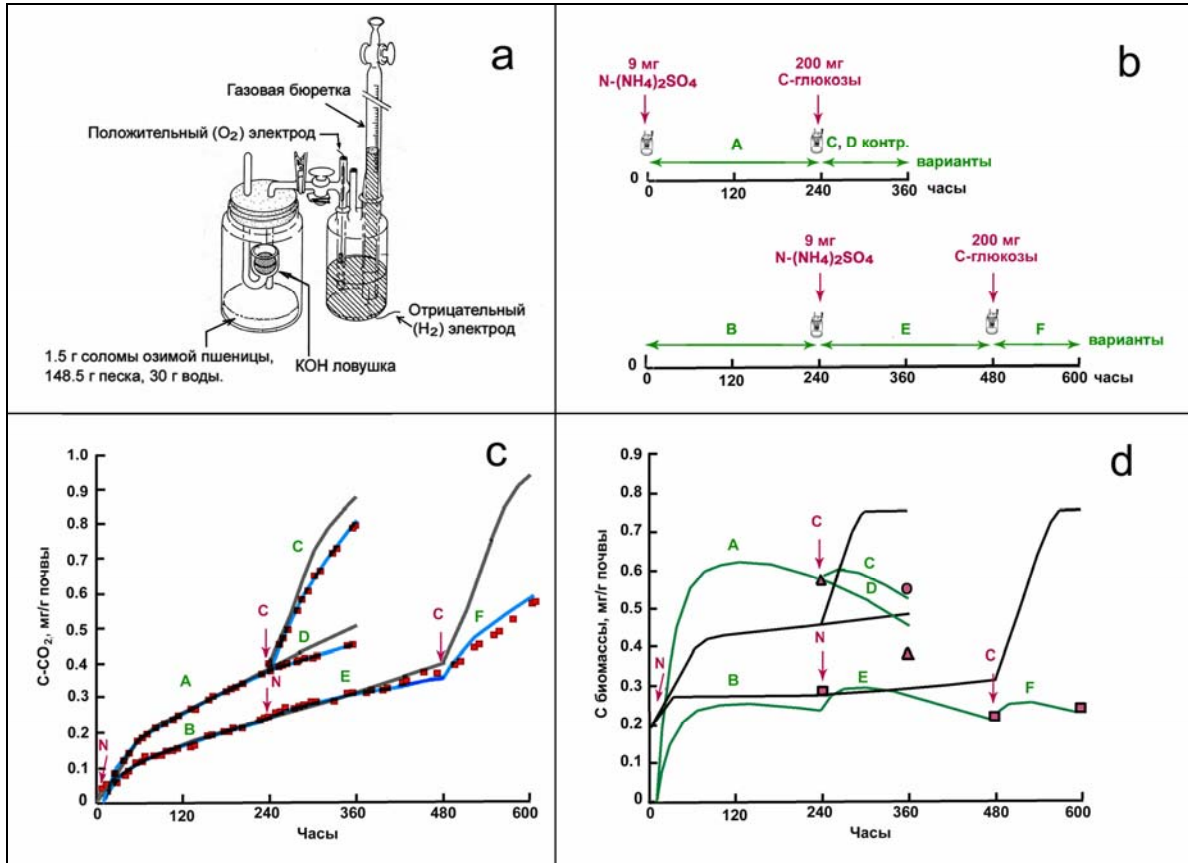


Рис. 1. Принятые к рассмотрению материалы: а – инкубационная система с электролитическим респирометром; б – схема эксперимента; с и d – данные экспериментальные (квадратики, треугольники, кружочки), рассчитанные по модели [1] (черные линии) и рассчитанные по модели, представленной в настоящей работе (синие и зеленые линии).

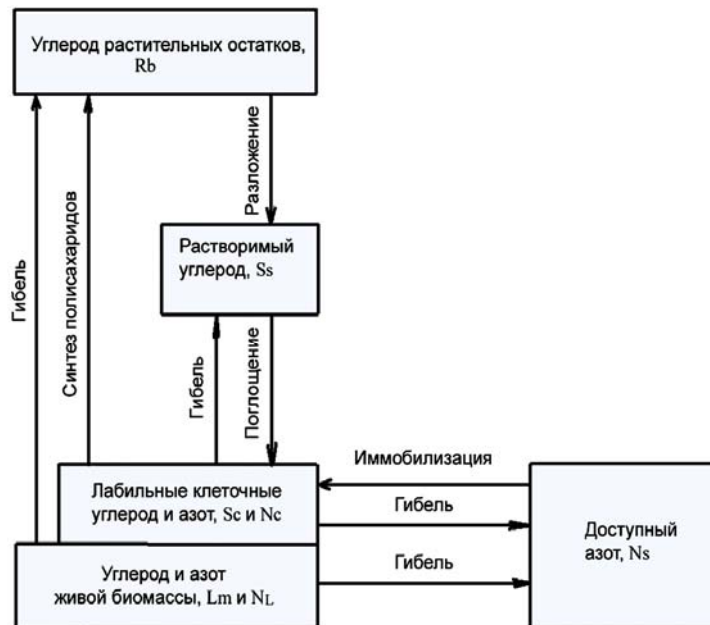


Рис. 2. Концептуальная схема модели разложения растительных остатков [1].

Ниже приводится система уравнений (1), где модель формализована в терминах ферментативной кинетики.

