

К КИНЕТИЧЕСКОМУ ОПИСАНИЮ ЭКОСИСТЕМ

Т.В. Быстрова, Л.А. Шелепин

Предложена кинетическая модель, описывающая систему организмов, перерабатывающих мертвое органическое вещество. В совокупности с рассмотренной ранее моделью трофических цепей она позволяет дать замкнутое описание биоценоза.

В [1] была показана возможность применения методов кинетики заселенностей энергетических уровней молекул к описанию трофических цепей биоценоза. В простейшем случае, когда биоценоз занимает неизменяемую область, а трофические связи напряжены, уравнения для плотности N_i популяций i -го вида могут быть представлены в форме

$$\begin{aligned} \frac{dN_0}{dt} &= Q_0 - v_{01}N_0N_1 - m_0N_0, \\ \frac{dN_i}{dt} &= k_i v_{i-1, i} N_{i-1} N_i - v_{i, i+1} N_i N_{i+1} - m_i N_i. \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь k_i — коэффициенты использования биомассы съеданного организма, $v_{i, i+1}$ — вероятность гибели i -го организма за счет его поедания организмами вида $i+1$, m_i — вероятность смертности, Q_0 — поток ресурса. Оказалось, что с кинетической точки зрения экосистему можно рассматривать как соответствующий популяциям набор уровней, занимающих определенное положение на некоторой биологической оси E (аналог энергии в кинетике заселенностей).

В настоящей работе кинетическая схема применяется для анализа цепей микроорганизмов-редуцентов. Наряду с автотрофными цепями, начинающимися с продуцентов, образующихся в результате фотосинтеза, они — неотъемлемая часть любого биоценоза. Эти цепи начинаются с мертвого органического вещества, в котором содержатся различные питательные элементы и запас химической энергии, необходимые для создания клеточной массы и жизнедеятельности микроорганизмов. Здесь можно выделить два предельных случая [2, 3]. В первом случае каждый уровень (популяция микроорганизмов) является для последующего пищей. Его функция — наработка собственной биомассы. Это — трофическая система, описываемая уравнениями (1). Во втором случае, в процессе образования промежуточных продуктов разложения органики, каждый уровень либо непосредственно создает метаболиты, составляющие ресурс для последующего, либо в процессе метаболизма так изменяет разлагаемый органический материал, что он становится пищей. При этом сами редуценты пищей не являются, а их стационарная концентрация лимитируется смертностью. Процесс разложения мертвого органического материала также носит цепной характер, но в отличие от трофических цепей между двумя последующими звеньями нет непосредственной обратной связи. Соответствующая система уравнений, описывающая процессы изменения плотности популяций микроорганизмов N_i и концентраций ресурса C_i , имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{dC_0}{dt} &= q_0 - p_{01}C_0\tilde{N}_0 - u_0C_0, \\ \frac{d\tilde{N}_i}{dt} &= \tilde{k}_i p_{i, i+1} C_i \tilde{N}_i - \tilde{m}_i \tilde{N}_i, \quad i = 0, 1, \dots \\ \frac{dC_i}{dt} &= \tilde{g}_i p_{i-1, i} C_{i-1} \tilde{N}_{i-1} - p_{i, i+1} C_i \tilde{N}_i - u_i C_i, \quad i = 1, 2, \dots \end{aligned} \quad (2)$$

Здесь q_0 — исходный поток ресурса (мертвой органики), \tilde{k}_i — коэффициенты использования ресурса (часть питательной среды, идущей на рост микроорганизма i), g_i — коэффициент образования ресурса для вида i , $p_{i,i+1}$ — вероятность уменьшения ресурса C_i за счет его использования микроорганизмами i ; m_i и u_i — соответственно вероятности гибели микроорганизмов и "утечки" ресурса.

