

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ САМОПОДДЕРЖИВАЮЩЕЙСЯ ВЫСОКОЗАМКНУТОЙ ПО МАССООБМЕНУ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ БЕЗ ЗВЕНА-ЗАДАТЧИКА. 2. АНАЛИЗ МОДЕЛИ

Е.В.Бабичева, В.Г.Губанов*

Проведен анализ математической модели замкнутой микроэкосистемы, предназначенной для оценки характера функционирования экспериментального модуля биологической системы жизнеобеспечения без звена-задатчика. Теоретически показано, что такая модельная система способна к существованию и обладает устойчивым стационарным режимом функционирования. Найдены условия полной замкнутости биотического круговорота вещества (БКВ) и условия поддержания БКВ. Модель позволяет оценить значения всех учитываемых динамических компонентов экосистемы. Поскольку процессы производства CO_2 (дыхание) и его потребления (фотосинтез) имеют разные температурные оптимумы, то увеличение температуры в системе приводит к увеличению пика углекислого газа и смещению его влево по временной шкале. Концентрация кислорода при этом уменьшается. Но затем концентрации CO_2 и O_2 восстанавливаются до прежних значений, поскольку система саморегулирующаяся и замкнута по БКВ (количество вещества в системе постоянно).

В работе [1] представлен модуль биологической системы жизнеобеспечения (БСЖО), рассчитанный на условное присутствие в нем человека в виде 1/30 его доли по массо- и газообмену. Модуль состоит из трех взаимосвязанных звеньев: автотрофного, гетеротрофного и физико-химического. В основе модуля следующие компоненты: пшеница, редис, грибы *Pleurotus florida*, калифорнийские черви, продукты жизнедеятельности червей (копролиты), **почвоподобный субстрат (ППС)**, бактерии, минеральные формы азота, фосфора, железа и других химических элементов, продукция системы для человека (зерна пшеницы и корнеплоды редиса), кислород и углекислый газ. В этой же работе представлена математическая модель этого модуля, в основе которой система ОДУ. По экспериментальным данным проведена идентификация коэффициентов модели и ее верификация. Показана адекватность расчетных результатов экспериментальным данным. Оценены значения динамических компонентов системы при различных условиях и режимах ее функционирования, в частности, при труднореализуемых в эксперименте условиях. БСЖО с ППС по степени замкнутости круговорота вещества имеет преимущество перед системой с физико-химическим способом окисления вещества. В этом смысле экспериментальный модуль (на основе ППС) может послужить прообразом в создании нового поколения БСЖО с повышенным замыканием внутреннего круговорота вещества.

В продолжение логики этой работы в Институте биофизики СО РАН этой же группой разработан экспериментальный модуль БСЖО без звена-задатчика (без учета человека). Для оценки функционирования этого модуля и возможности управления им построена математическая модель [2], опирающаяся на кинетические коэффициенты и зависимости, получаемые в экспериментальных исследованиях. В модель включены следующие компоненты: первичный продуцент - высшее растение рода *Arabidopsis*, мертвое органическое вещество (МОВ) в фитотроне, калифорнийские черви, продукты жизнедеятельности червей (копролиты), ППС, бактериальная микрофлора, минеральные формы биогенных элементов, кислород, углекислый газ. В модели учтены следующие процессы: фотосинтез арабидопсиса в зависимости от освещенности и количества биогенных элементов; дыхание червей, бактерий; опад; отмирание червей, утилизация червями и бактериями отмершей фитомассы; переработка бактериями копролитов червей в минеральную форму; постоянный водо- и газообмен в системе. Блок-схема модели представлена в работе [2].

В настоящей работе по сравнению с моделью, представленной в работе [2], сделаны некоторые изменения. Так, уравнение (5) из [2], характеризующее динамику накопления МОВ, теперь выглядит следующим образом:

$$\frac{dZ}{dt} = -\frac{\mu_1 R_1}{\Upsilon_{1Z}} - \frac{\mu_{GZ} G}{\Upsilon_{GZ}} + r_X X + r_G G + (1 - \delta_{G1}) \left(\frac{1}{\Upsilon_{G1}} - 1 \right) \mu_{G1} G + (1 - \delta_{GZ}) \left(\frac{1}{\Upsilon_{GZ}} - 1 \right) \mu_{GZ} G. \quad (1)$$

Копролиты червей (уравнение (6) в работе [2]) обозначены здесь символом K , а не C , чтобы избежать путаницы, поскольку символом C обозначен углерод.