Система уравнений модели [1]:

$$\begin{aligned}
 \frac{dR_B}{dt} &= DL_M + \frac{y_P V_P I_S L_M}{K_P + I_S} - R_D L_M R_B, \\
 \frac{dS_S}{dt} &= R_D L_M R_B + DI_S L_M - \frac{L_M V_S S_S (1 - I_S / S_M)}{K_S + S_S}, \\
 \frac{dS_C}{dt} &= \frac{L_M V_S S_S (1 - I_S / S_M)}{K_S + S_S} - \frac{L_M V_G I_S I_N (1 - L_M / M_B)}{(K_C + I_S)(K_N + I_N)} - \frac{V_R I_S L_M}{K_R + I_S} - \frac{V_P I_S L_M}{K_P + I_S} - DI_S L_M, \\
 \frac{dL_M}{dt} &= \frac{y L_m V_G I_S I_N (1 - L_M / M_B)}{(K_C + I_S)(K_N + I_N)} - DL_M, \\
 \frac{dC_2}{dt} &= \frac{(1 - y) L_m V_G I_S I_N (1 - L_M / M_B)}{(K_C + I_S)(K_N + I_N)} + \frac{V_R I_S L_M}{K_R + I_S} + \frac{(1 - y_P) V_P I_S L_M}{K_P + I_S}, \\
 \frac{dN_S}{dt} &= DI_N L_M + DL_M / C_N - \frac{L_M V_N N_S (1 - I_N / N_M)}{K_H + N_S}, \\
 \frac{dN_C}{dt} &= \frac{L_M V_N N_S (1 - I_N / N_M)}{K_H + N_S} - \frac{y L_m V_G I_S I_N (1 - L_M / M_B)}{C_N (K_C + I_S)(K_N + I_N)} - DI_N L_M, \\
 \frac{dN_L}{dt} &= \frac{y L_m V_G I_S I_N (1 - L_M / M_B)}{C_N (K_C + I_S)(K_N + I_N)} - DL_M / C_N.
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

$$I_S = S_C / L_M, \quad I_N = N_C / L_M, \quad D = B_E \exp(-0.1 I_S / K_R)$$

Определения переменных:

R_B – С РО,

S_S – растворимый углерод,

S_C – лабильный клеточный углерод,

L_M – углерод живой биомассы,

C_2 – кумулятивный С–CO₂,

N_S – доступный азот,

N_C – лабильный клеточный азот,

N_L – азот живой биомассы.

Переменные по углероду выражены в гС г⁻¹ почвы, по азоту – в гN г⁻¹ почвы.

Константы: описание в табл.1.

Пояснения к системе уравнений (1):

- скорость изменения С РО (R_B) складывается из поступлений от отмершей биомассы и полисахаридов за вычетом С разрушающихся R_B ;
- скорость изменения углерода растворимого (S_S) складывается из поступлений от R_B и лабильного клеточного углерода отмершей биомассы за вычетом доли S_S , долженствующей войти в лабильный клеточный углерод;
- скорость изменения углерода лабильного клеточного (S_C) складывается из поступлений от S_S за вычетом S_C , идущего на поддержку жизнедеятельности биомассы, выделение CO₂, респирацию и синтез полисахаридов;
- скорость изменения углерода живой биомассы (L_M) складывается из поступлений от S_C за вычетом соответствующей доли углерода отмершей биомассы;
- скорость изменения кумулятивного С–CO₂ (C_2) складывается из поступлений от S_C плюс углерод, идущий на респирацию и в результате синтеза полисахаридов;

- скорость изменения азота доступного (N_S) складывается из N отмершей биомассы за вычетом N_S , идущего в состав лабильного содержимого клеток;
- скорость изменения азота лабильного клеточного (N_C) складывается из поступлений от N_S за вычетом N_C , идущего на поддержание жизнедеятельности биомассы и отторгающегося с отмершими клетками;
- скорость изменения азота живой биомассы (N_L) складывается из поступлений от N_C за вычетом азота отмершей биомассы.

Таблица 1. Определения, единицы измерения и численные значения для констант системы уравнений модели [1]

Символ	Единицы измерения	Определение	Значение
u_P	г С г ⁻¹ С	коэффициент синтеза полисахаридов	0.85
V_P	гС г ⁻¹ микробного С ч ⁻¹	максимум скорости поглощения С для полисахаридов	0.04
K_P	гС г ⁻¹ микробного С	константа насыщения С для полисахаридов	0.05
R_D	г почвы г ⁻¹ С ч ⁻¹	коэффициент скорости разложения РО	1.08
V_S	гС г ⁻¹ микробного С ч ⁻¹	максимум поглощения почвенного С	0.04
K_S	гС г ⁻¹ почвы	константа насыщения для поглощения почвенного С	1.3×10^{-4}
S_M	гС г ⁻¹ микробного С	максимум лабильного клеточного С	0.1
V_G	гС г ⁻¹ микробного С ч ⁻¹	максимум скорости поглощения С для роста	0.04
M_B	гС г ⁻¹ почвы	С – максимум живой биомассы	10^{-3}
K_C	гС г ⁻¹ микробного С	константа насыщения С для роста	10^{-3}
K_N	гN г ⁻¹ микробного С	константа насыщения N для роста	10^{-4}
V_R	гС г ⁻¹ микробного С ч ⁻¹	максимум поглощения С для респирации	2×10^{-3}
K_R	гС г ⁻¹ микробного С	константа насыщения С для поддержания	10^{-6}
u	г С г ⁻¹ С	коэффициент истинного роста	0.6
C_N	г С г ⁻¹ N	С: N отношение в живой биомассе	8
N_M	гN г ⁻¹ микробного С	максимум лабильного клеточного N	2×10^{-2}
K_H	гN г ⁻¹ почвы	константа насыщения для поглощения N	2×10^{-6}
V_N	гN г ⁻¹ микробного С ч ⁻¹	максимум скорости поглощения N	3×10^{-3}
B_E	ч ⁻¹	максимум скорости отмирания биомассы от голода	6×10^{-3}

Подробности, а также начальные условия приведены в [1].

3. Математическая модель разложения растительных остатков, основанная на представлениях о сукцессии живого населения микрэкосистемы

Настоящая модель является вариантом модели экологической сукцессии [7], адаптированным под рассматриваемый эксперимент [6].

Биомасса и находящийся в обороте субстрат выражены в азоте, выделяющийся кумулятивный CO_2 – в С, мг/г почвы (рис. 3 и уравнения (2)).

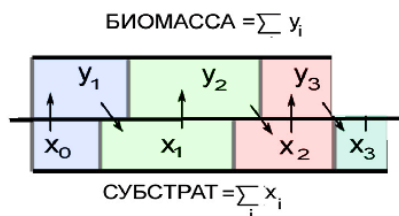


Рис. 3. Концептуальная схема модели, построенной на основе представлений о сукцессии живого населения системы.

