

УДК 519.8:504

В. В. ВОДОПЬЯНОВ**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
ДИНАМИКИ РОСТА ГРИБНЫХ ПРОПАГУЛ
В ПОЧВЕ, ЗАГРЯЗНЕННОЙ НЕФТЬЮ**

Построена математическая модель динамики прорастания грибных спор в нефтесодержащей почве. Показано хорошее согласование полученной модели с экспериментальными данными. Модель хорошо описывает поведение условно-патогенных грибов в нефтесодержащей почве. *Математическая модель ; нефтесодержащая почва ; микромицеты ; условно-патогенные грибы*

ВВЕДЕНИЕ

Для понимания биологических процессов, протекающих в почве, для оценки результатов ее загрязнения токсическим веществом необходимо проведение математического моделирования динамики изменения основных компонентов биосистемы почвы [1]. Почвенные микроскопические грибы (микромицеты) представляют собой группу микроорганизмов, универсальную по своему значению для формирования плодородия почвы [2, 3]. Отдельные их виды участвуют в превращениях целлюлозы, гумуса, минеральных элементов, биостимуляторов, токсинов и многих других веществ в почве. В условиях техногенеза в почву попадают вещества, которые могут быть разложены лишь в присутствии микромицетов. Таким образом, микромицеты являются важным экологическим компонентом почвенной биосистемы, математическое моделирование которого представляет несомненный интерес.

1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

При построении модели исходили из следующих предположений: практически прорастание грибных спор происходит в короткий период, и рост лимитирован во времени. Бухенен высказал предположение [4], что микромицеты имеют стадию покоя и для возобновления роста им необходим внешний импульс. При этом переход покоящихся клеток в активные во времени имеет случайный характер и подчиняется закону Пирсона. В этом

случае общее количество проросших грибов $S(t)$ в момент времени t может быть вычислено по формуле:

$$S(t) = \begin{cases} 0, & \text{при } t \leq t_1 \\ \mu S_m \int_{t_1}^t (z - t_1)^p (t_2 - z)^w dz, & \text{при } t_1 \leq t \leq t_2 \\ S_0, & \text{при } t \geq t_2 \end{cases} \quad (1)$$

В данной формуле t_1 и t_2 — обозначают моменты начала и завершения прорастания спор грибов, соответственно, S_m — максимальное количество грибов, прорастающих в данной почве в заданных условиях, μ , p , w — коэффициенты, определяющие скорость и динамику прорастания грибов.

Однако данная модель обладает рядом недостатков. Во-первых, в ней присутствует избыточно много параметров. Во-вторых, она не предполагает, что споры грибов могут прорасти и в более поздние сроки, чем t_2 . Момент прорастания спор хотя и ограничен по времени, но лишь только основная масса прорастает в заданном интервале времени. В частности, численность спор растет линейным образом еще достаточно большое время в загрязненной почве (рис. 1)¹.

¹При математическом моделировании биологических процессов, протекающих в нефтесодержащих почвах, использовались данные, полученные в результате многолетних экспериментов профессором кафедры биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета, доктором биологических наук Н. А. Киреевой и ее учениками. Достаточно полно эти данные отражены в монографии [1].



Рис. 1. Влияние загрязнения товарной нефтью на численность грибных зачатков (КОЕ — колонии образующие единицы)

2. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Используя результаты многолетних исследований, провести математическое моделирование динамики роста грибных пропагул в нефтезагрязненной почве. Эксперименты проводились в лабораторных условиях. Каждый опыт имел не менее 100 повторностей, результаты обрабатывались в математическом пакете Statistica, на рисунках приведены выборочные средние. Вычислительные эксперименты проводились в пакете Matematica.