*© Е.В.Бабичева, В.Г.Губанов, Институт биофизики СО РАН, guban@ibp.ru, 2006.

Минеральные формы биогенных элементов (уравнение(7) из [2]) описываются следующим образом:

$$\frac{dS_i}{dt} = -\frac{\mu_X X}{\Upsilon_{XS_i}} + \alpha_{1S_i} \mu_1 R_1 \left(\frac{1}{\Upsilon_{1Z}} - 1 \right) + \alpha_{2S_i} \mu_2 R_2 \left(\frac{1}{\Upsilon_{2K}} - 1 \right) + \alpha_{iX} \gamma_X X + \alpha_{iG} \gamma_G G + \alpha_{i1} \gamma_1 R_1 + \alpha_{i2} \gamma_2 R_2, \quad (2)$$

где α_{iX} , α_{iG} , α_{i1} , α_{i2} , α_{iZ} — относительные содержания соответствующего минерального элемента в метаболитах арабидопсиса, червей, бактерий-1, бактерий-2 и в МОВ соответственно.

Дополнительным компонентом в модель введена вода, поскольку именно она является источником O_2 в процессе фотосинтеза. Поэтому динамика CO_2 , O_2 и воды (V) здесь описывается следующими дифференциальными уравнениями:

$$\frac{dW}{dt} = -\frac{\mu_X X}{\Upsilon_{XW}} + \frac{\alpha_{CX}}{\alpha_{CW}} \gamma_X X + \frac{\alpha_{CG}}{\alpha_{CW}} \gamma_G G + \frac{\alpha_{C1}}{\alpha_{CW}} R_1 (\gamma_1 - \mu_1) + \frac{\alpha_{C2}}{\alpha_{CW}} R_2 (\gamma_2 - \mu_2) + \frac{\alpha_{CZ}}{\alpha_{CW}} \frac{\mu_1 R_1}{\Upsilon_{1Z}} + \frac{\alpha_{CK}}{\alpha_{CW}} \frac{\mu_2 R_2}{\Upsilon_{2K}}, \quad (3)$$

$$\frac{dQ}{dt} = \frac{\mu_X X}{\Upsilon_{XWB}} - \beta_{XY} \gamma_X X - \beta_{GY} \gamma_G G - \beta_{1Y} \gamma_1 R_1 - \beta_{2Y} \gamma_2 R_2 - \beta_{1Z} \left(\frac{1}{\Upsilon_{1Z}} - 1 \right) \mu_1 R_1 - \beta_{2K} \left(\frac{1}{\Upsilon_{2K}} - 1 \right) \mu_2 R_2, \quad (4)$$

$$\frac{dV}{dt} = -\epsilon_X \mu_X X + \delta_{XY} \gamma_X X + \delta_{GY} \gamma_G G + \delta_{1Y} \gamma_1 R_1 + \delta_{2Y} \gamma_2 R_2 + \delta_{1Z} \left(\frac{1}{\Upsilon_{1Z}} - 1 \right) \mu_1 R_1 + \delta_{2K} \left(\frac{1}{\Upsilon_{2K}} - 1 \right) \mu_2 R_2, \quad (5)$$

где Υ_{XW} — коэффициент урожайности арабидопсиса; ϵ_X — количество воды, необходимое при фотосинтезе на единицу биомассы; β_{XY} , β_{GY} , β_{1Y} , β_{2Y} — коэффициенты, показывающие, какое количество кислорода потребляется на единицу расходуемой в процессе дыхания биомассы соответственно арабидопсисом, червями, бактериями-1, бактериями-2; β_{1Z} , β_{2K} — коэффициенты, показывающие, какое количество кислорода потребляется при поглощении бактериями-1 МОВ и бактериями-2 копролитов червей; δ_{XY} , δ_{GY} , δ_{1Y} , δ_{2Y} — коэффициенты, показывающие, какое количество воды выделяется в процессе дыхания арабидопсиса, червей, бактерий-1, бактерий-2 соответственно; δ_{1Z} , δ_{2K} — коэффициенты, показывающие, какое количество воды выделяется при поглощении бактериями-1 МОВ и бактериями-2 копролитов червей.

