Описание замкнутых экологических систем в рамках подхода гибкого метаболизма

Салтыков Михаил Юрьевич,

Барцев Сергей Игоревич

ИБФ СО РАН

Введение

Традиционные экологические модели построены по аналогии с моделями химической кинетики. Фактически в рамках этих моделей каждый вид представляет собой автокатализатор, потребляющий питательные вещества в жестко заданной пропорции. В дальнейшем будем называть такие модели моделями с жестким метаболизмом (ЖМ-моделями).

При описании реальных экосистем в рамках ЖМ-моделей возникают противоречия предсказаний моделей с результатами наблюдений и экспериментов:

1) **Планктонный парадокс или парадокс Хатчитсона.**
2) **Проблема связи устойчивости экосистем с их биоразнообразием.**

В работах (Pelletier, 2000; Bartsev, 2004; Uchuda, Drossel 2007; Салтыков и др., 2011; Saltykov et al., 2012; Adjou, et al., 2012) была показана возможность решения парадоксов традиционных ЖМ-моделей экосистем посредством перехода к моделям в которых тем или иным образом учитывается способность организмов потреблять питательные вещества в переменной пропорции. Такой класс моделей в дальнейшем будет называться моделями с гибким метаболизмом или ГМ-моделями.

Определение устойчивости принятое в рамках работы

Решение системы уравнений считалось устойчивым при одновременном выполнении двух условий:

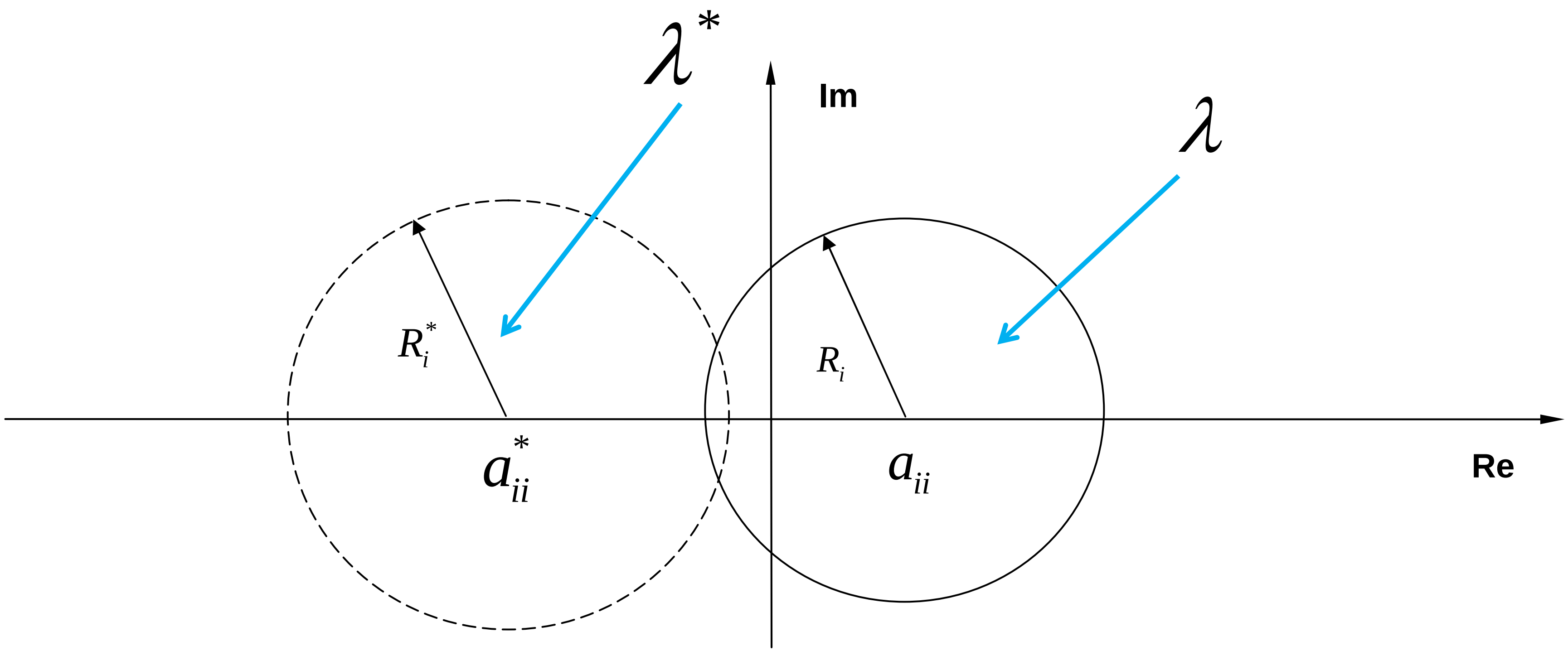
1) Все компоненты системы больше нуля.
2) Решение устойчиво по Ляпунову.

Теорема Гершгорина

$$|z - a_{ii}| \le R_i \qquad R_i = \sum_{j,\, j \ne i} |a_{ij}|$$

$$\frac{dx_i}{dt} = f_j(\vec{\boldsymbol{x}})$$

$$\frac{dy_i}{dt} = \sum_k w_{ik} y_k \,;\, w_{ik} = \frac{d\left(f_i(\vec{\boldsymbol{x}})\right)}{dx_k}\Bigg|_{x_k = x_k^0} ;\, y_i = x_i - x_i^0$$



Упрощение выражения для диагонального коэффициента матрицы линеаризованной системы

$$\dot{x}_i = \left(\frac{f_i(\vec{\boldsymbol{x}})}{x_i} \right) x_i$$

$$w_{ii} = \overset{=0}{\left. \frac{f_j(\vec{\boldsymbol{x}})}{x_i} \right|_{x_i = x_i^0}} + \left. \frac{d\left(\dfrac{f_j(\vec{\boldsymbol{x}})}{x_i} \right)}{dx_i} \right|_{x_i = x_i^0} x_i^0$$

Смещение круга Гершгорина влево могут обеспечить функции:

1) Входящие в уравнение со знаком «-» и имеющие положительную производную в районе особой точки.

$$w_{ii} = \left. \frac{d\left(-\dfrac{f_j(\vec{\boldsymbol{x}})}{x_i}\right)}{dx_i} \right|_{\vec{\boldsymbol{x}} = \vec{\boldsymbol{x}}^0} x_i^0 < 0$$

Пример:

$$w_{ii} = \left. \frac{d\left(-\dfrac{\mu_{ij} x_i}{(K_{ij} + x_i + x_k)(x_i + x_k)} x_j\right)}{dx_i} \right|_{x_{i,j,k} = x^0_{i,j,k}} x_i^0 < 0$$

Биологический смысл – преимущественное поедание хищником вида с большей относительной численностью

2) Входящие в уравнение со знаком «+» и имеющие отрицательную производную в районе особой точки. Пример:

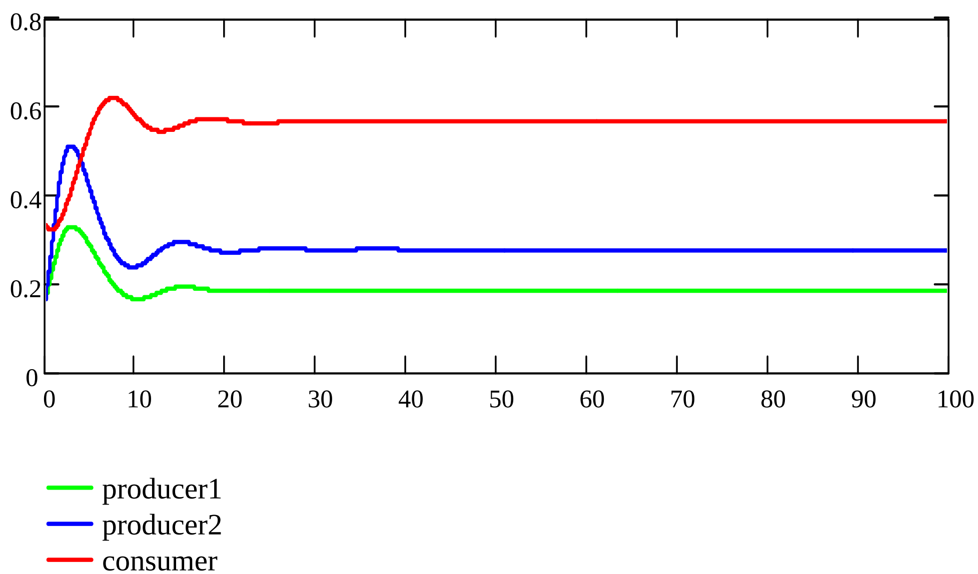
$$w_{ii} = \frac{d\left(\dfrac{\gamma_j\left(x_{k \neq i}\right)}{x_i}\right)}{dx_i}\Bigg|_{x_i = x_i^0} x_i^0 < 0$$