Исходя из степени согласия сукцессионной динамики биомассы [7, рис. 1] и рассматриваемых экспериментальных данных, в модели постулированы 3 сообщества организмов** с биомассами y_1 , y_2 и y_3 , потребляющих субстраты x_0 , x_1 , x_2 , соответственно. А именно, азот в составе субстрата x_0 поглощается биомассой y_1 , затем переходит с отмершей частью биомассы y_1 в состав субстрата x_1 , откуда вновь поглощается уже биомассой y_2 , и т. д.

Модель [7] формировалась, согласно определению сукцессии по Ф. Клементсу [8], как процесс сменяющих друг друга во времени сообществ, где каждое предыдущее сообщество формирует условия для развития последующего в одном и том же участке пространства. Соответственно, в настоящей модели полагается, что первоначально однородный по пространству субстрат x_0 по мере его переработки биомассой y_1 местами становится для организмов 1-го сообщества неприемлемым; при этом открывается доступ к субстрату x_1 для организмов 2-го сообщества, и т. д.

В результате и субстрат, и вся совокупность биомасс сообществ сукцессионного ряда приобретают изменяющийся во времени смешанный, мозаичный вид. На схеме модели (рис. 3) изображен один из моментов такого смешения.

Ниже приводится система уравнений (2) данной модели.

Система является попыткой описать биологический круговорот в микроэкосистеме с самых общих позиций потребления и отмирания.

Система имеет 4 параметра: константу скорости потребления субстрата a и константу скорости отмирания биомассы b ; константа c определяется из опыта, поскольку предполагается зависящей от видового состава сообществ. Константа A есть количество азота, вовлекаемое в круговорот на начало исследования.

Таким образом, константы скоростей для всех переменных y_1 , y_2 и y_3 , составляющих биомассу, одинаковы, так же, как и соответствующие константы для субстратов x_0 , x_1 , x_2 , x_3 . Тем не менее, азот субстрата и азот биомассы каждого последующего сообщества растут медленнее предыдущего, что объясняется тем, что $b < a$.

Система уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dx_0}{dt} &= -ax_0, & \frac{dy_1}{dt} &= ax_0 - by_1, & \frac{dx_1}{dt} &= by_1 - ax_1, & \frac{dy_2}{dt} &= ax_1 - by_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= by_2 - ax_2, & \frac{dy_3}{dt} &= ax_2 - by_3, & \frac{dx_3}{dt} &= by_3, & \frac{dC_2}{dt} &= c \sum_{i=0}^2 ax_i. \end{aligned} \tag{2}$$

**Здесь и далее в модели сукцессии [7] полагается, что биомасса *организмов* включает в себя не только биомассу микроорганизмов, но и биомассы симбионтов, паразитов, хищников и т. п., сопровождающих микроорганизмы от их зарождения до отмирания.

Начальные условия: $x_0(0) = A$, $y_i(0) = x_i(0) = 0$, $i = 1, 2, 3$.

Константы: $a = 0.038/\text{ч}$, $b = 0.0072/\text{ч}$, c и A определяются из условий опыта.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ И РАСЧЕТНЫХ ДАННЫХ

1. Эксперимент

Рассматриваемые в настоящей работе экспериментальные данные [6] (см. также рис. 1, табл. 2) имеют ряд замечательных особенностей.

Азот и углерод являются первостепенными биофильными элементами. Естественно предположить, что динамика CO_2 и азота биомассы диктуется соотношением доступных азота и углерода в системе. Чем больше азота, тем больше должно расходоваться углерода при достаточном его количестве и выделяться CO_2 , тем больше биомасса, и наоборот.

Однако эксперимент показал нечто другое, в результате чего возник ряд следующих вопросов.

В1. Варианты А и В (контроль), 0–240 ч. Отношение количеств С– CO_2 , выделившихся к 240 ч в вариантах А и В, равно 1.6. Отношения азота биомассы, азота доступного и N общего, а также азота приросшей биомассы к 240 ч равны 1.9, 3.5, 2.2 и 3.5, соответственно. Т. е. в варианте В С– CO_2 выделилось больше ожидаемого (табл. 2, рис. 1с). Почему?

В2. Вариант А и В (контроль), 0–240 ч. К 240 ч азот общий (доступный + биомассы) вырос в А на 0.003, а в В – на 0.013 мг/г почвы. Откуда взялся дополнительный азот?

В3. Варианты А и В, 60 ч инкубации. Присутствует излом линий кумулятивного С– CO_2 на момент 60 ч инкубации одновременно в обеих ветвях эксперимента (рис. 1с). Чем вызван?

В4. Вариант D, 240–360 ч, верхняя ветвь, контроль. Темпы прироста С– CO_2 снижаются (рис. 1с.), азот и углерод биомассы к 360 ч заметно уменьшились (рис. 1d, треугольник, табл. 2), что воспринимается преждевременным, поскольку азот и углерод в системе достаточно, да и солома, как известно, разлагается гораздо дольше 10-ти дней (рис. 1с.). Что происходит?

В5. Вариант E, 240–480 ч, нижняя ветвь. Добавление азота в 240 ч (рис. 1b, нижняя ветвь) не вызвало заметных изменений в темпах прироста кумулятивного С– CO_2 в этом интервале времени (рис. 1с), а азот и углерод биомассы*** к 480 ч даже уменьшились (рис. 1d, квадратики; табл. 2), и это на фоне острого дефицита азота в системе нижней ветви (C/N в соломе равнялось 150). Почему?

В6. Вариант C, 240–360 ч, верхняя ветвь, и вариант F, 480–600 ч, нижняя ветвь. К моментам добавления глюкозы 240 ч в верхней ветви и 480 ч в нижней ветви выделились практически равные количества С– CO_2 , 0.37 и 0.36 мг/г почвы, соответственно (табл. 2, рис. 1с) при резком различии в азоте биомассы, 0.072 и 0.027 мг/г почвы, соответственно (табл. 2, рис. 1d). По истечении времени инкубации в вариантах C и F резко увеличились темпы роста С– CO_2 , но азот биомассы, вместо того, чтобы возрасти, слегка даже снизился до 0.069 мг/г почвы в варианте А и лишь слегка возрос до 0.030 мг/г почвы в варианте F. Почему?

