довой комбинаторной оптимизации // Экономика и матем. методы. 2000. Т. 36, №2. С. 141-144. **11.***Емец О.А., Недобачий С.И., Колечкина Л.Н.* Неприводимая система ограничений комбинаторного многогранника в дробно-линейной задаче оптимизации на перестановках // Дискретная математика. 2001. Т. 13. Вып. 1. С. 110 - 118. **12.***Ємець О О., Роскладка О.В., Недобачій С.І.* Незвідна система обмежень для загального многогранника розміщень // Укр. мат. журн. 2003. Т. 55, №1. С. 3-11. **13.***Черненко О.О.* Дослідження множини допустимих розв'язків задачі оптимізації дробово-лінійної функції на евклідовій комбінаторній множині розміщень // В кн. Х міжн. наук. конф. ім. ак. М.Кравчука (13-15 травня 2004 р., Київ): Матеріали конференції. К., 2004. С. 548. **14.***Ємець О.О., Барболіна Т.М.* Розв'язування задач нелінійної умовної оптимізації на розміщеннях методом відсікання // Укр. мат. журн. 2003. Т. 55, №5. С. 604-612. **15.***Емец О.А., Барболина Т.Н.* Решение линейных задач оптимизации на размещениях методом отсечения // Кибернетика и системный анализ. 2003. №6. С. 131-141. **16.** *Емец О.А., Барболина Т.Н.* Решение задач евклидовой комбинаторной оптимизации методом построения лексикографической эквивалентности // Кибернетика и системный анализ. 2004. №5. С. 115-125. **17.** *Емец О.А., Колечкина Л.Н.* Решение задач оптимизации с дробно-линейными целевыми функциями и дополнительными линейными ограничениями на перестановках // Кибернетика и системный анализ. 2004. №3. С. 30-43.

Надійшла до редколегії 20.12.2005

Рецензент: д-р фіз.-мат. наук Лагно В.І.

Ємець Олег Олексійович, д-р фіз.-мат. наук, професор, завідувач кафедри математичного моделювання та соціальної інформатики Полтавського університету споживчої кооперації України. Наукові інтереси: комбінаторна оптимізація. Захоплення: колекціонування марок. Адреса: Україна, 36003, Полтава, а/с 1671, тел. 8-050-30-47-156, роб. (8-0532)509-204, e-mail: slemets@e-mail.pl.ua

Черненко Оксана Олексіївна, лаборант кафедри економічної кібернетики Полтавського університету споживчої кооперації України. Наукові інтереси: дослідження задачі з дробово-лінійною функцією цілі на розміщеннях та її розв'язування. Захоплення: математика, психологія. Адреса: Україна, Полтава, вул. Г.Сталінграда, 9, кв.66, тел. 8-097-452-62-59, роб. (8-0532)509-205, дом. 66-81-54, e-mail: chernenko7@ukr.net

УДК517.9

УСТОЙЧИВОСТЬ СТАЦИОНАРНЫХ СОСТОЯНИЙ СМЕШАННОЙ КУЛЬТУРЫ С ВИДОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ТИПА КОММЕНСАЛИЗМ

ЯЛОВЕГА И.Г.

Проводится анализ устойчивости стационарных состояний смешанной культуры с видом взаимодействия типа комменсализм с помощью метода Ляпунова. Показывается динамика системы во времени. Строятся графики областей устойчивости при изменении скорости протока и концентрации лимитирующего субстрата.

1. Введение

Поведение смешанных культур, смесей организмов различных типов, имеет большое значение для экологии микроорганизмов в почве, воде, при изучении болезней и порчи продуктов [2,5]. Смешанные культуры имеют также большое значение в приготовлении пищевых продуктов брожения и изготовления микробных продуктов. В качестве примеров промышленных процессов с участием смешанных культур микроорганизмов можно указать на сыроварение и биологическую очистку сточных вод. Более того, в естественных системах смешанные популяции микроорганизмов являются скорее правилом, чем исключением. Из-за сложности поведения смешанных культур использование математических моделей различных систем для описания и предсказания поведения культуры приобретает особенное значение.