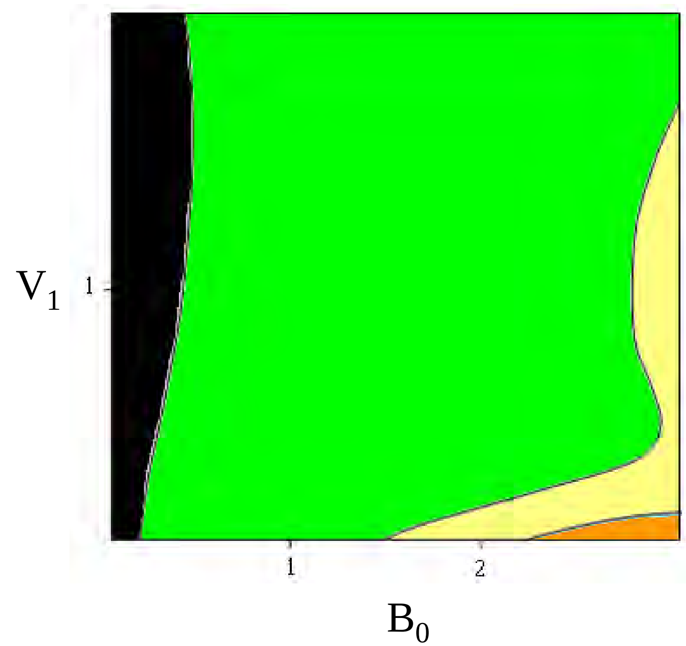
Биологический смысл – прирост компонента экосистемы не зависящий от его концентрации.

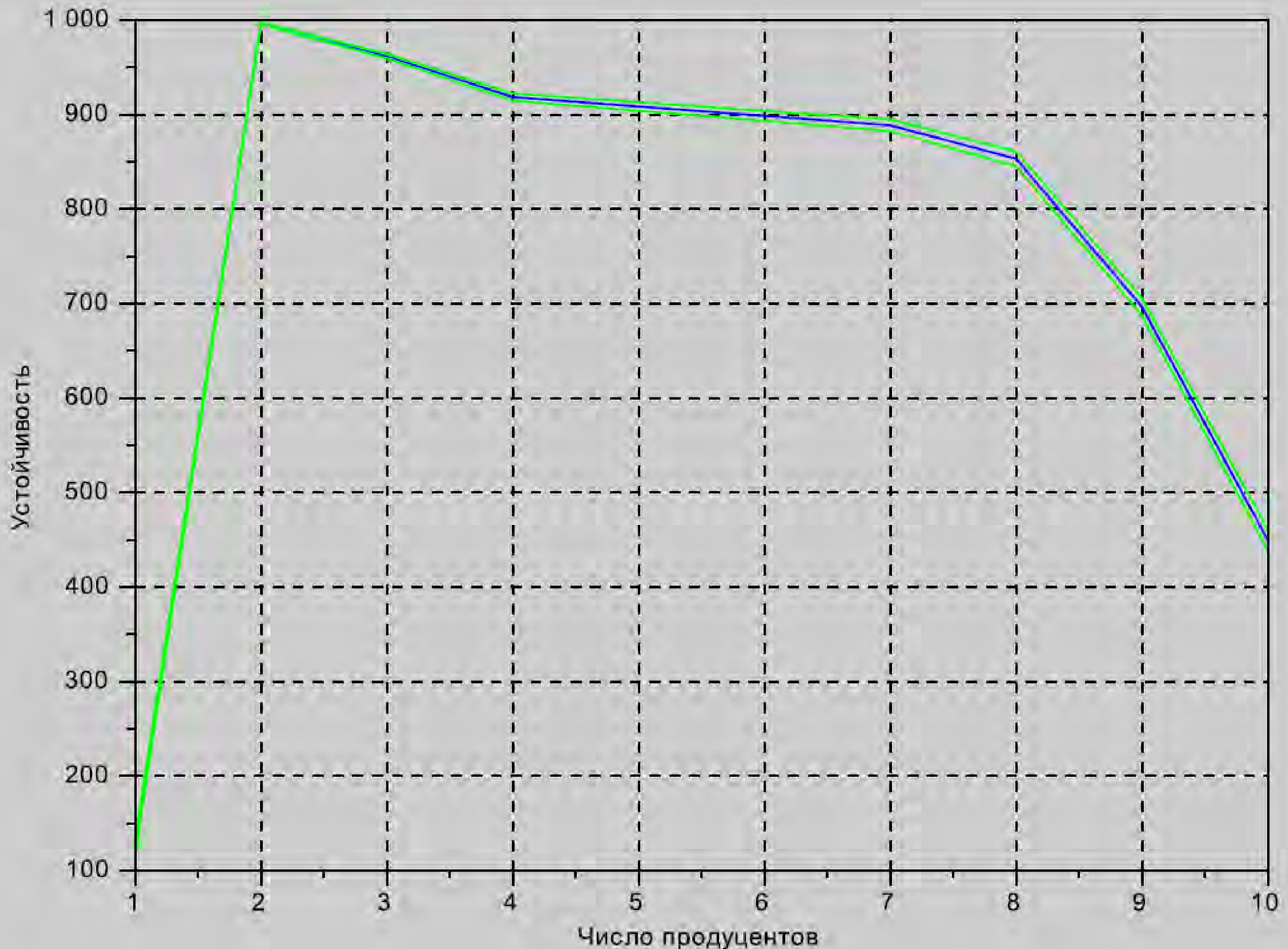
ГМ-модель “Жадный хищник”