Предполагается, что каждый вид организмов X_k включает в себя все учитываемые элементы i и не включает никакие другие, т.е. $\sum_{i=1}^m \alpha_{ik} + \alpha_{Ck} + \alpha_{Hk} + \alpha_{Ok} = 1$, где m — количество минеральных элементов, α_{ik} , α_{Ck} , α_{Hk} , α_{Ok} — относительные содержания минеральных элементов (i), углерода, водорода, кислорода в соответствующем компоненте X_k .

По требованию (по определению) система замкнута по биотическому круговороту:

$$\sum_{i=1, k=1}^{m, n} (\alpha_{ik} \dot{X}_k) = 0, \quad i = \overline{1, m}, \quad k = \overline{1, n}. \quad (6)$$

Из (6) следует, что суммарная концентрация M_i каждого из элементов экосистемы, находящихся в ней как в свободном (фоновые концентрации биогенных элементов), так и в связанном виде (биомассы организмов, CO_2 , O_2 , H_2O), остается неизменной:

$$\alpha_{iX} X + \alpha_{iG} G + \alpha_{i1} R_1 + \alpha_{i2} R_2 + \alpha_{iZ} Z + \alpha_{iK} K + S_i = M_i = const, \quad (7)$$

$$\alpha_{CX} X + \alpha_{CG} G + \alpha_{C1} R_1 + \alpha_{C2} R_2 + \alpha_{CZ} Z + \alpha_{CK} K + \alpha_{CW} W = M_C = const, \quad (8)$$

$$\alpha_{HX} X + \alpha_{HG} G + \alpha_{H1} R_1 + \alpha_{H2} R_2 + \alpha_{HZ} Z + \alpha_{HK} K + \alpha_{HV} V = M_H = const, \quad (9)$$

$$\alpha_{OX} X + \alpha_{OG} G + \alpha_{O1} R_1 + \alpha_{O2} R_2 + \alpha_{OZ} Z + \alpha_{OK} K + \alpha_{OW} W + \alpha_{OV} V + Q = M_O = const, \quad (10)$$

где α_{CW} , α_{OW} — относительные содержания углерода и кислорода в углекислом газе (α_{CW} , $\alpha_{OW} = \text{const}$), α_{OV} , α_{HV} — относительные содержания кислорода и водорода в воде (α_{OV} , $\alpha_{HV} = \text{const}$), причем $\alpha_{OW} + \alpha_{CW} = \alpha_{OV} + \alpha_{HV} = 1$.

Подставляя в (6) правые части настоящей системы уравнений и используя метод приведения подобных членов, находим условия замкнутости (УЗ) биотического круговорота вещества для нашей системы:

$$\alpha_{iX} = \frac{1}{\Upsilon_{Xi}}, \quad \alpha_{1S_i} = \frac{\alpha_{iZ} - \alpha_{i1}\Upsilon_{1Z}}{1 - \Upsilon_{1Z}}, \quad \alpha_{2S_i} = \frac{\alpha_{iZ} - \alpha_{i2}\Upsilon_{2C}}{1 - \Upsilon_{2C}}, \quad (11)$$

$$\alpha_{CX} = \frac{\alpha_{CW}}{\Upsilon_{XW}}, \quad \alpha_{OX} = \frac{\alpha_{OW}}{\Upsilon_{XW}} + \alpha_{OV}\epsilon_X - \frac{1}{\Upsilon_{XW}B}, \quad \epsilon_X = \frac{\alpha_{HX}}{\alpha_{HV}}, \quad (12)$$