Ниже рассматривается, как разрешаются эти вопросы в математической модели [1] и авторской модели разложения РО. Вопросы и пояснения к ним в подразделах 1, 2 и 3 имеют одинаковую нумерацию.

*** В целях более полного соответствия данным на рис. 3 в работе [1], азот биомассы был пересчитан для рис. 1 d на углерод биомассы, исходя из предложенного этими авторами соотношения C/N биомассы, равного 8.

Таблица 2. Выборка экспериментальных данных из табл. 2 работы [1] и табл. 3 работы [6], с пересчетом на мг/г почвы, и соответствующие расчетные данные

Варианты	Статус	Время, ч	N эксперимента		Расчетный N биомассы		Выделившийся C-CO ₂ , экспер.	Значения коэф. c в урав. (1) для dC_2/dt , $\frac{мгC}{мгN \cdot ч}$
			доступный	биомассы	Модель Knapp et al.	Авторская модель		
A	N ₊ ¹⁾ + азот	0	0.067	0.023	0.023	0.000	0.00	–
A	N ₊	240	0.021	0.072	0.057	0.072	0.37	2.00
D	N ₊	360	не опр.	0.047	0.059	0.057	0.06	2.00
C	N ₊ + глюкоза	360	не опр.	0.069	0.093	0.065	0.48	8.00
B	N ₋ ²⁾	0	0.0069	0.023	0.023	0.000	0.00	–
B	N ₋	240	0.006	0.037	0.033	0.029	0.23	3.05
E	N ₋ + азот	480	не опр.	0.027	0.039	0.027	0.13	2.00
F	N ₋ + глюкоза	600	не опр.	0.030	0.093	0.030	0.21	8.00

¹⁾ Ветвь эксперимента с добавлением N в начале инкубации

²⁾ Ветвь эксперимента без добавления N в начале инкубации

2. Математическая модель разложения растительных остатков, основанная на представлениях о ферментативной природе процесса

Ниже приведены основные результаты модели [1].

В 1. Больше, чем ожидалось, количество C–CO₂ выделилось к 240 ч в варианте В по причине формализации в модели синтеза полисахаридов, который, как и прирост биомассы и респирация, идет с выделением CO₂ и инициируется, по мнению авторов, при низком содержании азота в системе.

В 2. Возрастание азота в системе, вариант В. В модели не рассматривалось.

В 3. Излом кривых C–CO₂. К 60 ч инкубации истощается запас растворимого углерода пшеничной соломы в обеих ветвях эксперимента. Далее резервуар S_s пополняется лишь за счет разложения РО R_b . Тот факт, что на выделение C–CO₂ к 60 ч потрачено гораздо меньше растворимого углерода в нижней ветви, чем в верхней (рис. 1с), объясняется тем, что соответствующая доля растворимого углерода пошла на синтез полисахаридов.

В 4. Снижение темпов роста C–CO₂, заметное уменьшение биомассы, вариант D. В модели не рассматривалось. Расчетные данные заметно расходятся с экспериментом (рис. 1с и d, табл. 2).

В 5. Отсутствие реакции со стороны системы на добавление азота в 240 ч, нижняя ветвь. Авторы предположили физиологические изменения в биомассе и лимитирование процесса растворимым углеродом. В данные на этот момент азот не вводился.

В 6. Резкое возрастание темпов роста C–CO₂ и, в то же время, слабые изменения в N биомассы к 360 ч в варианте С, верхняя ветвь (глюкоза добавлена в 240 ч) и к 600 ч в варианте F, нижняя ветвь (глюкоза добавлена в 480 ч). Расчетные данные сильно расходятся с экспериментом (рис. 1с и d, табл. 2). Авторы объясняют это тем, что, вероятно, добавленная глюкоза плохо перемешалась со смесью в сосуде, а также смесь могла подсохнуть за время инкубации [1]. Однако, что касается азота биомассы, то для нее в обоих вариантах С и F получен принципиально неверный результат, обусловленный уравнениями (1) самой модели. А именно: согласно расчетным данным (рис. 1d, табл. 2) весь доступный азот, находившийся в системе, к концу инкубации оказался практически полностью поглощен биомассой, причем такое положение дел не было случайным, мгновенным, а после его достижения сохранялось достаточное время

до конца инкубации. Подобных явлений не наблюдается в природе, поскольку живое, вобрав в себя весь главнейший для его жизнедеятельности элемент из среды обитания, не сможет существовать в таком состоянии продолжительное время ввиду невозможности обмена со средой. Все это свидетельствует о серьезных недочетах в модели.

3. Математическая модель разложения растительных остатков, основанная на представлениях о сукцессии живого населения микроэкосистемы

Несмотря на внешнюю простоту схемы (рис. 3) и уравнений (2) сукцессионной модели [7], она базируется на ряде нетривиальных положений и таит в себе нетривиальные следствия. А именно:

- биофильный элемент, круговорот которого описывается уравнениями (2), лимитирует этот процесс; прочие необходимые для жизнедеятельности элементы захватываются биомассой в определенной пропорции к данному элементу; в настоящей модели в качестве такового был выбран азот; случаи, где это условие для азота не соблюдается, будут оговорены особо;
- принято, что азот биомассы, зафиксированный в эксперименте [6] на начало инкубации (табл. 2), очень скоро поступил в фонд доступного азота системы, поскольку присутствовавшие в воде, соломе и песке организмы отмерли в результате пертурбаций и в новых условиях, и на их месте активизировались иные, находящиеся до этого в латентной форме с практически нулевой биомассой; таким образом, на начало инкубации (0 ч) для обеих ветвей эксперимента азот биомассы был принят равным нулю (рис. 1d; табл. 2);
- расчеты по системе уравнений модели показали, что расчетные кривые практически совпадают с экспериментальными (рис. 1c) только если первые сдвинуть вдоль оси времени на 12 ч; таким образом, благодаря модели обнаруживается факт наличия 12-тичасового периода самонастройки микроэкосистемы после перенесенных пертурбаций; а наши расчеты, соответственно, начинаются с конца 1-го дня инкубации.

Далее согласно списку из подраздела 1 (эксперимент).

