

## МНОГОМАСШТАБНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПАТТЕРНОВ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ КОНКУРЕНЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВЕ

Васильева Н.А.<sup>1</sup>, Зайцева М.Ф.<sup>2</sup>, Винтер А.М.<sup>2</sup>, Владимиров А.А.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Междисциплинарная лаборатория математического моделирования почвенных систем, Москва, Россия  
[nadezda.vasilyeva@gmail.com](mailto:nadezda.vasilyeva@gmail.com)

<sup>2</sup>Университет Осло, Центр экологического и эволюционного синтеза, Осло, Норвегия  
[a.m.winter@ibv.uio.no](mailto:a.m.winter@ibv.uio.no)

<sup>3</sup>Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия  
[artem.a.vladimirov@gmail.com](mailto:artem.a.vladimirov@gmail.com)

**Аннотация:** Представлена двумерная динамическая модель конкуренции микроорганизмов растущих на двух типах почвенного органического вещества (легко- и труднодоступного) с учетом прайминг-эффекта. Найдены решения модели в которых одновременно в разных областях пространства реализуются хаотические колебания, стационарные области и регулярные волны популяций микроорганизмов и органического вещества.

### 1. Введение

Для описания процессов агрегатобразования и трансформации органического вещества, являющихся результатом активности почвенных микроорганизмов необходимо моделирование конкуренции различных видов микроорганизмов за различные виды субстратов с учетом прайминга и других нелинейных процессов. Особый интерес представляет самоорганизация жизнедеятельности микробиоценоза и его среды обитания [1], теперь уже и в контексте учета конкуренции и физических факторов среды при переходе к моделированию макроскопических потоков углекислого газа из почвы с изменением климата [2]. Ранее нами была разработана одномерная многомасштабная динамическая модель роста почвенных микроорганизмов и круговорота углерода, применимая к сферически-симметричному почвенному агрегату или почвенному профилю [3], где была получена самоорганизация порового пространства почвы в результате взаимодействия почвенных микроорганизмов, органического вещества, воды и кислорода. В настоящей работе предложено развитие модели на двумерный случай, необходимое для моделирования влияния неоднородности ландшафта, границ растительных сообществ и ризосферных границ на формирование пестроты почвенного покрова. Мы ищем решения, в которых одновременно реализуются разные динамические режимы в разных областях пространства.

### 2. Описание модели

Таблица 1 – Роль микроорганизмов в процессах

| Процесс\микроорганизм            | -     | $B_1$ | $B_2$ | $B_3$    |
|----------------------------------|-------|-------|-------|----------|
| Рост на субстрате $M_1$          | -     | $k_1$ | $k_1$ | $k_5$    |
| Рост на субстрате $M_2$          | -     | $k_2$ | $k_2$ | -        |
| Разложение $M_2 \rightarrow M_1$ | $k_4$ | $k_3$ | -     | -        |
| Дыхание/отмирание                | -     | $k_r$ | $k_r$ | $k_{r3}$ |
| Генерация $M_2$ источником       | $k_s$ | -     | -     | -        |
| Подвижность                      | -     | $D_1$ | $D_2$ | -        |

В модели рассматриваются два типа субстрата легкий и сложный для разложения ( $M_1$ ,  $M_2$ ) и три типа микроорганизмов ( $B_1$  – медленные с экзоферментами,  $B_2$  – быстрые,  $B_3$  – неподвижные), которые участвуют в биохимическом цикле и способны диффундировать с разной скоростью (Таблица 1). Микроорганизмы  $B_1$  и  $B_2$  растут на обоих субстратах переключаясь с легкого на

сложный при недостатке первого (когда скорость роста на  $M_1$  становится сравнима со скоростью дыхания).  $B_3$  способен утилизировать только легкий субстрат и отмирает медленнее других видов. Биотический прайминг ( $M_2 \rightarrow M_1$  с последующим потреблением

M1) обеспечивается экзоферментами вида  $B_1$ , абиотический прайминг - автокатализ. Скорости реакций и диффузии имеют разный порядок величины, что приводит к сложным автоколебаниям. Модель имеет вид системы уравнений в частных производных:

$$\frac{\partial \vec{u}}{\partial t} = D \Delta \vec{u} + \varphi(\vec{u}) \quad (1)$$

