УДК 51-76

ИССЛЕДОВАНИЕ СВОЙСТВ РЕШЕНИЙ В МОДЕЛИ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ

Г.В. Гренкин
Дальневосточный федеральный университет
Россия, 690950, Владивосток, Суханова 8
E-mail: glebgrenkin@gmail.com

Ключевые слова: фитопланктон, математическая модель, дифференциальные уравнения, равновесные решения, СЛАУ, метод Гаусса

В работе рассматривается математическая модель, описывающая динамику численности сообщества видов фитопланктона, конкурирующих за питательные вещества. Модель представляет собой систему дифференциальных уравнений. Описан алгоритм поиска равновесных решений системы дифференциальных уравнений. Описан алгоритм решения системы линейных алгебраических уравнений для случая, когда матрица системы может быть квадратной вырожденной либо прямоугольной.

Введение

Фитопланктон составляет основу жизни в водоемах. Биопродуктивность водной экосистемы определяется продукцией фитопланктона. Изучение фитопланктона позволяет понять наиболее масштабные процессы в экосистемах. В свою очередь, фитопланктон в наибольшей степени зависит от питательных минеральных веществ (биогенов).

При изучении состояния и функционирования фитопланктона важную роль в настоящее время играют данные дистанционных методов зондирования поверхности морей и океанов. В частности, искусственные спутники Земли позволяют получить данные о содержании минеральных веществ и хлорофилла в поверхностном слое. Данные о хлорофилле дают возможность оценить содержание фитопланктона и дать грубую оценку первичной продукции. Данные о минеральных веществах (на основе азота, фосфора, кремния и других химических элементов), составляющих материальную основу для построения растительных организмов в процессе фотосинтеза, дают возможность оценить характеристики продукционных процессов фитопланктона. На этом этапе полезны математические модели динамики численностей (биомасс) основных видов фитопланктонного сообщества.

В данной работе рассматривается математическая модель, описывающая динамику численности сообщества видов фитопланктона, конкурирующих за питательные вещества. Подобные математические модели используются также в описании динамики микробных культур в лабораторных экспериментах.

Модель представляет собой систему нелинейных дифференциальных уравнений. Рассматриваются уравновешенные стационарные решения, далее называемые равновесиями. Оказывается, что эти решения достаточно подробно характеризуют фазовый портрет системы дифференциальных уравнений.

Разработана программная система, в которой реализован предложенный в [1] алгоритм поиска равновесий. Разработан модуль для решения СЛАУ методом Гаусса для случая, когда матрица системы может быть квадратной вырожденной или прямоугольной.

1. Математическая модель

В модели выделены биологические виды фитопланктона и группы минеральных питательных веществ. Фитопланктон представлен m видами, их концентрации в среде обозначены y_i для вида i. Минеральное питание растительных организмов разбивается на n групп сходных веществ (на основе азота, фосфора, кремния и т.п.). Питательные вещества предполагаются не взаимозаменяемыми. Содержание веществ типа j в среде обозначается z_j, их содержание в клетке вида i обозначается через q_{ij}. Эту величину называют клеточной квотой.

В водоеме в летний период фитопланктон обитает в верхней части столба воды, выше скачка температуры и плотности, называемого термоклином. Минеральные питательные вещества поступают снизу под влиянием процессов разной природы, с такой же скоростью содержимое верхней части водного столба в силу несжимаемости воды выбывает из наблюдаемой зоны. В этом случае можно использовать данную модель, усредняя все характеристики по пространству.

Концентрации фитопланктона и биогенов будем измерять в г/м^3, внутриклеточные концентрации питательного вещества в $\dfrac{\text{г вещества}}{\text{г сырой массы фитопланктона}}$, а время в сутках.

Для живого организма та или иная стратегия деятельности определяется не только окружающей средой, но и его состоянием. Внутреннее состояние организма можно характеризовать по-разному. В нашем случае как индикатор предлагается использовать внутриклеточное содержание питательных веществ на основе минеральных соединений во внешней среде — клеточную квоту q_{ij}.