Модель, где хищник преимущественно поедает жертв из большей популяции

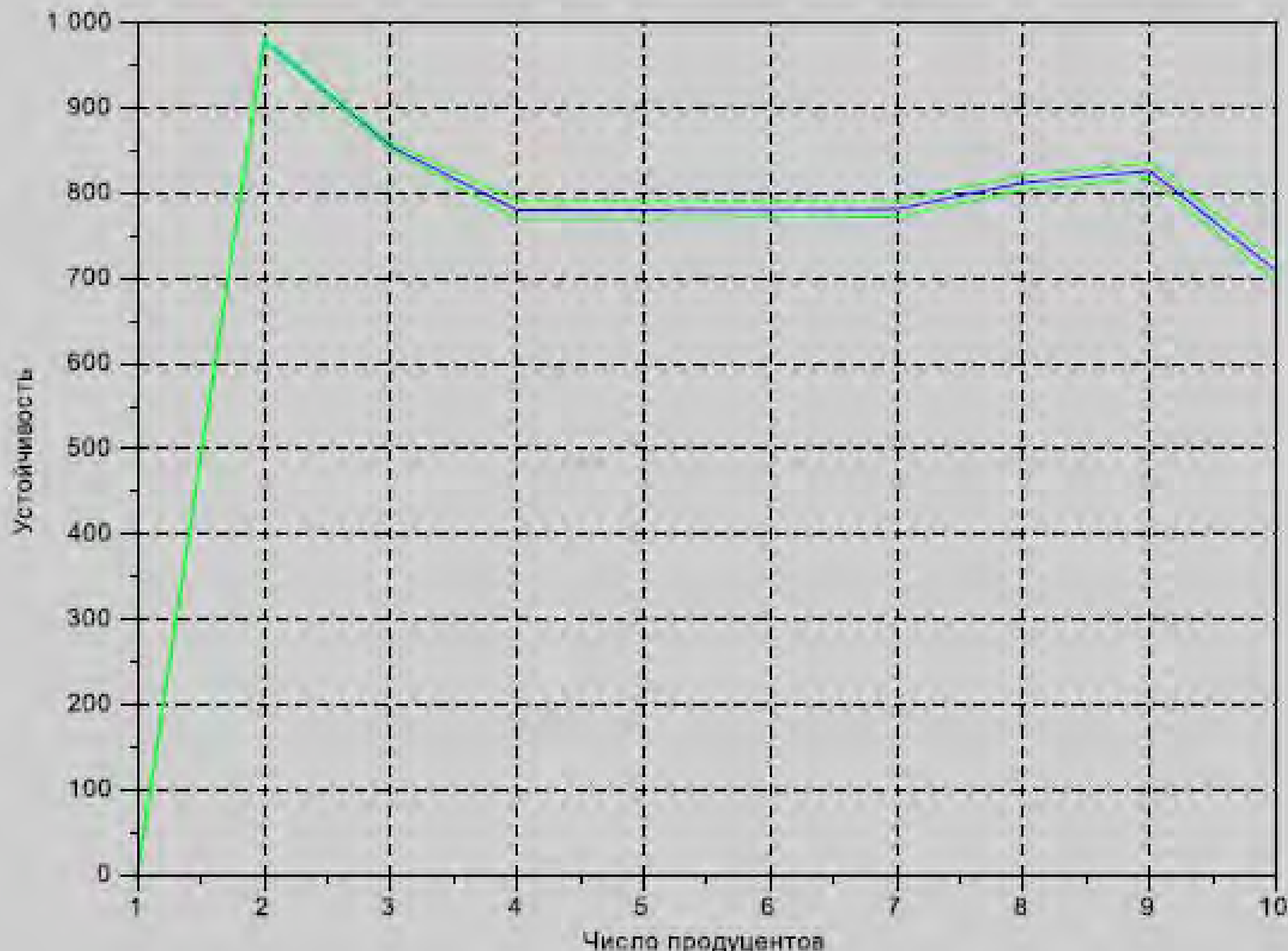
$$
\begin{cases}
\dfrac{dx_i}{dt} = A_i\left(B_0 - \sum\limits_k x_k - \sum\limits_j y_j\right)x_i - \sum\limits_j \dfrac{\mu_{ji} x_i}{K_j + \sum\limits_k x_k}\left(\dfrac{x_i}{\sum\limits_k x_k}\right) y_j \\[2ex]
\dfrac{dy_j}{dt} = \sum\limits_i \dfrac{\mu_{ji} x_i}{K_j + \sum\limits_k x_k}\left(\dfrac{x_i}{\sum\limits_k x_k}\right) y_j - k_{dj} y
\end{cases}
$$







1 000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Устойчивость
Число продуцентов

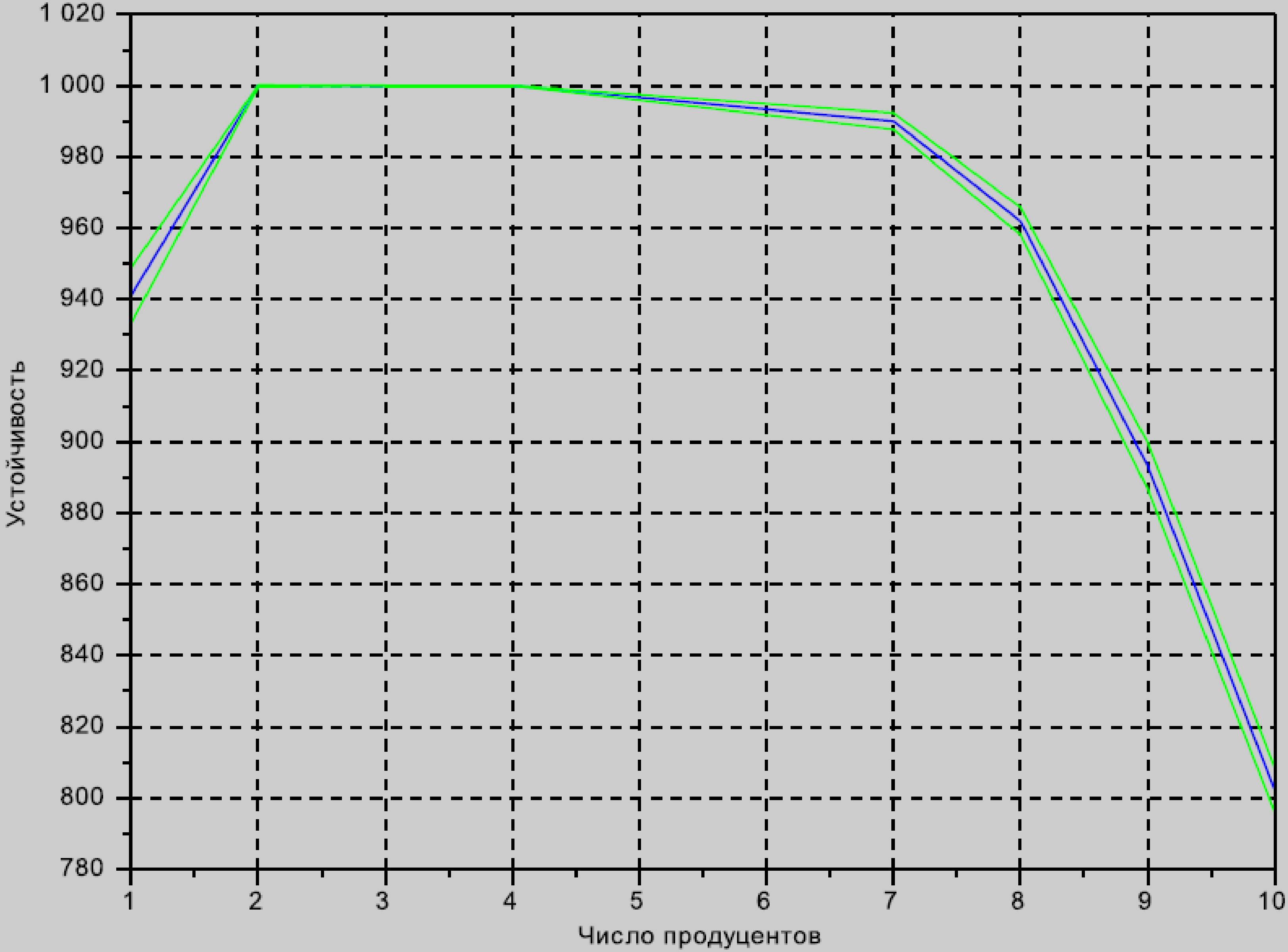


1 000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Устойчивость
Число продуцентов