где  $\vec{u}$  – вектор переменных модели ( $B_1, B_2, B_3, M_1, M_2$ ),  $D$  – диагональная матрица коэффициентов диффузии, и алгебраическая часть имеет вид:

$$\varphi_{B_1} = k_1 M_1 B_1 + k_2 M_2 B_1 \exp(-k_1 M_1 / k_r) - k_r B_1 \quad (2)$$

$$\varphi_{B_2} = k_1 M_1 B_2 + k_2 M_2 B_2 \exp(-k_1 M_1 / k_r) - k_r B_2 \quad (3)$$

$$\varphi_{B_3} = k_5 M_1 B_3 - k_{r3} B_3^2 \quad (4)$$

$$\varphi_{M_1} = (k_3 B_1 + k_4) M_2 M_1 - k_1 (B_1 + B_2) M_1 - k_5 B_3 M_1 \quad (5)$$

$$\varphi_{M_2} = k_5 S M_1 M_2 - (k_3 B_1 + k_4) M_1 M_2 - k_2 (B_1 + B_2) \exp(-k_1 M_1 / k_r) M_2 \quad (6)$$

где функция источника  $M_2$ :  $S = C - B_1 - B_2 - B_3 - M_1 - M_2$  зависит от общего содержания органического углерода ( $C$ ). Модель описывает процессы с характерным временным масштабом порядка скорости дыхания, в пространстве масштаб определяется величиной коэффициентов диффузии и может составлять от сантиметра до метра. Систему уравнений решали на квадратной сетке с автоподбором шага по времени и нулевыми потоками через границы. Начальные условия для  $B_3, M_1, M_2$  выбраны однородными,  $B_1$  и  $B_2$  равны нулю всюду кроме двух точек на границе области (имитация инокулянта).

### 3. Результаты и обсуждение

В определенном диапазоне параметров, динамика системы может быть описана двумя масштабами времени. На малых временах начальные возмущения быстро растут и приводят к хаотической динамике в пространственном распределении субстратов и микроорганизмов.

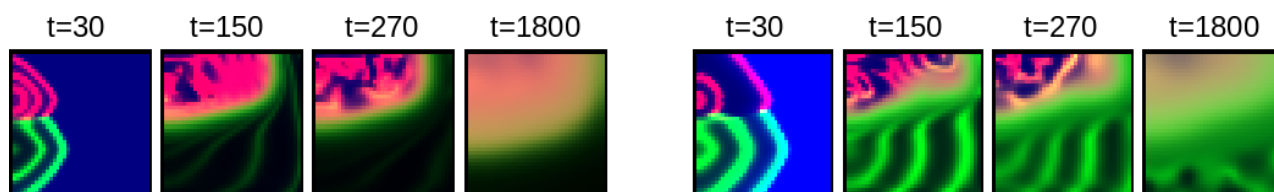


Рисунок 1 – Возникновение структуры из концентраций микроорганизмов трех видов в результате конкуренции за субстраты ( $B_1$  – красный,  $B_2$  – зеленый,  $B_3$  – синий),  $k_1 = k_2 = 10$ ,  $k_3 = 150$ ,  $k_5 = 15.4$ ,  $k_r = 1.5$ ,  $k_{r3} = 15$ ,  $k_5 = 0.5$  при  $k_4 = 0$  (серия слева),  $k_4 = 0.26$  (серия справа)

Поскольку микроорганизмы в почве способны менять свойства своего окружения, то если реализуется сложная самоорганизация микроорганизмов в структуры, которые существуют достаточно долго, то оставляемый ими след в процессе жизнедеятельности может быть механизмом, отвечающим за формирование физической структуры почвы на разных пространственно-временных масштабах.

### Литература

- Young I.M. and Crawford J.W. Interactions and Self-Organization in the Soil-Microbe Complex // Science 2004. V.304, Issue 5677, pp. 1634-1637
- Evans S.E, Dieckmann U., Franklin O. and Kaiser C. Synergistic effects of diffusion and microbial physiology reproduce the Birch effect in a micro-scale model // Soil Biology and Biochemistry 2016. V.93, pp.28-37.
- Vasilyeva N. A., Ingtem J. G. and Silaev, D. A. Nonlinear Dynamical Model of Microorganism Growth in Soil // Computational Mathematics and Modeling. Springer Verlag, 2016. V. 27 №2. P. 172-180