Потребление пищи микроорганизмами осуществляется с удельной скоростью $v_{ij}(z_j, q_{ij})$, а рост биомассы происходит с удельной скоростью $\mu_{ij}(q_{ij})$ при возможном ограничении, сформулированном как принцип «узкого места» Либиха. Этот принцип считается дискуссионным, но в ряде ситуаций он лучше других объясняет процессы роста биомассы вида. Скорость роста отдельного вида, согласно принципу Либиха, ограничена скоростью роста наименее производительного субстрата (биогена). Модель динамики масс компонентов системы приобретает форму

$$\begin{cases} \dfrac{dy_i}{dt} = \left(\min\limits_{j=1,\ldots,n} \mu_{ij}(q_{ij}) - D\right) y_i, \\ \dfrac{dz_j}{dt} = D(z_j^{(0)} - z_j) - \sum\limits_{i=1}^{m} v_{ij}(z_j, q_{ij}) y_i, \\ \dfrac{dq_{ij}}{dt} = v_{ij}(z_j, q_{ij}) - q_{ij} \cdot \min\limits_{j=1,\ldots,n} \mu_{ij}(q_{ij}) \end{cases} \tag{1}$$

для $i = 1, \ldots, m$, $j = 1, \ldots, n$. Через D обозначена скорость протока вещества в системе, через $z_j^{(0)}$ — содержание минеральных питательных веществ во входящем потоке.

Конкретизация функций модели (1) в приложениях осуществляется на основе формулы М. Друпа для удельной скорости роста организмов:

$$\mu_{ij}(q_{ij}) = \mu_{ij}^{(0)} \left(1 - \frac{\underline{q}_{ij}}{q_{ij}}\right).$$

Через $\underline{q}_{ij}$ и $\overline{q}_{ij}$ обозначены нижние и верхние границы для внутриклеточной концентрации питательных веществ. Удельные скорости минерального питания в зависимости от содержания веществ во внешней среде определяются формулой

$$v_{ij}(z_j, q_{ij}) = \overline{v}_{ij}(q_{ij}) \frac{z_j}{k_{ij} + z_j},$$

где функция $\overline{v}_{ij}(q_{ij})$ имеет предложенный С. Йоргенсеном вид:

$$\overline{v}_{ij}(q_{ij}) = v_{ij}^{(0)} \frac{\overline{q}_{ij} - q_{ij}}{\overline{q}_{ij} - \underline{q}_{ij}}.$$

В статье [2] модель (1) применяется для анализа фитопланктонных сообществ Черного моря.

2. Поиск равновесных решений

Для исследования равновесий рассмотрим обобщение модели (1). Вместо конкретных формульных представлений функций модели потребуем от них выполнения следующих свойств:

(*) функцию $\mu_{ij}(q_{ij})$ предполагаем строго возрастающей по q_{ij}, а функцию $v_{ij}(z_j, q_{ij})$ — строго возрастающей по z_j и строго убывающей по q_{ij};

указанные функции предполагаются непрерывно дифференцируемыми в своих областях определения.

Равновесные решения (y^*, z^*, q^*) системы (1) находим из системы уравнений

$$\begin{cases} \left(\min\limits_{j=1,\ldots,n} \mu_{ij}(q_{ij}^*) - D\right) y_i^* = 0, \\ D(z_j^{(0)} - z_j^*) - \sum\limits_{i=1}^{m} v_{ij}(z_j^*, q_{ij}^*) y_i^* = 0, \\ v_{ij}(z_j^*, q_{ij}^*) - q_{ij}^* \cdot \min\limits_{j=1,\ldots,n} \mu_{ij}(q_{ij}^*) = 0. \end{cases}$$

Отметим, что нас интересуют только неотрицательные равновесные решения.

Если $y_i^* > 0$, то $\min\limits_{j=1,\ldots,n} \mu_{ij}(q_{ij}^*) = D$. Из третьего уравнения

$$v_{ij}(z_j^*, q_{ij}^*) - q_{ij}^* \cdot D = 0.$$

Поскольку функция $v_{ij}(z_j^*, q_{ij})$ строго убывает по q_{ij}, а функция $q_{ij} \cdot D$ строго возрастает по q_{ij}, то из уравнения $v_{ij}(z_j, q_{ij}) - q_{ij} \cdot D = 0$ можно однозначно определить q_{ij}: $q_{ij} = \widetilde{q}_{ij}(z_j)$.

Утверждение 1. *Функция $\widetilde{q}_{ij}(z_j)$ строго возрастает.*

Введем функцию $\widetilde{\mu}_{ij}(z_j) = \mu_{ij}(\widetilde{q}_{ij}(z_j))$. Функция $\widetilde{\mu}_{ij}(z_j)$ строго возрастает.

Определим матрицу $\overline{Z} = (\overline{z}_{ij})_{i,j=1}^{m,n}$ из условия $\overline{z}_{ij} = \widetilde{\mu}_{ij}^{-1}(D)$.