В 1. Больше, чем ожидалось, количество $C-CO_2$ выделилось к 240 ч в варианте В, предположительно, по причине явления азотфиксации [9] в системе, поскольку общий азот в ней заметно прирос, на 0.13 мг/г почвы (табл. 2). Можно предположить, что при азотфиксации тратится большое количество углерода, и, соответственно, выделяется больше $C-CO_2$. В варианте А общий азот также прирос, но незначительно – на 0.003 мг/г почвы.

В 2. Возрастание азота в системе, варианты В и А. Ответ – в п. 1. Механизм азотфиксации не известен в полной мере. Поэтому количества азота, приросшего в обоих вариантах к 240 ч инкубации, вводились в фонд 1-го субстрата модели. В результате соответствующие значения параметра А в начальных условиях системы уравнений (2) слагались из азота доступного и азота биомассы^{****}, известных экспериментально на 0 ч, плюс приросший азот (табл. 2).

В 3. Излом кривых $C-CO_2$. Излом кривой $C-CO_2$, согласно настоящей модели, происходит из-за быстрого изменения суммарного субстрата $x_0 + x_1 + x_2$, в период времени около 60 ч инкубации. При этом нельзя сказать, что субстрат x_0 (легкодоступный) к этому времени истощается (см. рис. 4), как это утверждают Knapp et al. [1]. Положение и форма графиков изменения субстратов x_0 , x_1 , x_2 (и биомасс y_1 , y_2 и y_3) показывают, что динамика этих величин вдоль оси времени не зависит от

**** Биомасса, присутствовавшая в системе в 0 ч эксперимента, полагается отмершей. См. соответствующий комментарий в начале этого подраздела

запасов субстрата в системе (от величины параметра A в уравнениях (1)), которые влияют только на амплитуду колебаний (растянутость или сжатость вдоль оси субстрата). Поэтому излом в кривых $C-CO_2$, рассчитанных по настоящей модели (рис. 1с и d) происходит одновременно для обеих ветвей эксперимента.

В 4. Снижение темпа роста $C-CO_2$, заметное уменьшение биомассы, вариант D. Скорость выделения $C-CO_2$ зависит от динамики величин субстратов x_0 , x_1 , x_2 (см. уравнение для $C-CO_2$ в (2)). Из рис. 4 видно, что к 240 ч достигается максимум третьей и последней составляющей субстрата, после чего кривая суммарного субстрата начинает спадать несколько быстрее, что соответствующим образом отражается на снижении темпа роста $C-CO_2$. Азот биомассы начинает спадать около 120 ч, после 240 ч – несколько быстрее. Подобные явления имеют место потому, что сукцессионная цепь в данном случае состоит только из 3-х сообществ (ср. с рис. 1 в [7]), количество которых было определено изначально именно по этим явлениям, замеченным в данных эксперимента. Выбор цепи из 3-х сообществ имеет реальное обоснование. Известно, что главными компонентами РО являются легкорастворимые вещества, целлюлоза и лигнин. Воски, смолы, и другие вещества представлены в РО в небольшом количестве. РО разлагаются группами микроорганизмов, каждая из которых специализируется, в большинстве случаев, на переработке какой-либо одной из этих компонент [9, 10]. Поэтому естественно предположить, что 1-е сообщество сукцессионной цепи перерабатывает растворимые вещества, освобождая 2-му сообществу, специализирующемуся на целлюлозе, путь к таковой, после переработки которой получает доступ к лигнину 3-е сообщество, специализирующееся на разложении лигнина. Все компоненты растительных тканей связаны между собой и этими связями на некоторое время защищены от разрушения. Организмы, перерабатывающие растворимые вещества, получают к ним доступ там, где ткань уже нарушена химическим или механическим путем, например, на концах нарезанной соломы (см. также [11]). Поэтому естественно допустить, что указанные вещества на участках, где была нарушена цельность соломы, к 240 ч варианта А стали истощаться и процесс стал затухать. Более длительное разложение таких РО, как солома, наблюдаемое в природе, имеет место, по-видимому, по причине постоянно происходящих нарушений их тканей. От таких случайных нарушений РО, находящиеся в инкубационном сосуде лабораторной экосистемы, защищены.

В 5. Отсутствие реакции со стороны системы на добавление азота в 240 ч, нижняя ветвь. Повторимся, что в настоящей модели положение и форма графиков изменения субстратов x_0 , x_1 , x_2 (и биомасс y_1 , y_2 и y_3) показывают, что динамика этих величин вдоль оси времени не зависит от запасов субстрата в системе (от величины параметра A в уравнениях (1)), которые влияют только на амплитуду колебаний (растянутость или сжатость вдоль оси субстрата). Поэтому после 240 ч в нижней ветви эксперимента (рис. 1b) предполагается та же ситуация, как и в верхней (см. п. В4). Добавление азота выправило бы положение дел, если бы этому способствовали размеры фонда растворимого углерода, еще не выработанного полностью по причине низкого азота в варианте В, и который теперь стал лимитировать процесс. Таким образом, согласно настоящей модели указанная реакция системы на добавление азота все-таки имела место, но выразилась только в поддержании прежних темпов выделения $C-CO_2$, которое произошло за счет потребления соответствующего количества из добавленного азота, составившего, по нашим расчетам, всего лишь 0.0004 из добавленных 0.06 мг/г почвы.