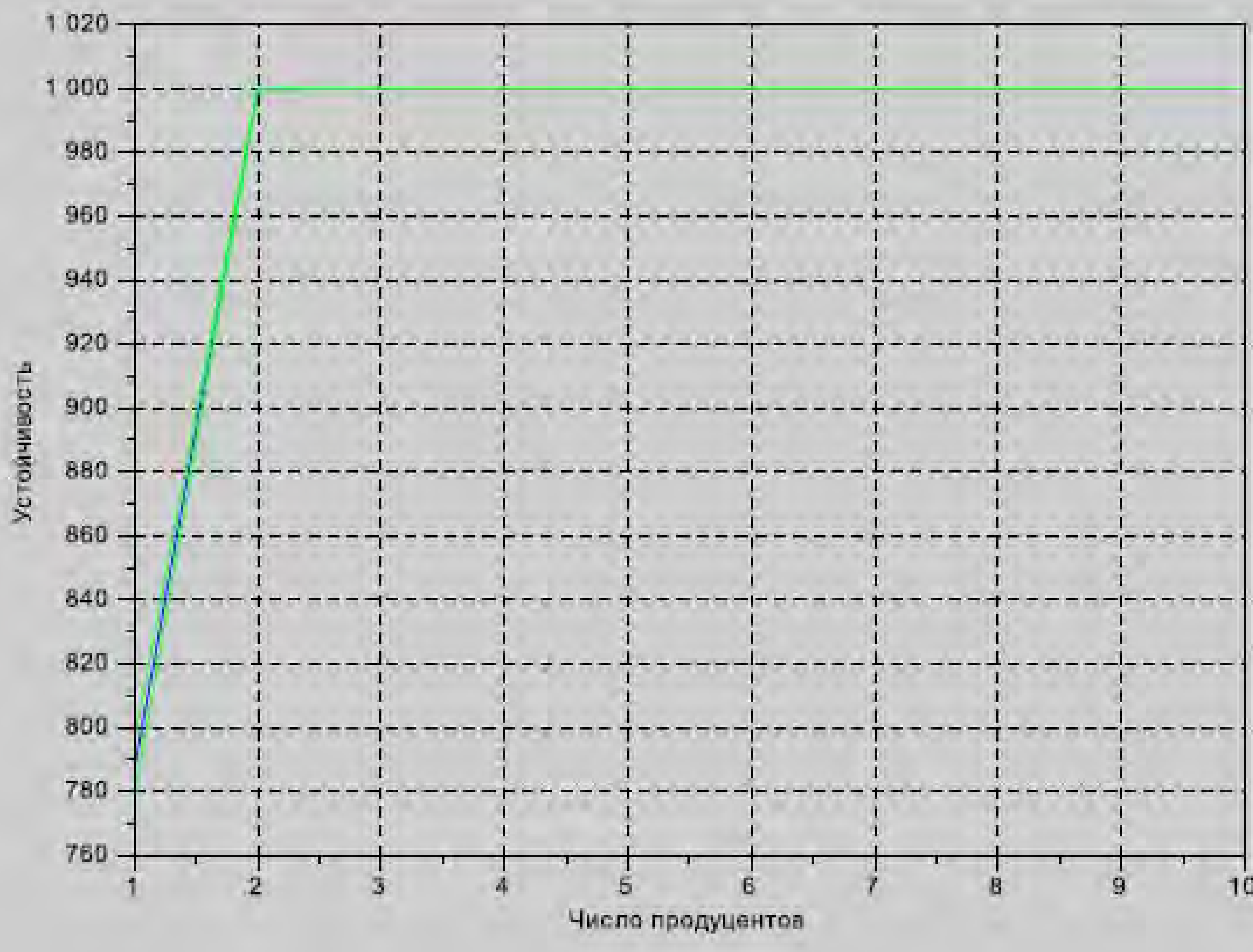
ГМ-модель “Переключающиеся пути”

$$\begin{cases} B = B_0 - \sum\limits_k x_k - \sum\limits_k \sum\limits_j y_{jk} \\ \dfrac{dx_i}{dt} = V_i B x_i - \sum\limits_j \dfrac{\mu_{ji} x_i}{K_{ji} + x_i} y_{ji} \\ \dfrac{dy_{ji}}{dt} = \dfrac{\mu_{ji} x_i}{K_{ji} + x_i} y_{ji} - k_{dj} y_{ji} - \sum\limits_{k \neq i} \gamma_{jk} x_k y_{ji} + \sum\limits_{i \neq k} \gamma_{ji} x_i y_{ki} \end{cases}$$

где x_i – продуценты; y_{ji} – консументы; V_i – удельная скорость роста продуцента; B_0– общее количество лимитирующего элемента в системе; μ_{ji} – максимальная удельная скорость поедания продуцента консументом; K_{ji} – константа Моно; k_{dj} – константа отмирания; γ_{ij} – константы скорости перехода.

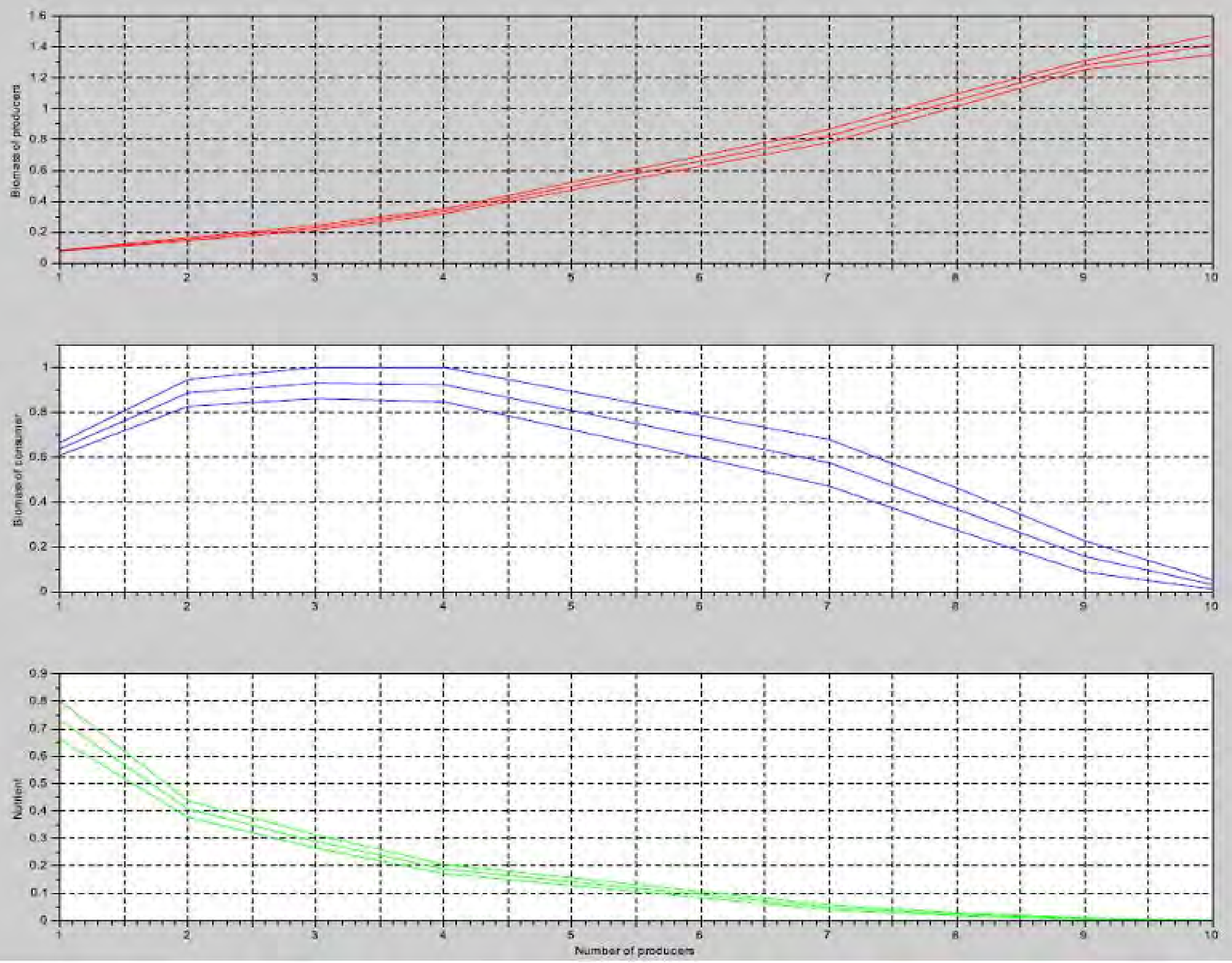


1 020
1 000
980
960
940
920
900
880
860
840
820
800
780
Устойчивость
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Число продуцентов