Одной из областей применения дифференциальных уравнений в моделировании микробиологических сообществ является анализ возможных стационарных состояний смешанной культуры [6,7]. Имеющийся в литературе фактический материал отражает огромное разнообразие конкретных типов взаимодействий (конкуренция, амменсализм, комменсализм, симбиоз и т. д.), осуществляемых через выделение или потребление различных веществ (метаболитов) в среду и из среды [1,2,5]. Положительное или отрицательное влияние этих метаболитов, а также лимитирующих рост субстратов приводит к различным исходам взаимодействий: вытеснению, сосуществованию или доминированию. Эти исходы дают представление об обширной гамме возможных вариантов в динамике популяций одного трофического уровня.

При комменсализме в случае смешанных культур, состоящих из двух штаммов микроорганизмов, определенные преимущества получает второй вид. Широко распространен вариант комменсализма, когда один вид продуцирует соединения, ускоряющие рост организмов другого вида. Конечные продукты жизнедеятельности одного вида, обеспечивающие эффект комменсализма, довольно многочисленны. В зависимости от конкретной системы продуцируемое соединение может служить источником энергии или углерода для другого вида [2,5].

Проточное, или непрерывное, культивирование широко применяется в промышленном производстве, так как обеспечивает непрерывный вывод из установки однородной массы клеток. Кроме того, существует возможность в некоторых пределах управлять параметрами системы для получения оптимальных условий выращивания. Проточный культиватор, построенный на принципе хемостата, обладает устойчивым состоянием равновесия, когда масса вымываемых клеток компенсируется нарождающимися. Изменение скорости протока или концентрации питательного субстрата приводит к новому состоянию равновесия.

2. Постановка задачи

Рассмотрим математическую модель, описывающую производство смешанной культуры, которая состоит из двух видов популяций, в проточной системе, а именно в хемостате. Предполагается, что виды лимитируются одним субстратом, а также то, что в присутствии вида 1 вид 2 растет быстрее, т. е. наблюдается взаимодействие типа комменсализм. Исходя из указанных взаимоотношений между видами, можно составить систему уравнений, описывающую динамику компонентов в проточной системе:

$$\begin{cases} \dot{x} = \left(\dfrac{\mu_x S}{S+K_x} - D\right)x, \\ \dot{y} = \left(\dfrac{\mu_y S}{S+K_y} - D + \gamma x\right)y, \\ \dot{S} = D(S_0 - S) - \alpha_x \dfrac{\mu_x S}{S+K_x}x - \alpha_y \dfrac{\mu_y S}{S+K_y}y. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь S – концентрация субстрата; x, y – концентрации биомассы 1 и 2 в культиваторе; D – скорость протока, или скорость разбавления; S_0 – концентрация субстрата, поступившего в культиватор; α_x^{-1}, α_y^{-1} – экономические коэффициенты биомассы 1 и 2, показывающие, какая часть поглощенного субстрата идет на приращение биомассы; μ_x, μ_y – максимальные удельные скорости роста для двух видов; K_x, K_y – константы Михаэлиса по субстрату S; γ – коэффициент воздействия биомассы 1 на биомассу 2, в нашем случае комменсализма.

В задачах прикладного характера важно найти условия для совместного сосуществования в субстрате двух культур. Исследование автономной системы на устойчивость при изменении скорости протока или концентрации питательного субстрата дает возможность для оптимального управления процессом производства смешанных культур. Для исследования поведения модели во времени проведем анализ возможных стационарных состояний.

3. Анализ устойчивости стационарных состояний

Система (1) имеет четыре особые точки:

1. $x_1 = 0$, $y_1 = 0$, $S_1 = S_0$.

2. $x_2 = 0$, $S_2 = \dfrac{DK_y}{\mu_y - D}$, $y_2 = \dfrac{S_0 - S_2}{\alpha_y}$.