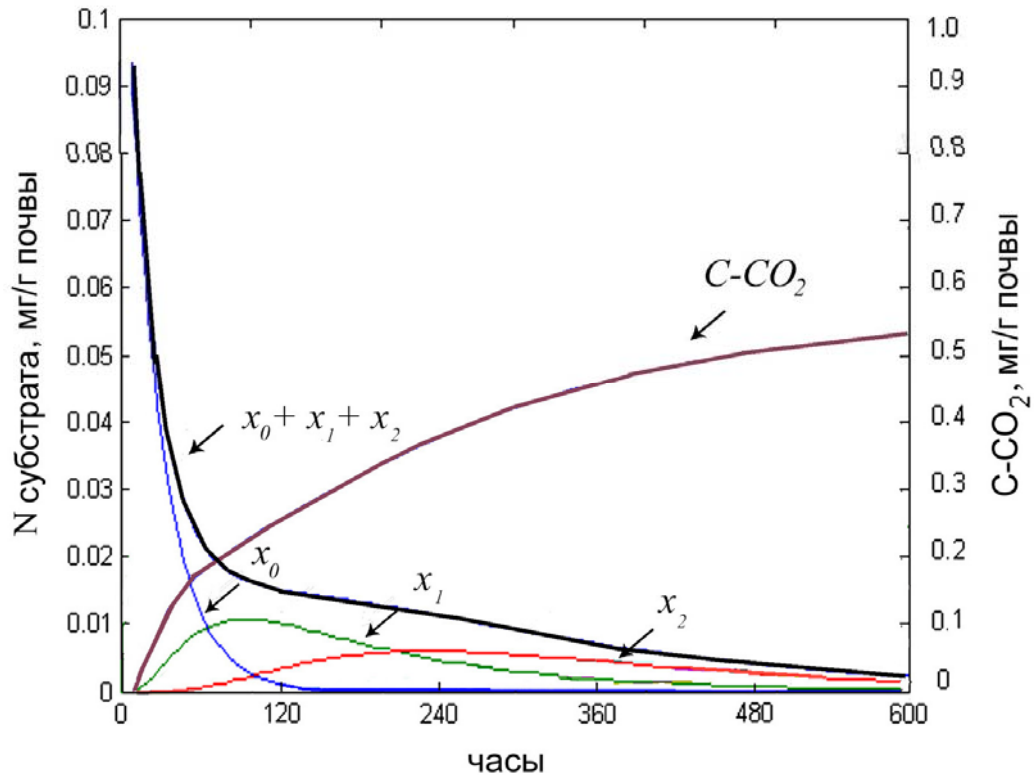


Рис. 4. Кривые $C-CO_2$, N суммарного субстрата и его составляющих, рассчитанные для вариантов А и D (рис. 1b), но в целях наглядности продленных до 600 ч.

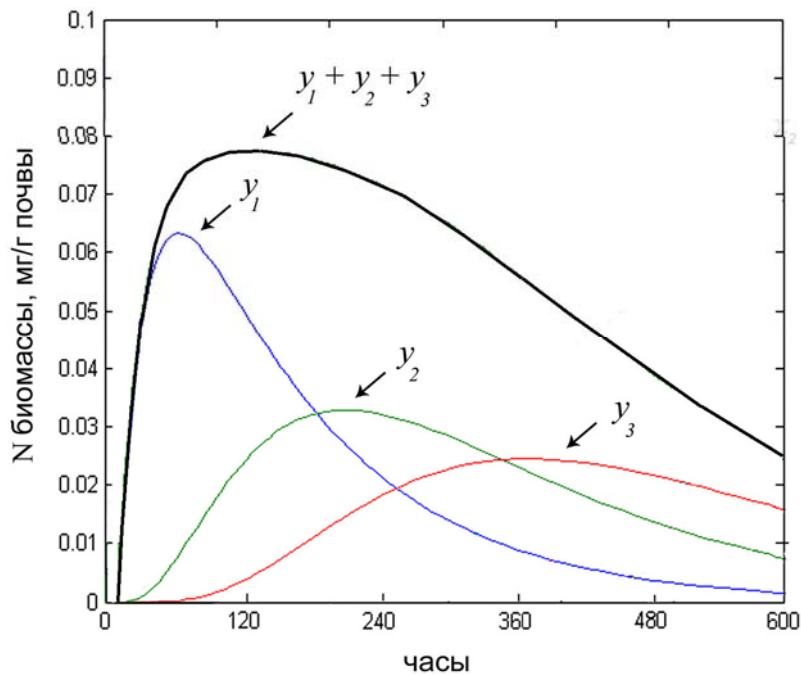


Рис. 5. Кривые азота суммарной биомассы и ее составляющих, рассчитанные для вариантов А и D (рис. 1b), но в целях наглядности продленных до 600 ч.

В 6. Резкое возрастание темпов роста $C-CO_2$ и, в то же время, слабые изменения в азоте биомассы к 360 ч в варианте С, верхняя ветвь (глюкоза добавлена в 240 ч) и к 600 ч в варианте F, нижняя ветвь (глюкоза добавлена в 480 ч). Прежде всего отметим особую роль коэффициента c в уравнении для $C-CO_2$ в системе уравнений (2). Значения c задавались в зависимости от степени соответствия расчетных данных экспериментальным. Они меняются от варианта к варианту (табл. 2). Разными значениями коэффициента c получились, по-видимому, по причине соответствующих различий в

видовом составе живого населения микроэкосистемы, а также в характере потребляемого субстрата. Для вариантов А, D и E $c = 2$. Эти варианты объединяет то обстоятельство, что в их средах содержался добавленный азот, и процесс оказался лимитированным по растворимому углероду. Вполне возможно, что в связи с этим в составе соответствующих сообществ стали преобладать автотрофы, фиксирующие углерод из углекислоты воздуха. В результате большая часть выделявшегося C–CO₂ оставалась бы в системе. Для варианта В $c = 3.5$. Этот вариант лимитирован по азоту. В таких случаях обычно предполагается азотфиксация [9]. Механизм этого явления недостаточно изучен, чтобы его можно было формализовать, однако наличие азотфиксаторов в системе явно повлияло на количество выделившегося C–CO₂. Для вариантов С и F, в средах которых присутствовали добавленные азот и углерод, $c = 8$. Если бы в начале этих вариантов не была добавлена глюкоза, то следовало бы ожидать развития событий по сценарию, представленному на рис. 4 и 5. Этот сценарий и имел место, однако на фоне затухающей деятельности целлюлозо- и лигниноразлагателей активно выступили, по-видимому, те из последних, которые соответствующим образом включились в цепь потребляющих углерод глюкозы сообществ, с лидирующими в ней организмами 1-го сообщества (y_1). Поскольку глюкоза, в отличие от целлюлозы и лигнина, разлагается легко и с выделением большего количества C–CO₂, коэффициент c принял для этих вариантов наибольшее значение по эксперименту.