3. ОБОСНОВАНИЕ СТРУКТУРЫ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

С учетом того, что изменения численности пропагул грибов имели нелинейный характер и в начальный момент рост шел интенсивно, а с определенного момента практически не происходило роста, в качестве модели рассмотрено следующее уравнение:

$$\frac{dS(t)}{dt} = \frac{\lambda S^2(t)}{t^{n+1}}, \quad n > 0, \quad (2)$$

при условии, что при $t \rightarrow +\infty$, $S(t) \rightarrow kS_m$. Здесь S_m обозначает максимальное количество грибов, которое может прорасти в исследуемом объеме почвы при наличии всех необходимых условий роста; коэффициент k указывает, какая часть от максимального количества грибов может прорасти в почве при данных экологических условиях ($0 \leq k \leq 1$). В литературе такой коэффициент часто называют емкостью экологической ниши. Разделяя переменные, находим общее решение уравнения (2):

$$S = \frac{nt^n}{Ct^n + \lambda}. \quad (3)$$

Воспользовавшись условием при $t \rightarrow +\infty$, $S(t) \rightarrow kS_m$ из этого равенства вычисляем константу C . В результате решение уравнения (2) имеет вид

$$S(t) = \frac{kS_mt^n}{T^n + t^n}, \quad \lambda = \frac{nT^n}{kS_m}, \quad (4)$$

где T — момент времени, в который численность пропагул достигает половины kS_m . Степень n определяется в зависимости от промежутка времени, в котором происходит рост грибов: чем короче этот промежуток, тем большие значения приобретает n . В этом случае 90% пропагул грибов прорастет к моменту времени $\sqrt[n]{9}T$. В качестве примера на рис. 2 построен график по модели (4) при следующих значениях параметров: $k = 0,8$, $S_m = 50$, $T = 8$, $n = 8$. В этом случае 90% пропагул прорастает к 11 суткам.

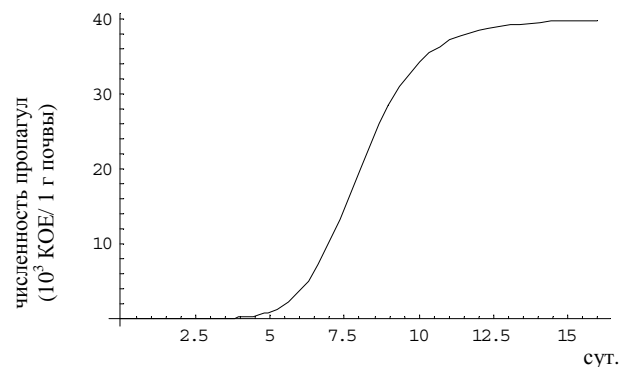


Рис. 2. Динамика изменения численности пропагул

Полученная модель во многом схожа с моделью Бухенена: функция имеет подобный же тип распределения. Отличается она тем, что нет жесткого ограничения временными рамками, и имеет на один параметр меньше. Интересно также отметить, что полученная формула для $S(t)$ подобна по своей структуре формуле Мозера [4].

4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В предположении, что в условиях эксперимента использована одна и та же почва, выбран один и тот же момент подсчета грибных пропагул, можно считать, что внешние воздействия среды влияют лишь на коэффициент k . Таким образом, в разных экологических условиях среды будет две модели:

$$S_1(t) = \frac{k_1 S_m t^n}{T^n + t^n}, \quad S_2(t) = \frac{k_2 S_m t^n}{T^n + t^n}, \quad (5)$$

где коэффициенты k_1, k_2 зависят от этих условий.

Если в выбранный момент подсчета t_0 обозначить $S_1(t_0) = S_1, S_2(t_0) = S_2$, то

$$\frac{S_1}{S_2} = \frac{k_1}{k_2}. \quad (6)$$

Последнее означает, что наиболее содержательным для оценки влияния внешних факторов среды является вычисление отношений количества проросших грибных пропагул в моделируемых условиях к контрольному варианту.

Данные по влиянию различных доз нефтяного загрязнения на численность пропагул микромицетов в лабораторном опыте представлены на рис. 3. При увеличении дозы нефти численность грибов достоверно увеличивалась в обоих типах почвы. Полученные результаты хорошо согласуются с математической моделью (4). Установлено, что коэффициент k линейным образом зависит от дозы загрязнения:

$$\begin{aligned} k_{\text{выщел}} &= (0,09d + 1)k_{\text{контр}}; \\ k_{\text{тем-сер}} &= (0,05d + 1)k_{\text{контр}}, \end{aligned}$$

здесь d — доза загрязнения в % (рис. 3). Коэффициент детерминации для обоих типов почв оказался очень высоким и равнялся 0,87.