$$\alpha_{H1} = \frac{\alpha_{HZ}}{\Upsilon_{1Z} - \alpha_{H1}\delta_{1Z} + \delta_{1Z}\frac{\alpha_{HZ}}{\Upsilon_{1Z}}}, \quad \alpha_{H2} = \frac{\alpha_{HK}}{\Upsilon_{2K}} - \alpha_{H2}\delta_{2K} + \delta_{2K}\frac{\alpha_{HK}}{\Upsilon_{2K}}, \quad (13)$$

$$\alpha_{XY} = \frac{1}{\Upsilon_{XW}B} - \alpha_{OV}(\delta_{XY} - \epsilon_X), \quad \alpha_{GY} = \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{CG} + \alpha_{OV}\delta_{GY} - \alpha_{OG}, \quad (14)$$

$$\alpha_{1Y} = \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{C1} + \alpha_{OV}\delta_{1Y} - \alpha_{O1}, \quad \alpha_{2Y} = \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{C2} + \alpha_{OV}\delta_{2Y} - \alpha_{O2}, \quad (15)$$

$$\alpha_{O1} - \frac{\alpha_{OZ}}{\Upsilon_{1Z}} + \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\frac{\alpha_{CZ}}{\Upsilon_{1Z}} - \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{C1} - \alpha_{1Z}\left(\frac{1}{\Upsilon_{1Z}} - 1\right) + \alpha_{OV}\delta_{1Z}\left(\frac{1}{\Upsilon_{1Z}} - 1\right) = 0, \quad (16)$$

$$\alpha_{O2} - \frac{\alpha_{OK}}{\Upsilon_{2K}} + \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\frac{\alpha_{CK}}{\Upsilon_{2K}} - \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{C2} - \alpha_{2K}\left(\frac{1}{\Upsilon_{2K}} - 1\right) + \alpha_{OV}\delta_{2K}\left(\frac{1}{\Upsilon_{2K}} - 1\right) = 0. \quad (17)$$

А также из (11-17) находим ряд необходимых для формирования и поддержания БКВ дополнительных к УЗ условий (требований), вытекающих из закона сохранения количества вещества в закрытой системе:

при $B > 0$ следует, что
$$\frac{\alpha_{OW}}{\Upsilon_{XW}} + \alpha_{OV}\epsilon_X > \alpha_{OX}, \quad (18)$$

при $\alpha_{XY} > 0$ следует, что
$$\frac{1}{\Upsilon_{XW}B} + \alpha_{OV}\epsilon_X > \alpha_{OV}\delta_{XY}, \quad (19)$$

при $\alpha_{GY} > 0$ следует, что
$$\alpha_{OV} + \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{CG} > \alpha_{OG}, \quad (20)$$

при $\alpha_{1Y} > 0$ следует, что
$$\alpha_{OV} + \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{C1} > \alpha_{O1}, \quad (21)$$

при $\alpha_{2Y} > 0$ следует, что
$$\alpha_{OV} + \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}\alpha_{C2} > \alpha_{O2}, \quad (22)$$

при $\delta_{1Z} > 0$ следует, что
$$\alpha_{1Z}(1 - \Upsilon_{1Z}) + (\alpha_{OZ} - \alpha_{O1}\Upsilon_{1Z}) > \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}(\alpha_{CZ} - \alpha_{C1}\Upsilon_{1Z}), \quad (23)$$

при $\delta_{2K} > 0$ следует, что
$$\alpha_{2K}(1 - \Upsilon_{2K}) + (\alpha_{OK} - \alpha_{O2}\Upsilon_{2K}) > \frac{\alpha_{OW}}{\alpha_{CW}}(\alpha_{CK} - \alpha_{C2}\Upsilon_{2K}). \quad (24)$$

Последние условия крайне важно соблюдать для начальных условий формирования БКВ, чтобы избежать "экзотических" режимов функционирования **модельной системы**, приводящих в **модели** к нарушению закона сохранения количества вещества. При "экзотических" режимах функционирования **модельной системы** вещество может как исчезать из системы неизвестно куда, так и появляться в ней неизвестно откуда.