Таким образом, уже можно сравнить результаты по исследованию данных эксперимента [6] (рис. 1, табл. 2), представленные математическими моделями [1] (рис. 1с и d, рис. 2, уравнение (1)) и сукцессионной моделью [7] (рис. 1с и d, рис. 3, уравнение (2)). Из этого сравнения следует, что вторая модель оказалась более адекватным отражением процессов в исследовавшемся эксперименте, чем первая.

Авторская модель сукцессии представляет в настоящей работе подход к математическому моделированию процессов в лабораторных экосистемах с точки зрения эколога, т. е. «извне». Модель обладает определенной степенью общности и пригодна для описания и анализа процессов в других лабораторных микроэкосистемах рассматриваемого типа практически с теми же значениями параметров a и b . Ниже кратко приводится пример успешного применения модели к анализу процессов в лабораторной водной микроэкосистеме по литературным данным [12], который является очередным свидетельством в пользу подхода «извне».

ПРИМЕР ВОДНОЙ ЛАБОРАТОРНОЙ МИКРОЭКОСИСТЕМЫ

Сукцессию практически невозможно наблюдать в природе во всей ее полноте. Она может проявлять себя косвенно, как это было замечено выше при анализе почвенной лабораторной экосистемы по литературным данным [12]. Ниже приводится редкий случай, когда сукцессия организмов в водной лабораторной микроэкосистеме проявила себя непосредственно и довольно отчетливо. Были использованы указанные данные по трансформации соединений селена в водной фазе в лабораторной модели пруда. На рис. 6с изображена соответствующая экспериментальная колонка. В две из 4-х таких колонок были добавлены и перемешаны с верхним слоем почвы (30 мм) растительные остатки (РО) в количестве 1,03 г на колонку. В каждую колонку были добавлены соли Na₂SeO₄ и Na₂SeO₃ в количествах, обусловивших начальные водные концентрации Se(VI) (из Na₂SeO₃) и Se(IV) (из Na₂SeO₄) соответственно в 235.2 и 4.8 мг/л.

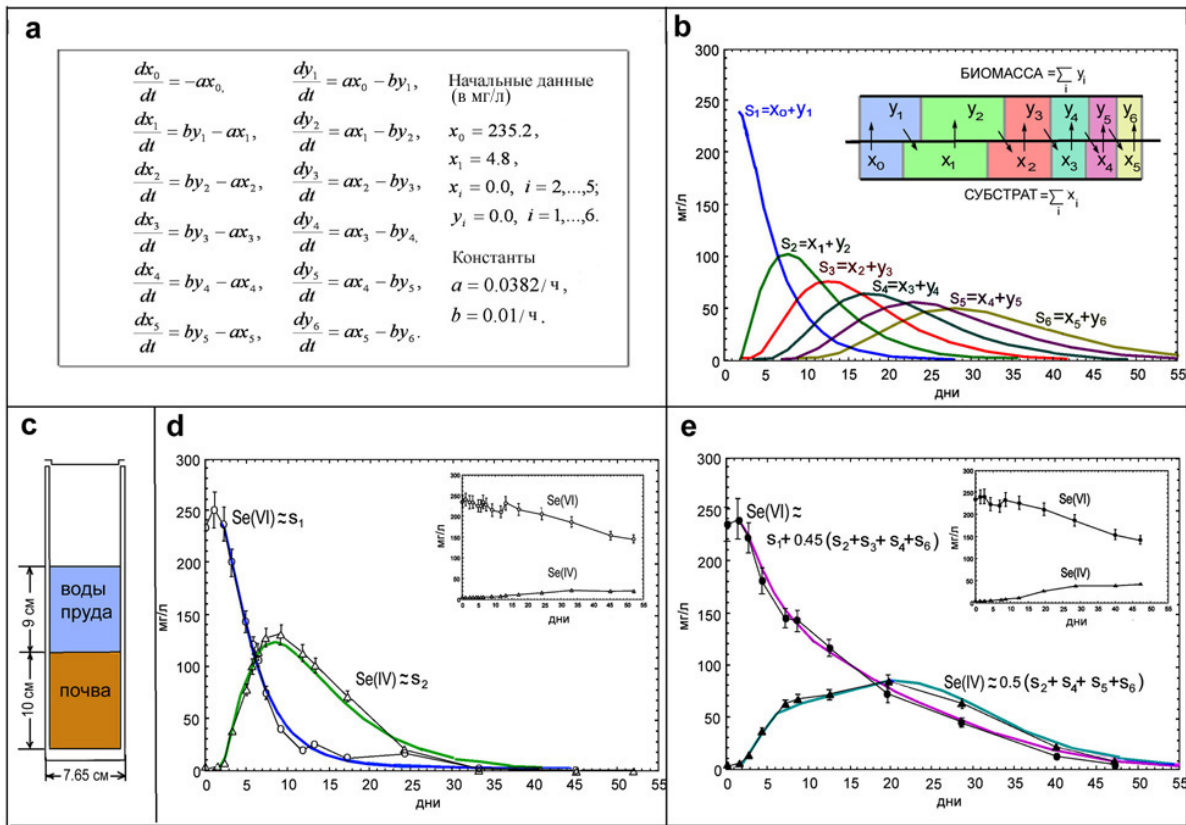


Рис. 6. Математическое моделирование сукцессии водных организмов: а – система уравнений; б – соответствующие расчетные кривые, на вставке – схема процесса; с – лабораторная модель пруда [12]; д и е – экспериментальные (черные) линии и точки и расчетные (цветные) линии динамики содержания Se(VI) и Se(IV) в колонках с РО, на вставках – без добавления РО.

Соответствующие экспериментальные данные хорошо поддались описанию при помощи представленной в настоящей работе авторской модели сукцессии организмов (рис. 6). Система уравнений и соответствующие графики представлены на рис. 6а и 6б. Субстрат и биомасса организмов были выражены в соответствующих количествах селена (Se), входящего в состав субстрата и вовлекаемого в оборот деятельностью микроорганизмов.