3. $y_3 = 0$, $S_3 = \dfrac{DK_x}{\mu_x - D}$, $x_3 = \dfrac{S_0 - S_3}{\alpha_x}$. (2)

4. $S_4 = \dfrac{DK_x}{\mu_x - D}$, $x_4 = \dfrac{1}{\gamma}\left(D - \dfrac{\mu_y S_4}{S+K_y}\right)$,

$$y_4 = \frac{D(S_0 - S_4 - \alpha_x x_4)}{\alpha_y(D - \gamma x_4)}.$$

Для исследования устойчивости особых точек рассматривают линеаризованную систему дифференциальных уравнений, которая описывает движение вблизи положения равновесия. Характер устойчивости особых точек установим, пользуясь методом Ляпунова [4,6,7]. Характеристический определитель системы (1) имеет вид:

$$\begin{vmatrix} \dfrac{\mu_x S}{S+K_x} - D - \lambda & 0 & \dfrac{\mu_x K_x x}{(S+K_x)^2} \\ \gamma y & \dfrac{\mu_y S}{S+K_y} - D + \gamma x - \lambda & \dfrac{\mu_y K_y y}{(S+K_y)^2} \\ -\dfrac{\alpha_x \mu_x S}{S+K_x} & -\dfrac{\alpha_y \mu_y S}{S+K_y} & -D - \dfrac{\alpha_x \mu_x K_x x}{(S+K_x)^2} - \dfrac{\alpha_y \mu_y K_y y}{(S+K_y)^2} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (3)$$

Для четырех особых точек (2) соответствующие им характеристические определители имеют вид:

1.

$$\begin{vmatrix} \dfrac{\mu_x S_0}{S_0+K_x} - D - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & \dfrac{\mu_y S_0}{S_0+K_y} - D - \lambda & 0 \\ -\dfrac{\alpha_x \mu_x S_0}{S_0+K_x} & -\dfrac{\alpha_y \mu_y S_0}{S_0+K_y} & -D-\lambda \end{vmatrix} =$$

$$= \left(\frac{\mu_x S_0}{S_0+K_x} - D - \lambda\right)\left(\frac{\mu_y S_0}{S_0+K_y} - D - \lambda\right)(-D-\lambda). \quad (4)$$

2.

$$\begin{vmatrix} \dfrac{\mu_x DK_y}{DK_y + \mu_y K_x - DK_x} - D - \lambda & 0 & 0 \\ \dfrac{\gamma(\mu_y S_0 - S_0 D - DK_y)}{\alpha_y(\mu_y - D)} & -\lambda & \dfrac{(\mu_y S_0 - S_0 D - DK_y)(\mu_y - D)}{\alpha_y \mu_y K_y} \\ -\dfrac{\alpha_x \mu_x DK_y}{DK_y + \mu_y K_x - DK_x} & -\alpha_y D & -D - \dfrac{(\mu_y S_0 - S_0 D - DK_y)(\mu_y - D)}{\mu_y K_y} - \lambda \end{vmatrix} =$$

$$= \left(\frac{\mu_x D K_y}{D K_y + \mu_y K_x - D K_x} - D - \lambda \right) \times$$

$$\times \left(-\lambda \left[-D - \frac{(\mu_y S_0 - S_0 D - D K_y)(\mu_y - D)}{\mu_y K_y} - \lambda \right] + \right.$$

$$\left. + \alpha_y D \left[\frac{(\mu_y S_0 - S_0 D - D K_y)(\mu_y - D)}{\alpha_y \mu_y K_y} \right] \right). \quad (5)$$

3.

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 0 & w \\ 0 & \frac{\mu_y D K_x}{D K_x + \mu_x K_y - D K_y} - D + \gamma \left(S_0 - \frac{D K_x}{\mu_x - D} \right) - \lambda & 0 \\ -\alpha_x D & -\frac{\alpha_y \mu_y D K_x}{D K_x + \mu_x K_y - D K_y} & -D - \alpha_x w - \lambda \end{vmatrix} =$$

$$= \left(\frac{\mu_y D K_x}{D K_x + \mu_x K_y - D K_y} - D + \gamma \left(S_0 - \frac{D K_x}{\mu_x - D} \right) - \lambda \right) \times$$

$$\times (-\lambda[-D - \alpha_x (\mu_x S_0 - S_0 D - D K_x)(\mu_x - D) - \lambda] + \quad (6)$$

$$+ \alpha_x D(\mu_x S_0 - S_0 D - D K_x)(\mu_x - D)),$$

здесь $w = (\mu_x S_0 - S_0 D - D K_x)(\mu_x - D)$.