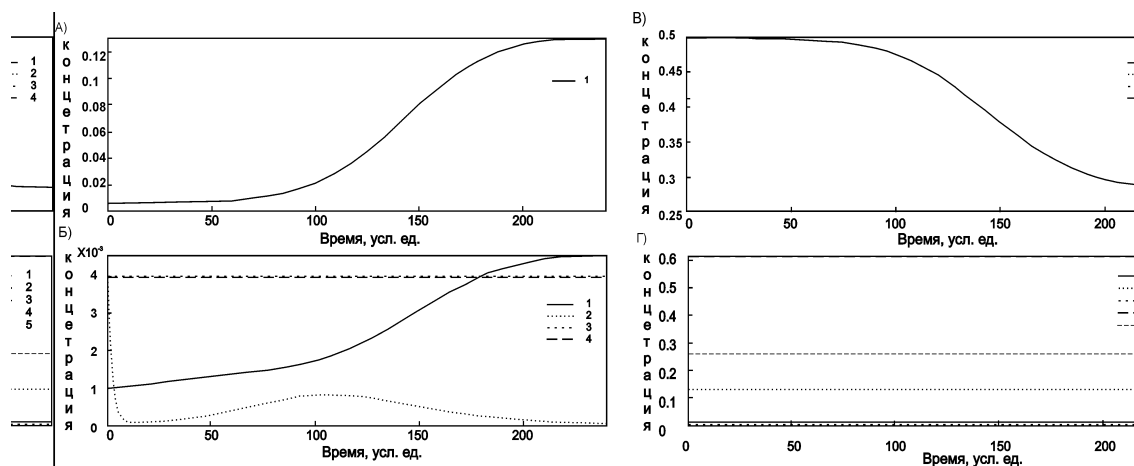


Рис. 1. Динамика концентрации ($\text{г}/\text{см}^3$) А) продуцента, Б) червей (1), CO_2 (2), фосфора (3), железа (4) и В) МОВ при базовой температуре 24°C ; Г) суммарные концентрации вещества в системе ($\text{г}/\text{см}^3$) по элементам: фосфор (1), азот (2), железо (3), кислород (4), CO_2 (5). Здесь и далее - время в условных расчетных единицах

Результаты счета

На рис. 1А-1В продемонстрирована динамика выхода основных компонентов системы в стационарное состояние и представлено (рис. 1Г) доказательство полной замкнутости БКВ в системе: прямые параллельны оси абсцисс — количество вещества в системе остается постоянным.

Модель позволяет оценить различные параметры системы. Так, на рис. 2А-2Г представлена удельная скорость роста червей и продуцента при различных температурах и дана оценка вкладов в удельную скорость роста разных факторов, формирующих ее.

Значение показателя лимитирования, меньше единицы (рис. 2Б, 2В), означает, что данный фактор лимитирующий, а при значении = 1 фактор не лимитирует процесс роста продуцента. Из рис. 2В следует, что, поскольку значение для фосфора всегда = 1, то он в этом случае никогда не является фактором, лимитирующим рост продуцента. От 0 до А рост продуцента лимитирует только CO_2 ; от А до С — совместное лимитирование CO_2 и азотом, но с преимуществом азотного фактора; от С до D рост лимитируется только азотом, так как для остальных факторов значение показателя лимитирования = 1; от D до В совместное лимитирование азотом и CO_2 , но с преимуществом азотного фактора; от В и далее лимитирующий фактор — CO_2 , поскольку по остальным факторам показатель = 1.

Человеческая деятельность стала столь интенсивной, что начала оказывать влияние на климатические условия в глобальном масштабе. Одно из проявлений этого влияния — усиление парникового эффекта [3]. Сам **экспериментальный модуль** может использоваться как модельный инструмент для исследования некоторых биосферных процессов, в этом случае важно установить степень подобия этих процессов и аналогичных процессов в модуле. А **математическая модель** может быть использована для оценки тенденций развития соответствующих исследуемых процессов в экспериментальной системе с дальнейшей экстраполяцией их на подобные биосферные процессы. Например, с ее помощью может быть проведена оценка динамики CO_2 в зависимости от изменения температуры в атмосфере модуля, в предположении, что процессы производства (дыхание) CO_2 и его потребления (фотосинтез) имеют разные температурные оптимумы. Т.е. в этом случае может быть внесен определенный вклад в ответ на вопрос о роли CO_2 в регуляции парникового эффекта и в оценке роли в этом феномене **биотической** составляющей биосферных процессов. Такой эксперимент может быть рассчитан на модели, а затем реализован в эксперименте с модулем.