Аналогично (1), можно представить преобразование органики микроорганизмами как движение вдоль некоторой биологической оси, характеризуемой переменной \tilde{E} . По мере движения вдоль оси происходит диссипация ресурса — химической энергии W , запасенной в форме мертвого органического вещества. В простейшем предположении диссипация пропорциональна W

$$\frac{dW(\tilde{E})}{d\tilde{E}} = -\gamma W(\tilde{E}), \quad (3)$$

где γ — коэффициент пропорциональности. С кинетической точки зрения цепи переработки органики можно рассматривать как набор уровней, соответствующих популяциям микроорганизмов-редуцентов и занимающих на оси \tilde{E} положение, зависящее от запасенной химической энергии разлагаемого ресурса. Конкретные расстояния между уровнями определяются так же, как в /1/ с точностью до замены k_i на \tilde{g}_i . Таким образом, как и в случае трофических цепей, имеем полную аналогию с системой уровней в молекулярной кинетике. Отметим, что поскольку в равновесном случае (3) $W = \exp(-\gamma\tilde{E})$, то величину $T_g = \gamma^{-1}$ можно интерпретировать как характерную "температуру" системы редуцентов биоценоза.

Систему (2) удобно рассматривать в континуальном приближении, поскольку при этом оказывается возможным использование хорошо разработанного аппарата качественного анализа уравнений в частных производных. Предполагая зависимости \tilde{N}_i и C_i от номера уровня плавными, можно представить (2) в виде системы двух дифференциальных уравнений, описывающих нестационарные процессы при движении вдоль биологической оси $\tilde{E} = i(1 - \tilde{g})/\tilde{g}$ (ср. в /1/: $E = i(1 - k)/(1 + k)$),

$$\begin{aligned} \frac{\partial \tilde{N}}{\partial t} &= \tilde{N}(\tilde{k}pC - \tilde{m}), \\ \frac{\partial C}{\partial t} &= -(1 - \tilde{g})p \frac{\partial \tilde{N}C}{\partial \tilde{E}} - [(1 - \tilde{g})p + (1 - \tilde{g}) \frac{\partial p}{\partial \tilde{E}}] \tilde{N}C - uC. \end{aligned} \quad (4)$$

Поток $q_0 = (1 - g_0)p_0\tilde{N}_0C_0$. Для трофических цепей (1) непрерывным аналогом служило одно дифференциальное уравнение.

В простейшем случае постоянных коэффициентов стационарное решение имеет вид

$$\begin{aligned} \tilde{N} &= [N_0 + (u/p(1 - \tilde{g}))\exp(-\tilde{E})] - u/p(1 - \tilde{g}) > 0, \quad C = C_0 = \tilde{m}/\tilde{k}p; \\ \tilde{N} &= 0 \text{ при } C = 0, \quad \tilde{E} = \tilde{E}_{cr}. \end{aligned}$$

Оно наглядно иллюстрирует последовательное разложение органического материала в порядке возрастания его устойчивости, обусловленной структурными особенностями. Длина цепи \tilde{E}_{cr} лимитируется скоростью уменьшения доступного ресурса.

Системы (1) и (2) — предельные случаи более общей системы, описывающей потребление как самих организмов, так и их продуцентов:

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= Q_0\delta_{0i} + N_i(k_i v_{i-1, i} N_{i-1} + \tilde{k}_i p_{i-1, i} C_{i-1}) - v_{i, i+1} N_i N_{i+1} - m_i N_i, \\ \frac{dC_i}{dt} &= q_0\delta_{0i} + N_i(g_i v_{i-1, i} N_{i-1} + \tilde{g}_i p_{i-1, i} C_{i-1}) - p_{i, i+1} C_i N_{i+1} - u_i N_i. \end{aligned} \quad (5)$$

В континуальном приближении с учетом $Q = (1 + k)vN^2/2b + \tilde{k}pNC/b$, $q = gvN^2/2b + \tilde{g}pNC/b$; $b = dE/di$ систему (5) можно представить в виде

$$\frac{\partial N}{\partial t} = - \left[\frac{\partial}{\partial E} Q + (1 - k)vN^2 - \tilde{k}pNC + mN \right],$$

$$\frac{\partial C}{\partial t} = - \left[\frac{\partial}{\partial E} q + \frac{(1 - \tilde{g})}{b} pC \frac{\partial N}{\partial E} + (1 - \tilde{g})pNC - gvN^2 + uC \right].$$