Утверждение 2. *Условие $\min\limits_{j=1,\ldots,n} \mu_{ij}(q_{ij}^*) = D$ эквивалентно следующему условию: $\forall j : z_j^* \geq \overline{z}_{ij}, \exists j_0 : z_{j_0}^* = \overline{z}_{ij_0}$.*

Следствие. *Если $y_i^* > 0$, то $\forall j : z_j^* \geq \overline{z}_{ij}, \exists j_0 : z_{j_0}^* = \overline{z}_{ij_0}$.*

Обозначим $I = \{1, 2, \ldots, m\}$, $J = \{1, 2, \ldots, n\}$.

Выберем множество $I_* \subset I$ таких i, для которых $y_i^* > 0$.

Для каждого $i \in I_*$ выполняется условие $\forall j : z_j^* \geq \overline{z}_{ij}, \exists j_0 : z_{j_0}^* = \overline{z}_{ij_0}$.

Обозначим $z_j' = \max\limits_{i \in I_*} \overline{z}_{ij}$.

Справедливо утверждение: $\forall j : z_j^* \geq z_j', \forall i \in I_* \; \exists j_i : z_{j_i}^* = z_{j_i}'$.

Обозначим $J_* = \{j_i : i \in I_*\}$ — множество j, для которых $z_j^* = z_j'$.

Для каждого множества $I_*, I_* \subset I$ определяем отображение $\varphi : I_* \to \{J' : J' \subset J\}$ следующим образом: $\varphi(i) = \{j : \overline{z}_{ij} = z_j'\}$. Далее выбираем множество J_* таким образом, чтобы $\forall i \in I_* \exists j \in J_* : j \in \varphi(i)$.

Потребуем, чтобы для всех i, j выполнялось неравенство $\overline{z}_{ij} > 0$.

Выбрав множества I_* и J_* (нужно перебрать все возможные варианты), решаем систему соотношений:

$$\begin{cases} y_i^* > 0,\ i \in I_*, \\ y_i^* = 0,\ i \in I \setminus I_*, \\ z_j^* = z_j',\ j \in J_*, \\ z_j^* \geq z_j',\ j \in J \setminus J_*, \\ \sum\limits_{i \in I_*} \widetilde{q}_{ij}(z_j^*) y_i^* = z_j^{(0)} - z_j^*,\ j \in J. \end{cases} \tag{2}$$

В этой системе мы фиксируем значения $z_j^*, j \in J_*$ и получаем СЛАУ относительно y_i^*: $\sum\limits_{i \in I_*} \widetilde{q}_{ij}(z_j^*) y_i^* = z_j^{(0)} - z_j^*, j \in J_*$. Решив эту СЛАУ, найдем y_i^*. Подставляем y_i^* в уравнения $\sum\limits_{i \in I_*} \widetilde{q}_{ij}(z_j^*) y_i^* = z_j^{(0)} - z_j^*, j \in J \setminus J_*$ и находим отсюда значения $z_j^*, j \in J \setminus J_*$ (слева стоит строго возрастающая функция от z_j^*, а справа — строго убывающая функция от z_j^*, поэтому можно применить метод дихотомии). Затем проверяем неравенства $z_j^* \geq z_j', j \in J \setminus J_*$. Значения q_{ij}^* можно найти следующим образом: $q_{ij}^* = \widetilde{q}_{ij}(z_j^*)$.

Условие

$$\forall i \; \exists j : \mu_{ij}(q_{ij}^*) \leq D$$

является необходимым и достаточным для локальной асимптотической устойчивости найденного равновесного решения [1].

3. Решение СЛАУ с матрицей общего вида методом Гаусса

Рассмотрим систему линейных алгебраических уравнений (СЛАУ) из m уравнений с n неизвестными:

$$\begin{cases} a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \ldots + a_{1n}x_n = b_1, \\ a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \ldots + a_{2n}x_n = b_2, \\ \qquad\qquad \ldots \\ a_{m1}x_1 + a_{m2}x_2 + \ldots + a_{mn}x_n = b_m. \end{cases} \tag{3}$$

Требуется найти все решения данной системы либо определить, что она несовместна (не имеет решений).