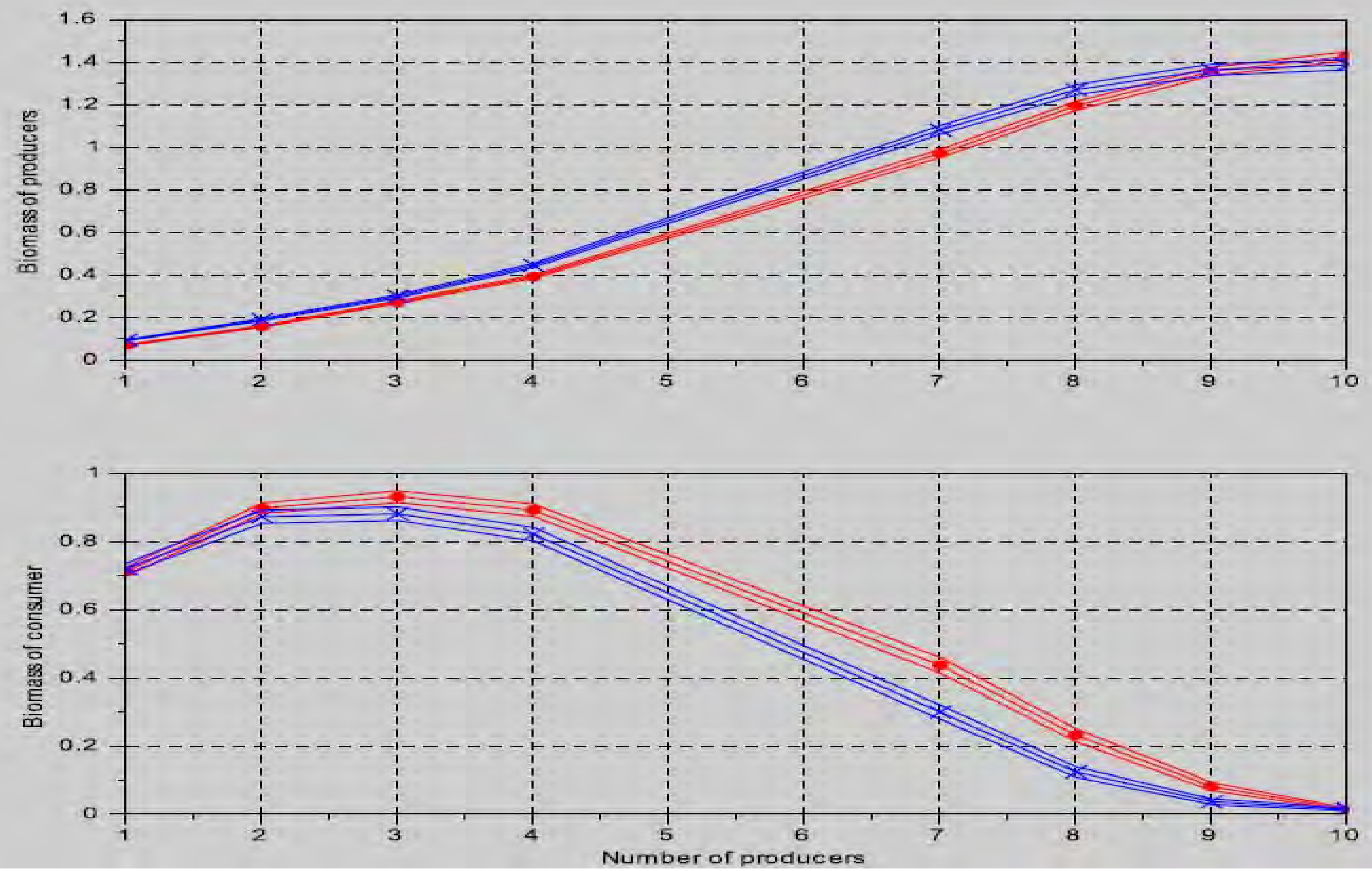
1 020
1 000
980
960
940
920
900
880
860
840
820
800
780
760
Устойчивость
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Число продуцентов

Учет полезности жертвы



Учет полезности жертвы, модификация модели «разборчивый хищник»

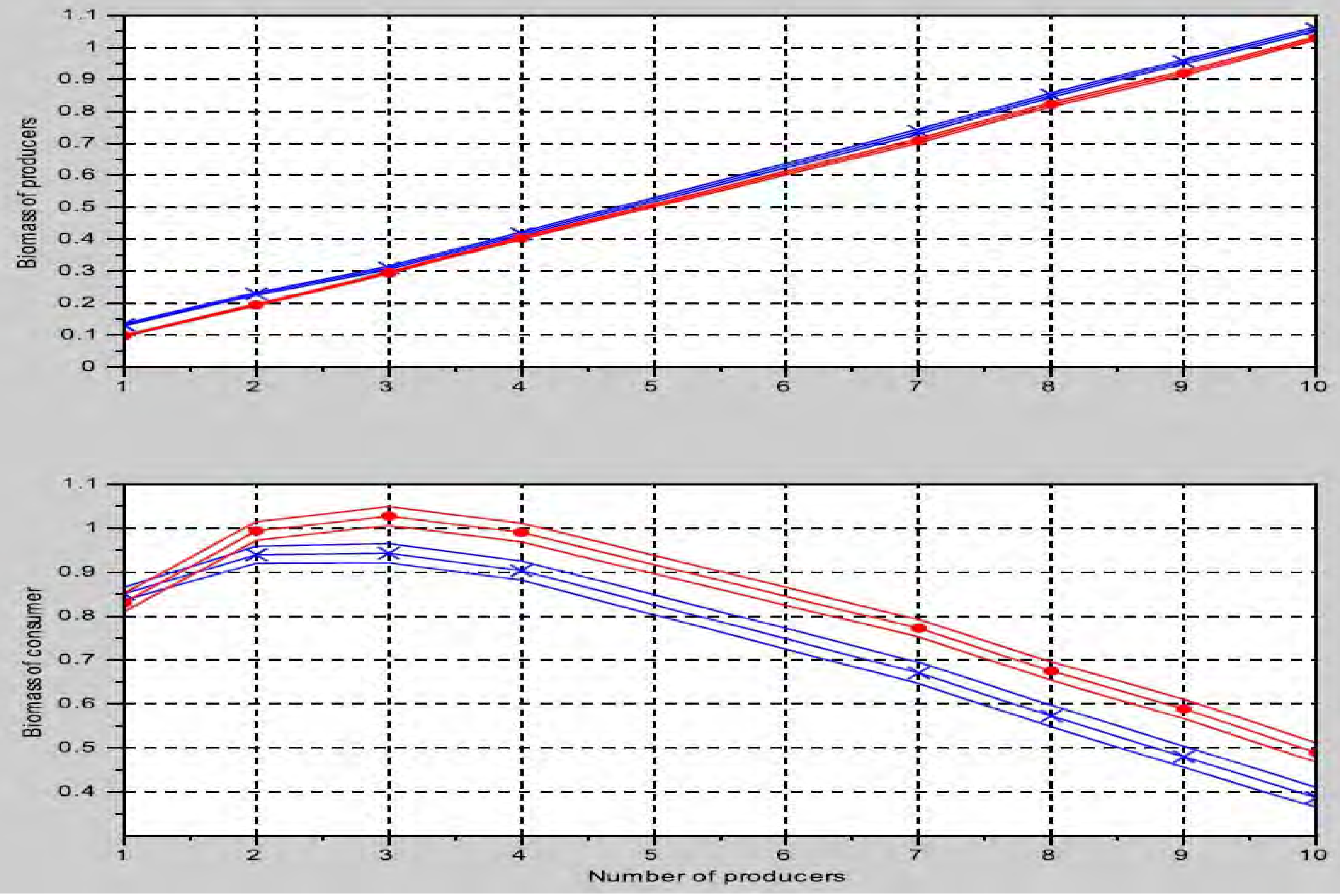
$$\begin{cases} \dfrac{dx_i}{dt} = A_i\left(B_0 - \sum\limits_i x_i - \sum\limits_j y_j\right)x_i - \dfrac{\sum\limits_j \mu_{ij}{}^2 x_i{}^2 y_j}{\left(K_j + \sum\limits_k x_k\right)\left(\sum\limits_k \mu_{kj} x_k\right)} \\ \dfrac{dy_j}{dt} = \dfrac{\sum\limits_k \mu_{kj}{}^2 x_k{}^2}{\left(K_j + \sum\limits_k x_k\right)\left(\sum\limits_k \mu_{kj} x_k\right)} y_j - k_{dj} y_j \end{cases}$$