Существуют микроорганизмы, способные к иммобилизации, минерализации и трансформации Se: $Se^{2+} \leftrightarrow Se^0 \leftrightarrow SeO_3^{2-} \leftrightarrow SeO_4^{2-}$ [13]. В связи с этим, сравнивая экспериментальные кривые на рис. 6д и 6е (с РО) с кривыми на вставках (без РО), можно предположить, что добавление РО вызвало сукцессию трансформирующих соединения селена микроорганизмов и их спутников (симбиотов, паразитов, хищников и т. п.). А именно: иммобилизуя Se(VI), 1-е сообщество организмов концентрировало его в своей биомассе, отторгая по мере преобразования в Se(IV) в процессе своего отмирания; то же самое могло происходить с Se(IV) в следующем сообществе по мере преобразования его в Se(0), после чего мог иметь место и обратный процесс. В результате по динамике Se(VI) и Se(IV) оказывалось возможным отследить сукцессию.

По этой причине основное внимание при расчетах уделялось не собственно субстратам x_i и биомассам y_i $i = 1, \dots, 6$ а соответствующим их суммам $s_i = x_{i-1} + y_i$, $i = 1, \dots, 6$ (см. рис. 6б), поскольку полагалось, что если на данный момент времени Se(VI) или Se(IV) содержится в субстрате x_{i-1} , то он содержится и в биомассе y_i .

Как видно из рис. 6д (где при y_2 константа $b = 0.00618/ч$, а не $0.01/ч$) и 6е, расчет по модели хорошо согласуется с экспериментом, и это свидетельствует в пользу гипотезы, что трансформация селена в присутствии РО осуществлялась посредством живого населения микрözосистемы. Однако заметим, что на рис. 6е расчетные формулы сложны и в них нет системы. Такой результат может отражать некоторое

рассогласование в этих экспериментальных данных (хотя ритм сукцессии по ним просматривается), которое могло быть вызвано возмущением среды при взятии проб из соответствующей колонки, на что указывает заметная разница в рис. 6d и 6e, несмотря на то, что обе колонки закладывались одинаково. Сукцессию, по-видимому, как и соответствующую ей в данной работе систему уравнений, легко нарушить – особенностью модели является наличие только двух констант скоростей a и b , независимо от количества субстратов x_i и биомасс y_i . В результате сукцессионный ряд оказывается жестко связанным, и при произвольном изменении значения константы при какой-либо переменной разваливается на фрагменты.

Отметим также, что все кривые, рассчитанные по представленной модели, совпали с экспериментальными, только будучи сдвинутыми по оси времени на двое суток. Это свидетельствует о двухдневной для данного случая подготовительной стадии, на которой микроэкосистема самонастраивается. Этот факт свидетельствует в пользу модели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматриваемые лабораторные микроэкосистемы занимают промежуточное место между системами культивирования чистых культур микроорганизмов и выращивания таковых на питательных средах (примеры можно найти в [4,5]) и большими экосистемами, наблюдаемыми в природе. При анализе этих микроэкосистем посредством математического моделирования исследователи чаще всего применяют методы кинетики микроорганизмов с использованием формулы Моно, либо методов ферментативной кинетики, как это делается в работе [1], см. также соответствующие примеры в [4,5]. Однако вряд ли кто-нибудь решился бы исследовать, к примеру, лесную экосистему изнутри составляющих ее организмов методами ферментативной кинетики. Лесная система – это экосистема, где в первую очередь действуют законы экологии.

В настоящей работе мы попытались представить доказательства в пользу рассмотрения лабораторных микроэкосистем также «извне», т.е. как систем экологических, используя для этого метод математического моделирования.

Всякое разрушение порядка в природе после своего завершения имеет своим следствием сукцессионный процесс, возникающий в данном месте и в данный момент. Лабораторные микроэкосистемы – не исключение. Совмещенные в одном сосуде отнюдь не микроскопических размеров нестерильные материалы природного происхождения, как это было представлено в обсуждавшихся в настоящей работе экспериментальных работах [6,12], будучи оставлены в покое, самонастраиваются в микроскопическую экосистему, и к жизни вызывается экологический же процесс – сукцессия живого населения этой микроэкосистемы. Достаточно убедительные результаты применения математической модели сукцессии к данным указанных работ является тому свидетельством. И было бы странно исследовать этот процесс изнутри, методами ферментативной кинетики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Knapp E.B., Elliott L.F., Campbell G.S. Carbon, nitrogen and microbial biomass Interrelationships during the decomposition of wheat straw: a mechanistic simulation model. *Soil Biology & Biochemistry*. 1983. V. 15. № 4. P. 455–461.
2. Monod J. *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*. Paris: Herman et Cie, 1942. 210 p.
3. Бернхард С. *Структура и функция ферментов*. М.: Мир, 1971. 334 с.
4. Паников Н.С. *Кинетика роста микроорганизмов*. М.: Наука, 1991. 310 с.
5. Вавилин В.А., Васильев В.Б., Рытов С.В. *Моделирование деструкции органического вещества сообществом микроорганизмов*. М.: Наука, 1993. 204 с.

6. Knapp E.B., Elliott L.F. and Campbell G.S. Microbial respiration and growth during the decomposition of wheat straw. *Soil Biology & Biochemistry*. 1983. V.15. № 3. P. 319–323.
7. Мироненко Л.М. Математическая модель экологической сукцессии. В *Математика. Компьютер. Образование. Сб. научных трудов*. Под ред. Ризниченко Г.Ю. М: Прогресс-Традиция, 1999. Вып. 6. Ч. 2. С. 516–525.
8. Clements F.E. *Plant Succession and Indication*. New York: Wilson, 1928. 453 p.
9. Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. *Микробиология*. М.: Агропромиздат, 1987. 368 с.
10. Беликов П.С., Дмитриева Г.А. *Физиология растений*. М.: Издательство Российского университета дружбы народов, 1992. 248 с.
11. Тейт III Р. *Органическое вещество почвы*. М.: Мир, 1991. 309 с.
12. Tokunaga T.K., Pickering I.J., Brown G.E. Selenium Transformation in Poned Sediments. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1996. V 60. P. 781–790.
13. Doran J.W. Microorganisms and the Biological Cycling of Selenium. *Advances in Microbial Ecology*. 1982. V. 6. P. 1–33.

Материал поступил в редакцию 12.11.2011, опубликован 13.03.2012.