

УДК 577.3.072

БИОХИМИЯ

В. П. ЛАДЫГИНА, Н. С. ПЕЧУРКИН, член-корреспондент АН СССР И. А. ТЕРСКОВ
ВЛИЯНИЕ АБИОГЕННОГО ЗВЕНА НА ПОПУЛЯЦИЮ ХИЩНИКА
ПРИ РАЗВИТИИ ПРОСТОГО ЦЕНОЗА В ХЕМОСТАТЕ

При рассмотрении взаимодействий между хищником и жертвой обычно не учитывается влияние субстрата, потребляемого популяцией жертвы, на популяцию хищника (¹⁻³). Такое влияние, несомненно, существует в широком круге ценозов и может оцениваться с помощью математических моделей процесса. Теоретически и экспериментально непосредственное действие первого звена на третье может быть прослежено на микробных популяциях. Например, бактерии способны утилизировать довольно высокие концентрации токсикантов, в частности фенолразрушающие бактерии могут потреблять фенол в концентрации 500 мг/л (⁴). На последующие трофические звенья ценоза эти концентрации могут оказывать подавляющие действия. Известно, что на инфузорий, поедающих фенолразрушающих бактерий, действуют токсические концентрации фенола в 5–10 раз ниже (⁵). В наших опытах с системами дрожжи — парамеции и бактерии — тетрахимены также было обнаружено ингибирующее действие высоких концентраций субстрата жертвы (дрожжи, бактерии) на хищника (простейшие). Модель простейшего ценоза в условиях хемостата с учетом ингибирования роста хищников субстратом имеет вид

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= D(S_0 - S) - \varepsilon_0 \mu_{1m} \frac{S}{K_s + S} x_1, \\ \frac{dx_1}{dt} &= \mu_{1m} \frac{S}{K_s + S} - D x_1 - \varepsilon_1 \mu_{2m} \frac{x_1}{K_{x_1} + x_1} x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \mu_{2m} \frac{x_1}{K_{x_1} + x_1} x_2 - D x_2 - \beta S x_2,\end{aligned}$$

где S , x_1 , x_2 — концентрации лимитирующего субстрата, жертв и хищников соответственно; μ_{1m} и μ_{2m} — максимальные удельные скорости роста жертв и хищников; K_s и K_{x_1} — константы насыщения для популяций жертв и хищников; ε_0 — усвояемость пищи для жертв; ε_1 — коэффициент хищничества; D — скорость протока; β — константа ингибирования роста хищников субстратом жертвы.

Исследование системы при $S \ll K_s$ и $x_1 \ll K_{x_1}$ дает необходимое условие существования системы

$$D < \frac{\mu_1' \mu_2' S_0}{\beta \varepsilon_0 + \mu_2' + \varepsilon_0 \mu_1'},$$

где $\mu_1' = \mu_{1m}/K_s$ и $\mu_2' = \mu_{2m}/K_{x_1}$. При $\beta = 0$ из этого выражения получается необходимое и достаточное условие асимптотической устойчивости решения системы без учета влияния первого звена на третье аналогичное условие, полученному в работе (⁶). При $\beta \neq 0$ необходимое и достаточное условие асимптотической устойчивости имеет вид

$$\frac{\mu_1' D S_0}{\beta S_{cr} (\mu_1' S_{cr} - D)} > 1,$$

где $S_{\text{ст}}$ — стационарная концентрация субстрата в точке нетривиального равновесия. При возрастании влияния первого звена на третье (увеличении коэффициента β) с сохранением других основных параметров процесса на заданном уровне условие асимптотической устойчивости перестает выполняться при $\beta = \beta_{\text{крит}}$. Из необходимого условия существования системы следует соотношение

$$\beta_{\text{крит}} = \frac{\mu_1' \mu_2' S_0 - D \mu_2' - D \epsilon_0 \mu_1'}{D \epsilon_0}.$$

Из рис. 1 видно, что увеличение β приводит к резкому уменьшению области существования ценоза. Анализ показывает, что величина $\beta_{\text{крит}}$ определяется μ_{1m}/K_s и μ_{2m}/K_{x_1} , т. е. чем больше значения

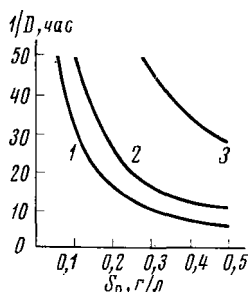


Рис. 1. Зоны существования ценоза глюкоза-дрожжи-парамеции при различных β . 1 — $\beta=0$; 2 — $\beta=1$; 3 — $\beta=5$