На рис.3 представлены динамики концентраций продуцента, CO_2 и O_2 при различных температурных режимах.

Увеличение температуры в системе приводит к увеличению пика концентрации CO_2 и смещению его влево по временной оси (рис. 3Б). Концентрация кислорода при этом уменьшается (рис. 3В). В дальнейшем происходит восстановление системы (как видно из графика, пик CO_2 ликвидируется и система перестраивается в прежнее состояние). Очевидно, это есть свойство и следствие замкнутых по БКВ и саморегулирующихся систем. Вероятно, для систем со звеном-задатчиком или с введе-

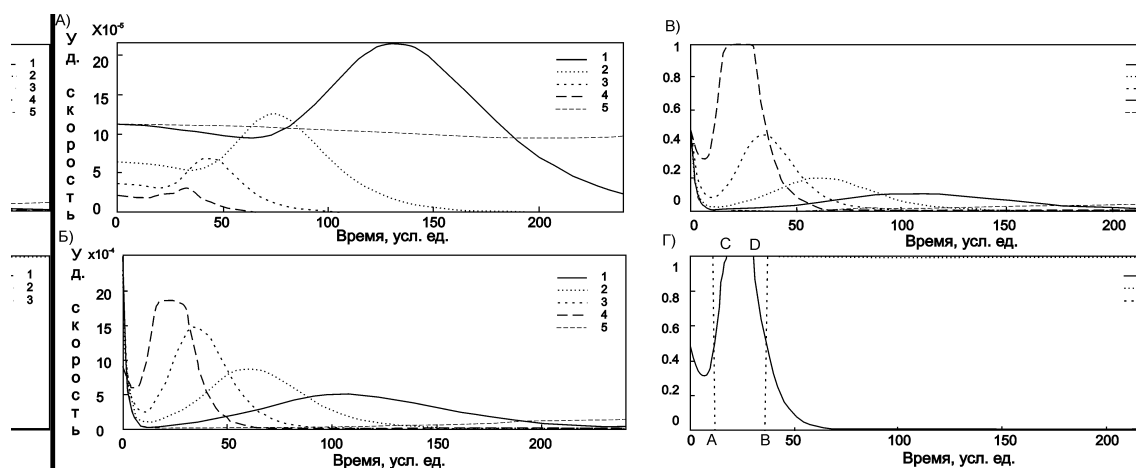


Рис. 2. Удельные скорости роста (1/час) А) червей и Б) продуцента; В) оценка вклада в удельную скорость роста продуцента CO_2 (составляющей $K_W W$, см. (12) в [2]) при различных температурных режимах (1 – $24^{\circ}C$, 2 – $26^{\circ}C$, 3 – $28^{\circ}C$, 4 – $30^{\circ}C$, 5 – $20^{\circ}C$); Г) сравнение вкладов в удельную скорость роста продуцента различных лимитирующих факторов: CO_2 ($K_W W$, на рис. кривая 1), P (прямая 2) и N (кривая 3) (составляющих K_{Si} , см. (13) в [2])