4.

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 0 & u \\ \gamma \bar{y} & -\lambda & v \\ -\alpha_x D & \frac{-\alpha_y \mu_y D K_x}{D K_x + \mu_x K_y - D K_y} & -D - \alpha_x u - \alpha_y v - \lambda \end{vmatrix},$$

где $u = \dfrac{D(\mu_x - D)^2 (D K_x + \mu_x K_y - D K_y - \mu_y K_x)}{\gamma (D K_x + \mu_x K_y - D K_y)}$,

$$v = \frac{\mu_y K_y (\mu_x - D)^2 \bar{y}}{(D K_x + \mu_x K_y - D K_y)^2}, \; \bar{y} = y_4. \quad (7)$$

Значения λ_i, полученные из решений уравнений, определяют характер движения вблизи особых точек исходной нелинейной системы [4,6,7]. Возможны следующие варианты:

А) $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$.

Б) $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 < 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$.

В) $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$.

Г) $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$, $\lambda_3 > 0$, $\lambda_i \in R$.

Д) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta < 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_3 \in R$.

Е) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta < 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 > 0$, $\lambda_3 \in R$.

Ж) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta > 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_3 \in R$.

З) $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta > 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 > 0$, $\lambda_3 \in R$. (8)

Из всех восьми случаев только два (А и Д) определяют устойчивые состояния. В случае А особая точка является устойчивым узлом, в случае Д – устойчивым фокусом.

4. Динамика развития системы и области устойчивости численно заданной модели при изменении параметров

Прикладной интерес в изучении смешанной культуры представляют устойчивые состояния нетривиальных особых точек. Для анализа системы (1) разработано программное обеспечение, позволяющее показать как динамику развития системы, так и области устойчивости численно заданной модели при изменении параметров. Возможность сосуществования и управления равновесным составом популяции непосредственно следует из анализа положительных значений стационарных компонентов системы.

Рассмотрим поведение системы (1) при следующих параметрах:

$$D = 0{,}5,\ \gamma = 0{,}1,\ S_0 = 0{,}5,\ \mu_x = 1{,}2,\ \mu_y = 0{,}8,$$

$$K_x = 0{,}004,\ K_y = 0{,}02,\ \alpha_x = 0{,}05,\ \alpha_y = 0{,}3.$$

Входные данные:

$$\bar{x} = 2,\ \bar{y} = 1,\ \bar{S} = 3. \quad (9)$$

Система (1) с данными параметрами имеет четыре особые точки (2):

1. $x_1 = 0$, $y_1 = 0$, $S_1 = 0{,}5$.

2. $x_2 = 0$, $y_2 = 1{,}556$, $S_2 = 0{,}033$.

3. $x_3 = 9{,}943$, $y_3 = 0$, $S_3 = 0{,}003$. (10)

4. $x_4 = 4$, $y_4 = 4{,}952$, $S_4 = 0{,}03$.

Для каждой особой точки найдены λ_i из (3) – (7):

1. $\lambda_1 = 0{,}69$, $\lambda_2 = -0{,}5$, $\lambda_3 = 0{,}269$.

2. $\lambda_1 = 0{,}571$, $\lambda_2 = -0{,}5$, $\lambda_3 = -2{,}625$.

3. $\lambda_1 = 0{,}594$, $\lambda_2 = -0{,}5$, $\lambda_3 = -50{,}75$.

4. $\lambda_1 = -0{,}111 + 0{,}282i$, $\lambda_2 = -0{,}111 - 0{,}282i$, $\lambda_3 = -66{,}195$.

Из полученных значений видно, что только одна особая точка является устойчивой. Четвертая особая точка, которая является нетривиальной, отвечает случаю Д из (8) и является устойчивым фокусом.