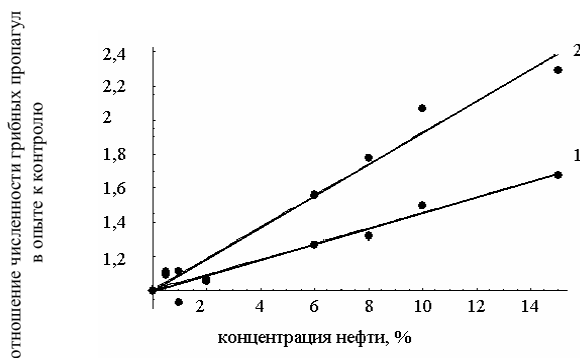


Рис. 3. Влияние загрязнения почв товарной нефтью на отношение численности грибных пропагул в опыте к контролю через 6 месяцев после загрязнения: 1 — темно-серая лесная, 2 — выщелоченный чернозем

В естественных условиях, когда в почве имеется определенный пул грибных пропагул, внесение загрязнителей изменяет условия их существования. Как установлено выше нефть является стимулятором роста микромицетов. Поэтому можно предположить, что до момента ее внесения рост грибных пропагул подчинен модели (4), а затем в силу изменившихся условий, скорость роста пропагул

изменилась. В качестве математической модели рассмотрено следующее уравнение:

$$\frac{dS}{dt} = \begin{cases} \frac{nT^n S^2}{k_1 S_m t^{n+1}}, & 0 < t \leq t_0 \\ \frac{nT^n (S - S_0)^2}{(k_2 - k_1) S_m (t - t_0)^{n+1}}, & t > t_0. \end{cases} \quad (7)$$

Здесь t_0 — момент внесения нефти в почву; S_0 — численность пропагул в почве в момент t_0 ; k_1, k_2 — коэффициенты, характеризующие экологические условия до и после загрязнения. В случае, когда внесение нефти происходит в момент практически установившейся численности пропагул в почве, т. е. при $t_0 > \sqrt[n]{9T}$ решение уравнения имеет вид:

$$S(t) = \begin{cases} \frac{k_1 S_m t^n}{T^n + t^n}, & 0 < t \leq t_0 \\ S_0 + \frac{(k_2 - k_1) S_m (t - t_0)^n}{T^n + (t - t_0)^n}, & t > t_0. \end{cases} \quad (8)$$

Непосредственный подсчет, как и в модели (4) убедительно показал, что наиболее содержательной характеристикой изменения условий в почве явилось вычисление отношения численности пропагул в исследуемой почве к численности пропагул в контрольном варианте (в данном случае речь идет о S_0).

Многими исследователями показано, что в антропогенно нарушенных почвах формируются комплексы микромицетов, потенциально опасных для человека (условно-патогенные грибы). При исследовании почв было отмечено, что численность условно-патогенных грибов в загрязненной нефтью почве растет существенно быстрее, чем в целом происходит увеличение общей численности грибов.

Вычислительный эксперимент по модели (8) численности условно-патогенных грибов в нефтезагрязненной почве показал, что она адекватно описывает происходящий рост пропагул (рис. 4). Значения n и T несущественно колебались в расчетах и в среднем равнялись: $n = 1,83$; $T = 32,55$. Расчет отношения k_2/k_1 дал результаты, представленные на рис. 5. Из рисунка видно, что для условно-патогенных грибов рост коэффициента k_2 по отношению к k_1 с увеличением концентрации происходил нелинейным образом. При этом отношение многократно повысилось в сравнении с его ростом при определении общей численности грибов (рис. 5). Это свидетельствует о том, что в структуре состава почвенных грибов загрязненной почвы произошла существенная перестройка в сторону резкого увеличения условно-патогенных грибов [1].

В зависимости от уровня загрязнения устанавливались различные уровни стационарного состояния, которые определяются значением коэффициента k в моделях (4), (8). С учетом подчиненности отношения k_2/k_1 закону ограниченного роста получаем уравнение

$$k_2 = k_1 + \frac{k_{\max} S^r}{K_m + S^r} k_1 \quad (9)$$

где S — концентрация нефти, k_{\max} — наибольшее значение отношения k_2/k_1 , принимаемое в данной экологической нише. Коэффициент r определял силу влияния нефти на скорость прорастания спор в почве. Константа K_m подобна константе Михаэлиса в кинетике химических реакций и определяет скорость прорастания спор.