Вначале система (3) при помощи элементарных преобразований приводится к ступенчатому виду:

$$\begin{cases} x_{j_1} + a'_{1,j_2}x_{j_2} + a'_{1,j_3}x_{j_3} + \ldots + a'_{1,j_r}x_{j_r} + a'_{1,j_r+1}x_{j_r+1} + \ldots + a'_{1,n}x_n = b'_1, \\ \qquad x_{j_2} + a'_{2,j_3}x_{j_3} + \ldots + a'_{2,j_r}x_{j_r} + a'_{2,j_r+1}x_{j_r+1} + \ldots + a'_{2,n}x_n = b'_2, \\ \qquad\qquad \ldots \\ \qquad\qquad x_{j_r} + a'_{r,j_r+1}x_{j_r+1} + \ldots + a'_{r,n}x_n = b'_r, \\ \qquad\qquad 0 = b'_{r+1}, \\ \qquad\qquad \ldots \\ \qquad\qquad 0 = b'_m. \end{cases}$$

Процесс преобразования системы (3) к ступенчатому виду называется прямым ходом метода Гаусса.

Переменные $x_{j_1}, x_{j_2}, \ldots, x_{j_r}$ называются главными переменными, все остальные переменные называются свободными.

Если хотя бы одно число $b'_i \neq 0$, где $i > r$, то система несовместна.

Пусть $b'_i = 0$ для всех $i > r$. Рассмотрим обратный ход метода Гаусса. Перенесем свободные переменные в правые части уравнений. Получим

$$\begin{cases} x_{j_1} + a'_{1,j_2}x_{j_2} + a'_{1,j_3}x_{j_3} + \ldots + a'_{1,j_r}x_{j_r} = b'_1 - a'_{1,j_r+1}x_{j_r+1} - \ldots - a'_{1,n}x_n, \\ \qquad x_{j_2} + a'_{2,j_3}x_{j_3} + \ldots + a'_{2,j_r}x_{j_r} = b'_2 - a'_{2,j_r+1}x_{j_r+1} - \ldots - a'_{2,n}x_n, \\ \qquad\qquad \ldots \\ \qquad\qquad x_{j_r} = b'_r - a'_{r,j_r+1}x_{j_r+1} - \ldots - a'_{r,n}x_n. \end{cases}$$

Придадим свободным переменным произвольные значения, а значения главных переменных найдем по формуле

$$x_{j_i} = b'_i - \sum_{j=j_r+1}^{n} a'_{ij}x_j - \sum_{k=i+1}^{r} a'_{i,j_k}x_{j_k}, i = 1, 2, \ldots, r.$$

Рассмотрим прямой ход метода Гаусса с выбором главного элемента по столбцу.

Сначала находим в 1-м столбце максимальный по модулю элемент (главный элемент). Если все элементы 1-го столбца равны 0, то переменная x_1 уже исключена, переходим к исключению переменной x_2. Если же не все элементы 1-го столбца равны 0, то меняем местами 1-ю строку и строку, в которой находится главный элемент, а затем исключаем переменную x_1 из 2-го, 3-го, $\ldots$, m-го уравнений, домножая 1-е уравнение на коэффициенты $a_{i,1}$ и вычитая его из всех остальных уравнений.

После исключения переменной x_1 аналогичным образом исключаем переменные x_2, x_3 и т.д.

Разработан модуль на языке программирования C++ для решения СЛАУ методом Гаусса в случае, когда матрица системы может быть квадратной вырожденной или прямоугольной.

4. Решение системы дифференциальных уравнений

Требуется численно найти решение системы (1).

В правых частях нескольких уравнений системы присутствует функция минимума, которая является непрерывной во всех точках, но в некоторых точках может не иметь производной. В связи с этим для численного решения системы необходимо использовать численные методы, не использующие производных правых частей уравнений, например, метод Эйлера.

Для примеров система (1) решалась и методом Эйлера, и при помощи стандартного решателя Wolfram Mathematica 8, но результаты полностью совпали.

Разработана программная система на языке программирования C++, в которой реализован описанный алгоритм поиска равновесных решений. Программу можно скачать на сайте http://group22x.narod.ru/grenkin/.

Отметим, что система может иметь и континуальное множество равновесий (в случае, когда СЛАУ имеет бесконечно много решений).

Список литературы

1. Абакумов А. И., Пак С. Я. Сосуществование видов в микробном сообществе. Модельное исследование // Информатика и системы управления. 2012. № 3(33). С. 15–24.
2. Силкин В. А., Абакумов А. И., Паутова Л. А., Микаэлян А. С., Часовников В. К., Лукашева Т. А. Сосуществование черноморских и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря. Анализ гипотез вселения // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 24–35.