Совокупность трофических цепей макроконсументов и цепей микроорганизмов-редуцентов задают в принципе замкнутое описание биоценоза. Первые служат поставщиком мертвой органики — потока ресурса цепи редуцентов, а вторые поставляют минеральные соединения для питания растений, составляющих первый уровень автотрофной системы. Используя рассмотренные модели для систем консументов (1) и редуцентов (4), можно записать условие круговорота биогенных элементов — согласование высвобождения их в форме простых неорганических соединений в системе редуцентов и связывания их в форме живой органической биомассы в автотрофной цепи. Для систем консументов и редуцентов соответственно имеем:

$$\int_0^{E_{cr}} (1 - k)vN^2 dE + \int_0^{E_{cr}} mNdE = Q_0,$$

$$\int_0^{\tilde{E}_{cr}} (1 - \tilde{g})p\tilde{N}C\tilde{d}\tilde{E} + \int_0^{\tilde{E}_{cr}} uC\tilde{d}\tilde{E} = q_0 \quad (p = \text{const}).$$

Отсюда, определяя доли ресурса каждой из систем, идущие в ресурс другой системы /4/,

$$\frac{m^2 (1 + k)}{v (1 - k)^2} \left\{ \sqrt{\frac{2Q_0 v (1 - k)^2}{m^2 (1 + k)}} - \ln \left[1 + \sqrt{\frac{2Q_0 v (1 - k)^2}{m^2 (1 + k)}} \right] \right\} = Q'_0,$$

$$\frac{\tilde{m}\tilde{u}\tilde{g}}{p\tilde{k}(1 - \tilde{g})} \left\{ \frac{q_0\tilde{k}p(1 - \tilde{g})}{\tilde{m}\tilde{u}\tilde{g}} - \ln \left[1 + \frac{q_0\tilde{k}p(1 - \tilde{g})}{\tilde{m}\tilde{u}\tilde{g}} \right] \right\} = q'_0,$$

можно записать условия кругооборота в биоценозе, в том числе и для конкретных веществ (азота, калия, фосфора). Рассогласование цепей (1) и (2) может приводить не только к нестационарным процессам, но и к возникновению неустойчивостей. При анализе антропогенных воздействий связанных, например, с появлением высоких концентраций определенных видов, избытком неорганических питательных веществ или органических отходов, наличием токсичных веществ, коэффициенты в уравнениях должны рассматриваться как функции от концентраций; кроме того, добавляются источники, обусловленные антропогенными воздействиями. Для ряда искусственных экосистем (например, азотенков) детально разработаны кинетические схемы, согласующиеся с экспериментом /5/.

Отметим, что жизнедеятельность микроорганизмов не исчерпывается переработкой мертвой органики. Большое влияние они оказывают на процессы в многоклеточных организмах. Системы уравнений, описывающих модели иммунитета и инфекционных заболеваний /6, 7/, включают в себя уравнения типа (1)–(2) для антигенов, антител, плазмоклеток. Здесь также могут быть использованы методы физической кинетики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Быстрова Т.В., Шелепин Л.А. Краткие сообщения по физике ФИАН, № 11, 44 (1989).
2. Бейли Дж., Оллис Д. Основы биохимической инженерии, т. 2. М., Мир, 1989.
3. Neal O.W., MacLean S.F. Comparative productivity ecosystems — secondary productivity. In: Unifying Concepts in Ecology (Ed. W. H. van Dobben, R. H. Lowe—Mc. Connel), Junk, The Hague. 1975, p. 89.
4. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М., Наука, 1987.
5. Вавилин В.А. Нелинейные модели биологической очистки и процессов самоочищения в реках. М., Наука, 1983.
6. Марчук Г.И. Математические модели в иммунологии. М., Наука, 1980.
7. Белых Л.Н. Анализ математических моделей в иммунологии. М., Наука, 1988.

Поступила в редакцию 17 июля 1990 г.