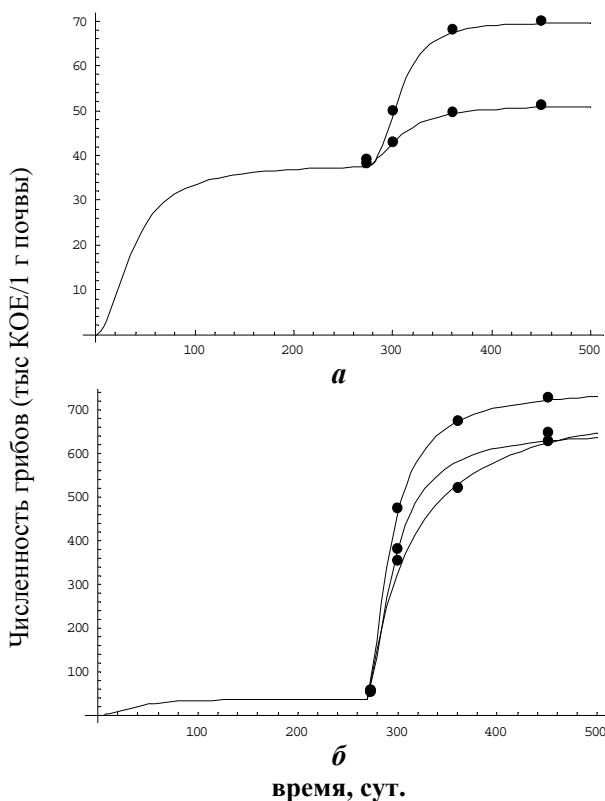


Рис. 4. Изменение численности условно-патогенных грибов в нефтезагрязненной почве: *a* — низкие дозы загрязнения, *б* — высокие дозы загрязнения

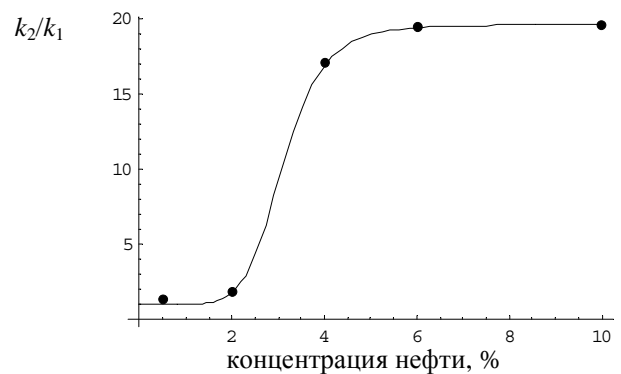


Рис. 5. Значение отношения k_2/k_1 в зависимости от дозы загрязнения и кривая, построенная по модели (9)

ВЫВОДЫ

Разработанная математическая модель хорошо согласуется с экспериментальными данными, описывают динамику прорастания грибных спор и позволяет количественно оценить влияние загрязнения почвы нефтью на эту динамику.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Киреева, Н. А.** Комплексы почвенных микроорганизмов в условиях техногенеза / Н. А. Киреева, А. М. Мифтахова, М. Д. Бакаева, В. В. Водопьянов. Уфа : Гилем, 2005. 358 с.
2. **Мирчинк, Т. Г.** Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк. М. : Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
3. **Билай, В. И.** Микромицеты почв / В. И. Билай, И. А. Элланская, Т. С. Кириленко [и др.]. Киев : Наукова думка, 1984. 264 с.
4. **Паников, Н. С.** Кинетика роста микроорганизмов / Н. С. Паников. М. : Наука. 1991. 311 с.

ОБ АВТОРЕ



Водопьянов Владимир Васильевич, декан естест.-науч. фак-та, проф. каф. математики. Дипл. математик (Казанск. гос. ун-т, 1972). Канд. физ.-мат. наук по функ. анализу (там же, 1980). Иссл. в обл. функ. анализа и мат. моделир. биол. процессов.