удельных скоростей роста жертвы и хищника и меньше константы Михаэлиса для обоих видов, тем шире диапазон условий по β , в котором система существует. Численные расчеты на ЭВМ ($M=222$) при $\beta=0$ и малых S и D показывают, что ценозы с малыми и большими удельными скоростями роста (парамеции — дрожжи — глюкоза и тетрахимены — эширихии — сахароза) устойчивы (рис. 2, 1). При $\beta=5$ (экспериментально определенный коэффициент для парамеций) первый ценоз очень быстро прекращает свое существование: через трое суток хищники совсем исчезают, а концентрации субстрата и жертв устанавливаются на стационарных уровнях (рис. 2, 2); во втором ценозе лишь немного снижается концентрация хищников и соответственно несколько повышается плотность жертв.

Результаты проведенного анализа проверены экспериментально на системах глюкоза — *Candida tropicalis* — *Paramecium caudatum* и сахароза — *Escherichia coli* — *Tetrahymena pyriformis*. Из-за больших значений коэффициента ингибирования β первый ценоз не может существовать на выбранных средах. В течение трех суток парамеции вымываются, а плотность дрожжей устанавливается на стационарном уровне. Неустойчивость такого ценоза показана еще в опытах Гаузе (7) в периодической культуре, где влияние абиогенного звена усиливается. Получено длительное существование системы сахароза — *Escherichia coli* B — *Tetrahymena pyriformis* в хе-

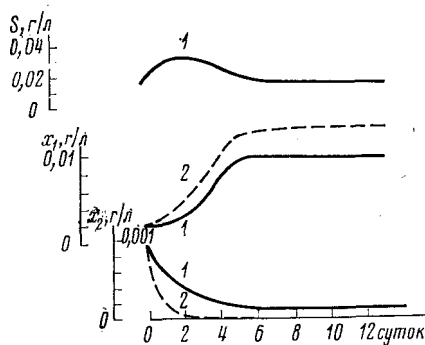


Рис. 2

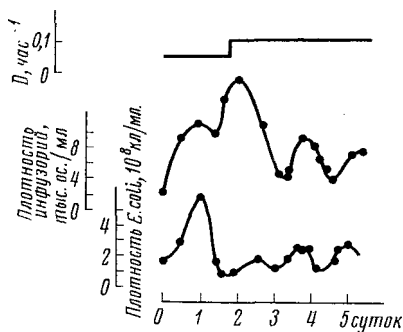


Рис. 3

Рис. 2. Динамика трехзвенного ценоза (расчеты на ЭВМ). $\mu_{1m}=0,316$ час⁻¹, $\mu_{2m}=0,08$ час⁻¹, $D=0,05$ час⁻¹, $S_0=0,05$ г/л; 1 — при $\beta=0$, 2 — при $\beta=5$

Рис. 3. Динамика популяций жертвы и хищника при непрерывном культивировании (эксперимент)

мостате (рис. 3). Плотности популяций бактерий и тетрахимен испытывают колебания, что и предписывается моделью в данных условиях.

Таким образом, учет отрицательного влияния абиогенного звена на звено хищника показывает, что ингибирование роста хищника субстратом жертвы может оказывать решающее действие на существование биологической системы. Такое ингибирование имеет место в условиях интенсивного развития биологических систем (например, искусственные водохранилища, очистные сооружения, эвтрофированные озера и пр.). Поэтому для корректного применения математических моделей необходимо учитывать (или, по крайней мере, оценивать) константы непосредственного влияния субстрата жертвы на популяции хищников различного рода, или влияние первого (абиогенного) звена на третье и последующие звенья экосистемы.

Институт физики им. Л. В. Киренского
Сибирского отделения Академии наук СССР
Красноярск

Поступило
10 XII 1975

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. P. Canale, *Biotechnology and Bioengineering*, v. 12, 353 (1970). ² R. P. Canale, *ibid.*, v. 11, 887 (1969). ³ P. T. Saunders, M. J. Bazin, *J. Theoret. Biol.*, v. 52, 121 (1975). ⁴ В. Я. Костяев, Л. А. Баронкина, В сб. Влияние фенола на гидробионтов, Л., 1973, стр. 178. ⁵ П. П. Уморин, там же, стр. 201. ⁶ Н. С. Печуркин, И. А. Терсков, Анализ кинетики роста и эволюции микробных популяций, Новосибирск, 1975, стр. 161. ⁷ Г. Ф. Гаузе, *Зоол. журн.*, т. 13, в. 1 (1934).