Зависимость масс компонентов систем базовой и модифицированной модели "разборчивый хищник" от числа видов-продуцентов. Косые кресты обозначают результаты вычислений для базовой модели, точки - модифицированной.

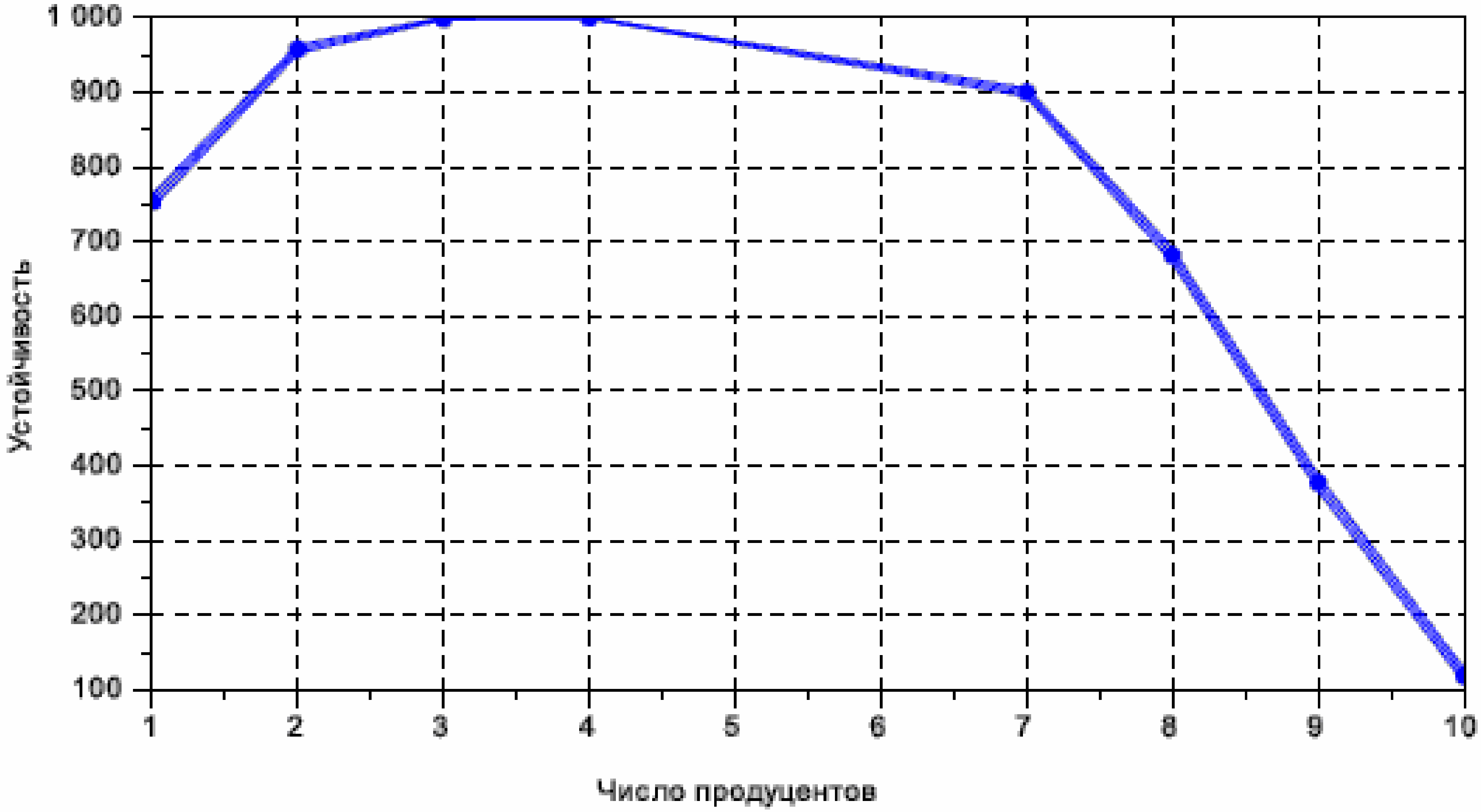
Учет полезности жертвы, модификация модели «переключающиеся пути»

$$\begin{cases} B = B_0 - \sum_i x_i - \sum_i \sum_j y_{ij} \\ \dfrac{dx_i}{dt} = A_i b x_i - \sum_j \dfrac{\mu_{ij} x_i}{K_{ij} + x_i} y_{ij} \\ \dfrac{dy_{ij}}{dt} = \dfrac{\mu_{ij} x_i}{K_{ij} + x_i} y_{ij} - m_j y_{ij} - \sum_k \dfrac{\mu_{kj}}{K_{kj}} \gamma_{kj} x_k y_{ij} + \sum_k \dfrac{\mu_{ij}}{K_{ij}} \gamma_{kj} x_i y_{kj} \end{cases}$$



Зависимость масс компонентов систем базовой и модифицированной модели «переключающиеся пути» от числа видов-продуцентов. Косые кресты обозначают результаты вычислений для базовой модели, точки - модифицированной.

Устойчивость ГМ-моделей с учетом полезности



Заключение

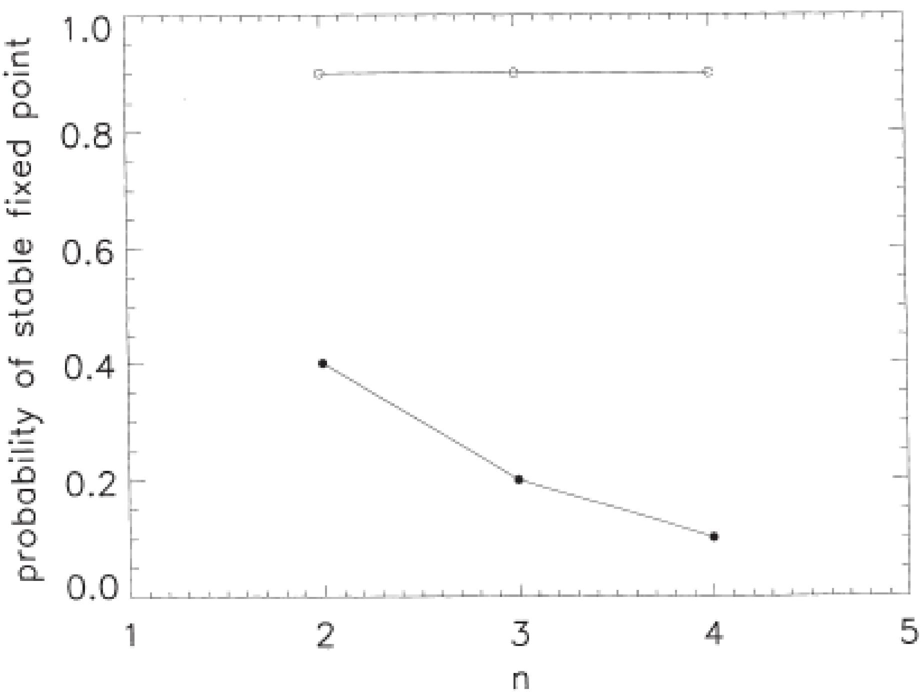
Была проведена количественная оценка зависимости «биоразнообразие-устойчивость» двух вариантов ГМ-моделей замкнутых экосистем. Было доказано что повышение устойчивости с ростом биоразнообразия действительно характерно для ГМ-моделей замкнутых экосистем на широком диапазоне параметров, а не является неким локальным свойством наблюдаемым лишь при некоторых значениях параметров модели. Выведен аналитический критерий для оценки изменения устойчивости моделей экосистем при их модификации.