Полученные результаты были найдены с помощью теории устойчивости. При помощи численных методов найдено решение системы нелинейных уравнений (1), а именно, динамика состояний. На рис.1 представлено окно, в котором при заданных параметрах (таблица System parameters) и начальных условиях (Initial conditions) выведены решения системы (1) в таблице под Current state, полученные с помощью численных методов. Фазовый портрет системы в проекции на плоскость (x,y) представлен на рис.2.

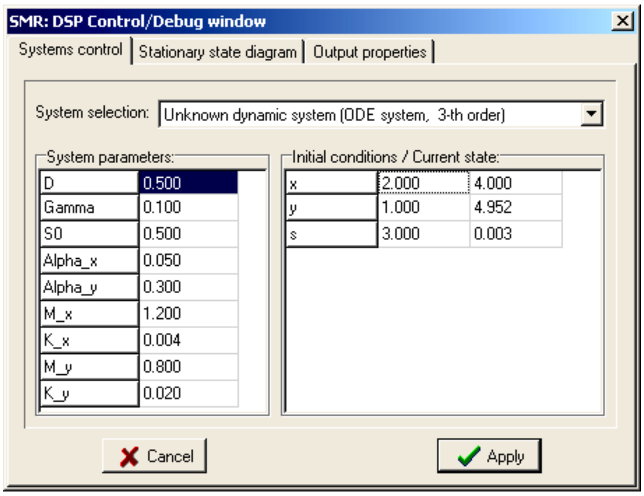


Рис. 1. Решение системы (1) при численно заданных параметрах (9)

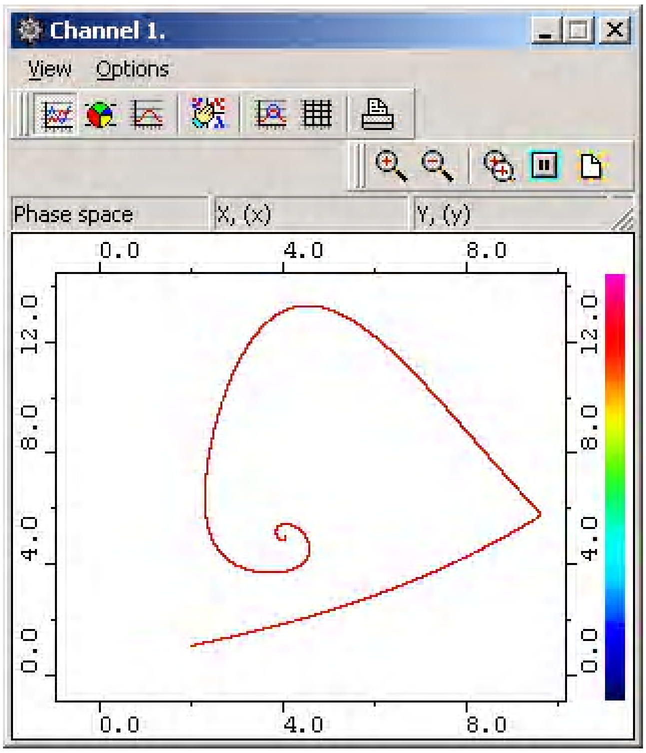
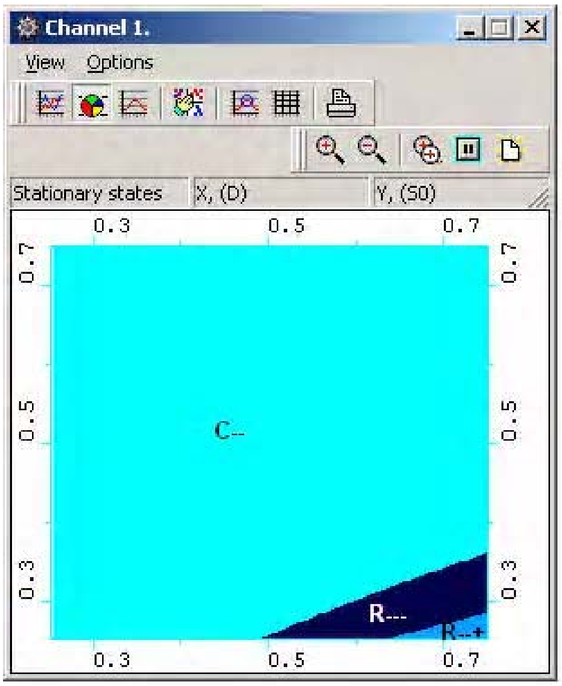