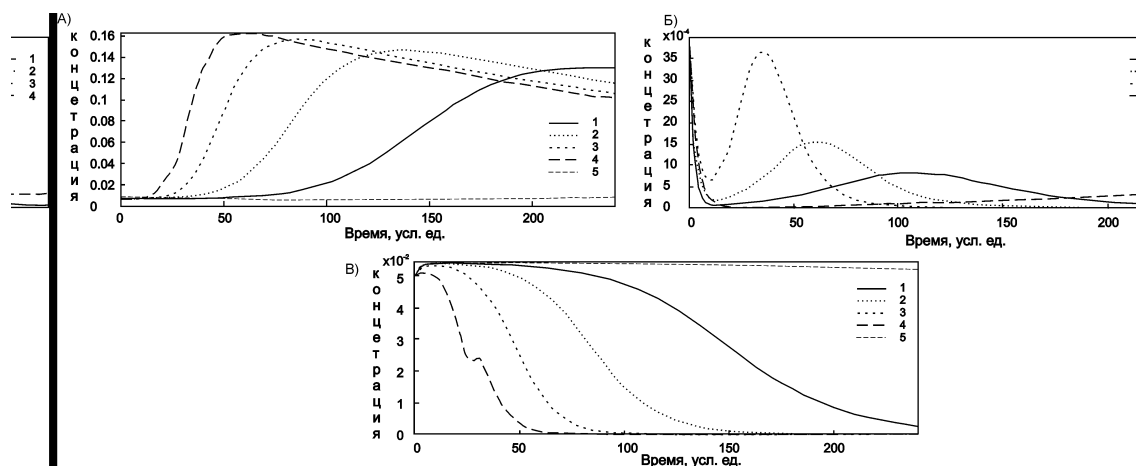


Рис. 3. А) Динамика концентрации продуцента ($г/см^3$) при различных температурных режимах (1 – $24^{\circ}C$, 2 – $26^{\circ}C$, 3 – $28^{\circ}C$, 4 – $30^{\circ}C$, 5 – $20^{\circ}C$); Б) динамика концентрации CO_2 (в силу масштабирования отсутствует режим для $30^{\circ}C$, значение CO_2 в этом случае высоко); В) динамика концентрации O_2

нием обратной связи "Температура - CO_2 - Температура" ответ мог быть другим. Это задача для следующего шага анализа подобных систем в биосферных исследованиях.

Таким образом, модель позволяет оценить значения всех учитываемых ею динамических компонентов экосистемы. Дальнейшее ее использование планируется в экспериментах с реальным модулем, включающим арабидопсис (или другой род растений) и имеющим полное (или близкое к полному) вещественное замыкание. Сам экспериментальный модуль может использоваться и как модельный инструмент для исследования некоторых биосферных процессов.

Список литературы

[1] ТИХОМИРОВ А.А. *Mass exchange in an experimental new-generation LSS model based on biological regeneration of environment* / A.A.Tikhomirov, S.A.Ushakova, N.S.Manukovsky, G.M.Lisovsky, Yu.A.Kudenko, V.S.Kovalev, V.G.Gubanov, Yu.V.Barkhatov, I.V.Gribovskaya, I.G.Zolotukhin, J.B.Gros, Ch.Lasseur // *Adv. Space Res.* – 2003. – V. 31(7). – P. 1711-1720.

- [2] БАБИЧЕВА Е.В. *Математическая модель самоподдерживающейся высокозамкнутой по массе экспериментальной экосистемы (без учета человека). 1. Построение модели* / Е.В.Бабичева, В.Г.Губанов // Вестник КрасГУ. Сер. физ.-мат. науки. – 2006. – Вып.1. – С. 55-57.
- [3] БОЛИН Б. *Парниковый эффект, изменение климата и экосистемы* / под ред. Б. Болина и др. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 570 с.

A MATHEMATICAL MODEL OF THE SELF-SUSTAINED EXPERIMENTAL ECOSYSTEM WITH AN ESSENTIALLY CLOSED MASS EXCHANGE LOOP (EXCLUDING THE HUMAN). 2. ANALYSIS OF THE MODEL

E.V.Babicheva, V.G.Gubanov

Analysis of the mathematical model of the closed microecosystem, intended for the estimation of the character of functioning of the experimental module of a biological self-sustained system excluding humans has been carried out. It has been shown theoretically that such a modelling system is able to exist and has a steady stationary mode of functioning. Conditions of full closure of biotic material cycling (BMC) and conditions for maintaining the BMC have been found. The model allows estimating values of all dynamic components of the ecosystem that have been taken into account. Because processes of CO₂ production (respiration) and its consumption (photosynthesis) have different temperature optima then the increase in temperature in the system results in an increase in the peak of carbon dioxide and its displacement to the left on a time scale. Concentration of oxygen thus decreases. But then CO₂ and O₂ concentrations are restored up to their former values as the system is self-controlled and has a closed BMC (the quantity of matter in the system is constant).