Ранее рассмотренные ГМ-модели были модифицированы таким образом, что бы хищник поедал жертву учитывая ее пищевые качества. В результате сохранилась продемонстрированная не модифицированными моделями высокая устойчивость по Ляпунову при большом числе видов, и уменьшился эффект падения стационарной численности консумента с ростом числа продуцентов.

Спасибо за внимание!

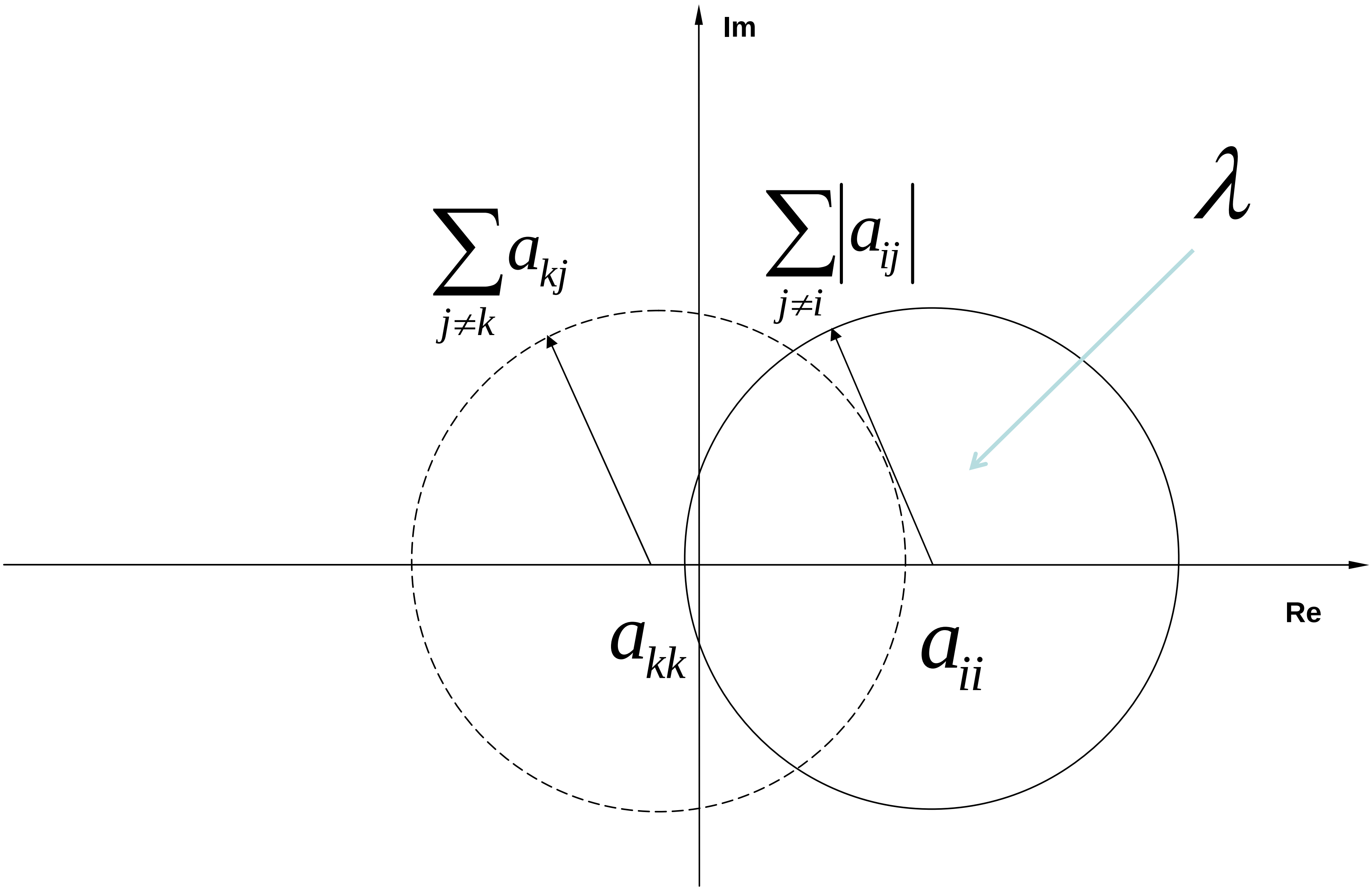
Влияние «переключения хищника» на корреляцию устойчивости с биоразнообразием (Pelletier, 2000).

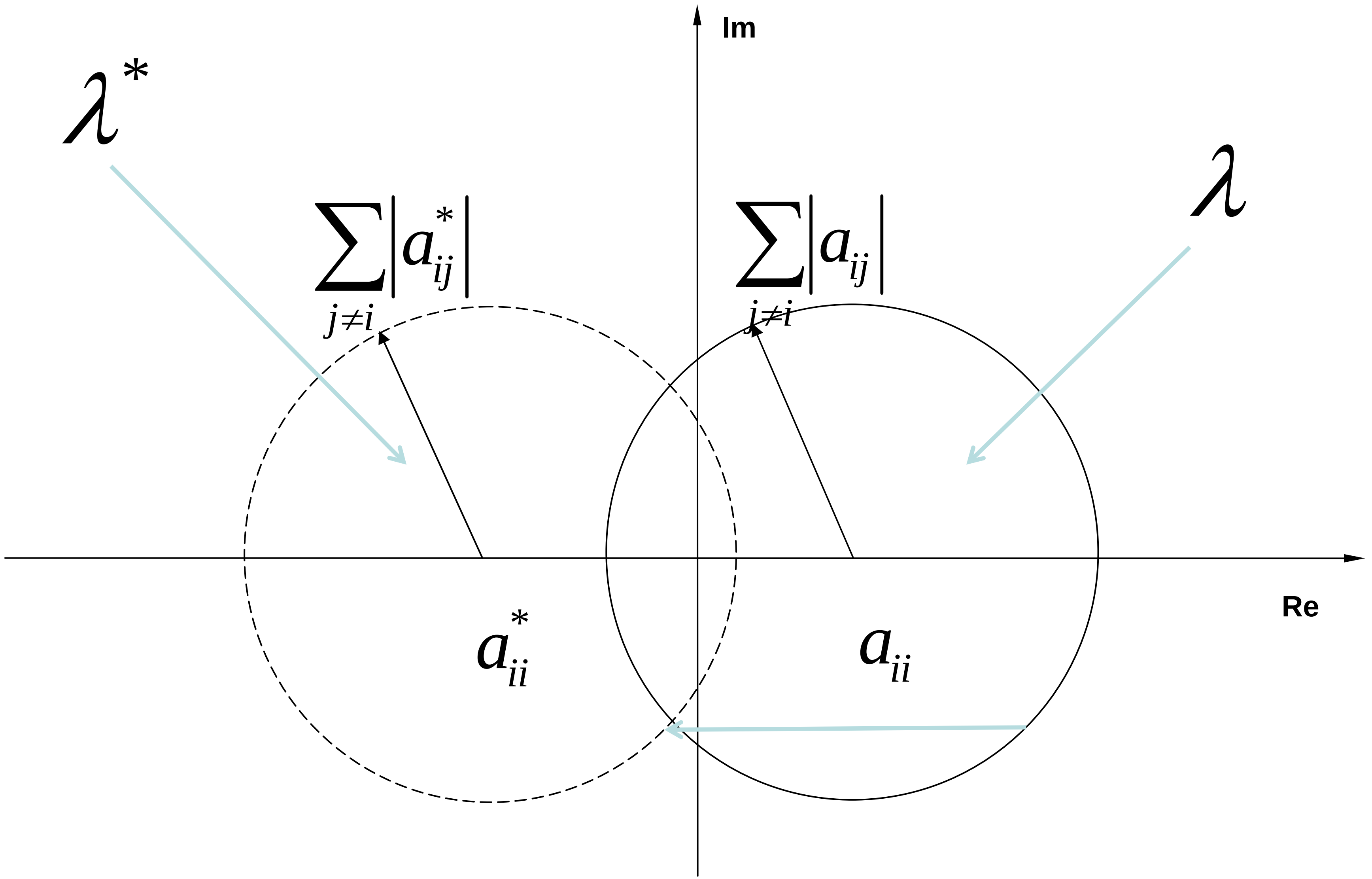
$$\begin{cases} \dfrac{dH_i}{dt} = \left(a_i - \sum_j b_{ij} \dfrac{c_{ji} H_i}{\left(\sum_k c_{jk} H_k \right) / n} P_j \right) H_i \\ \dfrac{dP_i}{dt} = \left(\sum_j c_{ij} \dfrac{c_{ij} H_j}{\left(\sum_k c_{ik} H_k \right) / n} H_j - d_i \right) P_i \end{cases}$$



$$\begin{cases} \dfrac{dH_i}{dt} = \left(a_i - \sum_j b_{ij} P_j \right) H_i \\ \dfrac{dP_i}{dt} = \left(\sum_j c_{ij} H_j - d_i \right) P_i \end{cases}$$

Теорема Гершгорина





Im
λ^*
λ
$\sum_{j\neq i}|a_{ij}^*|$
$\sum_{j\neq i}|a_{ij}|$
Re
a_{ii}^*
a_{ii}

Замыкание по нескольким элементам

Контрольная модель в приближении «жесткого» метаболизма

$$\begin{cases} \dfrac{dX_1}{dt} = \mu_1 ABX_1 - \alpha_0 \mu \;\; X_1 X_2 Y - k_1 X_1 \\ \dfrac{dX_2}{dt} = \mu_2 ABX_2 - \beta_0 \mu \;\; X_1 X_2 Y - k_2 X_2 \\ \dfrac{dY}{dt} = \mu \;\; X_1 X_2 Y - k_d Y \\ \dfrac{dA}{dt} = -\alpha_1 \mu_1 ABX_1 - \alpha_2 \mu_2 ABX_2 + \alpha_0 k_d Y + \alpha_1 k_1 X_1 + \alpha_2 k_2 X_2 \\ \dfrac{dB}{dt} = -\beta_1 \mu_1 ABX_1 - \beta_2 \mu_2 ABX_2 + \beta_0 k_d Y + \beta_1 k_1 X_1 + \beta_2 k_2 X_2 \end{cases}$$

$$\beta_i = 1 - \alpha_i$$

Условие замыкания в случае жесткого метаболизма

$$\begin{cases} \alpha_0 = \dfrac{\alpha_2}{\alpha_2 + \beta_1} \\ \beta_0 = \dfrac{\beta_1}{\alpha_2 + \beta_1} \end{cases}$$

A **и** ***B*** **– биогенные элементы;** X_1 **и** X_2 **– продуценты;** ***Y*** **– консумент;** $\mu_{(1,2)}$ **– максимальная скорость роста;** $k_{(d1,d2,d)}$ **– константы отмирания;** $\alpha_{(1,2,0)}$ **и** $\beta_{(1,2,0)}$ **– стехиометрические коэффициенты.**

Модель «внутренний регуляторный пул» для случая жестких продуцентов

$$\begin{cases}\dot{A} = a_{01}M_1S_1 + a_{02}M_2S_2 + a_0MX - a_{01}v_1(A,B)S_1 - a_{02}v_2(A,B)S_2\\ \dot{B} = b_{01}M_1S_1 + b_{02}M_2S_2 + b_0MX - b_{01}v_1(A,B)S_1 - b_{02}v_2(A,B)S_2\\ \dot{S}_1 = v_1(A,B)S_1 - k_1S_1X(a^m - a) - M_1S_1\\ \dot{S}_2 = v_2(A,B)S_2 - k_2S_2X(b^m - b) - M_2S_2\\ \dot{X} = k_1S_1X(a^m - a) + k_2S_2X(b^m - b) - MX\\ \dot{a} = k_1S_1(a^m - a)a_{01} + k_2S_2(b^m - b)a_{02} - a_0\mu ab\\ \dot{b} = k_1S_1(a^m - a)b_{01} + k_2S_2(b^m - b)b_{02} - b_0\mu ab\end{cases}$$

$$v_1(A,B) = \frac{\mu_1^r AB}{(k_{A1}^r + A)(k_{B1}^r + B)};$$

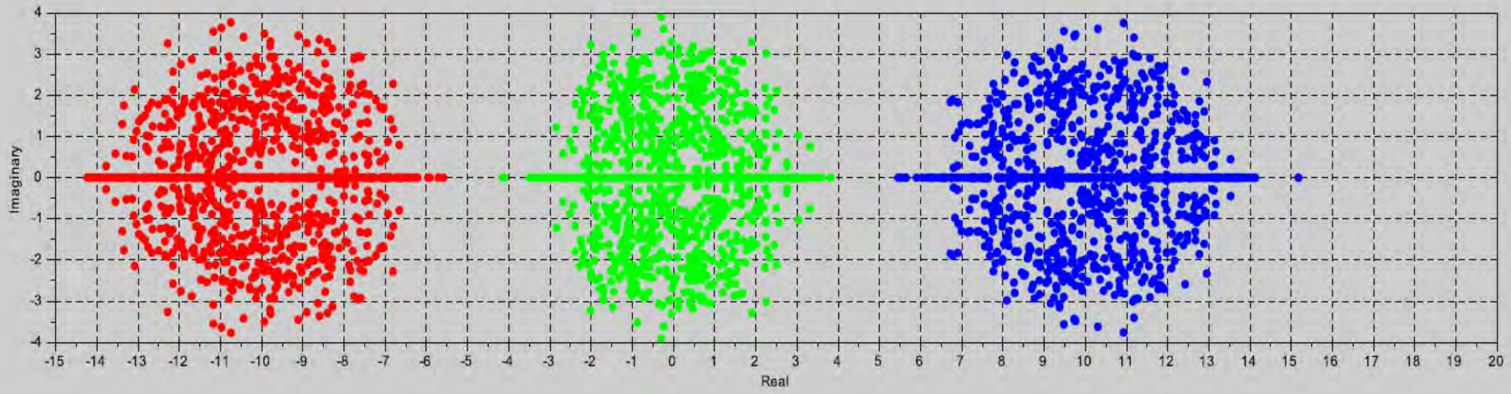
$$v_2(A,B) = \frac{\mu_2^r AB}{(k_{A2}^r + A)(k_{B2}^r + B)};$$

$$v(S_1,S_2) = \frac{\mu^r S_1S_2}{(k_1^r + S_1)(k_2^r + S_2)}$$

$$b_{01} = 1 - a_{01};$$

$$b_{02} = 1 - a_{02};$$

$$b_0 = 1 - a_0;$$



Собственные значения 300 случайных матриц (нормальное распределение, дисперсия 1). Красным цветом обозначены собственные числа 100 матриц с матожиданием диагональных коэффициентов равным –10, зеленым – 0, синим – равным 10. Матожидания не-диагональных коэффициентов равны нулю.