Рис. 2. Фазовый портрет системы (1) в плоскости (x,y) при численно заданных параметрах (9)

На фазовом портрете системы видно, что в точке (4;4,952) она входит в стационарное состояние и данная точка является устойчивым фокусом. Из рис. 1 и 2 видно, что результаты, полученные численно, а именно стабилизация системы и значения устойчивого состояния, совпадают с результатами и значениями, полученными с помощью теории устойчивости.

При проточном культивировании в хемостате легко регулируемыми величинами являются скорость протока D и концентрация субстрата S_0 .Варьируя значения этих параметров, возможно управлять процессом выращивания смешанной культуры в производственных целях [2]. При изменении параметров возможно изменение характера устойчивости, а также переход системы в качественно новое состояние, например, из устойчивого в неустойчивое.

С помощью программного обеспечения построены диаграммы, показывающие изменение поведения модели при вариации входных параметров. Так, на рис.3 представлена диаграмма в плоскости параметров D и S_0 , показывающая области устойчивости и неустойчивости нетривиальной особой точки $x_4 = 4$,



$y_4 = 4{,}952$, $S_4 = 0{,}03$. D и S_0 изменяются в промежутке от 0,25 до 0,75.

Рис. 3. Диаграмма областей устойчивости и неустойчивости в плоскости параметров D и S_0 для системы (1) при численно заданных параметрах (9)

На рис.3 видно, что при такой вариации параметров существуют три области: верхняя область (C—), где $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta < 0$, $\lambda_{1,2} \in C$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_3 \in R$, что удовлетворяет случаю Д, т. е. в этой области нетривиальная особая точка является устойчивым фокусом; средняя область (R—), где $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$, что удовлетворяет случаю А, т. е. в этой области нетривиальная особая точка является устойчивым узлом; и нижняя область (R—+), где $\lambda_1 > 0$,

$\lambda_2 < 0$, $\lambda_3 < 0$, $\lambda_i \in R$, что удовлетворяет случаю Б, т. е. в этой области нетривиальная особая точка является неустойчивой.

Таким образом, на одном численном примере показано, насколько различным может быть поведение системы, описывающей производство смешанной культуры, которая состоит из двух видов популяций, в проточной системе при взаимодействии типа комменсализм при изменении некоторых характеристик.

5. Выводы

Научная новизна. Впервые для общей системы нелинейных дифференциальных уравнений, описывающей производство смешанной культуры, которая состоит из двух видов популяций, с видом взаимодействия типа комменсализм, в проточной системе, а именно в хемостате, выписаны в общем виде характеристические определители для найденных четырех особых точек. На численном примере показана возможность различных исходов производства описанной смешанной культуры при вариации скорости протока D и концентрации субстрата S_0.

Практическая значимость. Полученные результаты дают возможность управлять процессом выращивания смешанной культуры, создавать условия для совместного сосуществования в субстрате двух культур в производственных целях с помощью вариации некоторых параметров. Исследование автономной системы на устойчивость при изменении скорости протока или концентрации питательного субстрата позволяет оптимально управлять процессом производства смешанных культур.

Сравнение с аналогами. Проблема сосуществования двух конкурирующих популяций была впервые поднята Гаузе. В соответствии с его принципом конкурентного исключения, в каждой экологической нише выживает только один вид. Однако в дальнейшем понятие экологической ниши исследователи стали толковать по-разному, а по поводу самого принципа нередко высказывали крайне противоречивые суждения. Не так давно к проблеме поддержания разнообразия бактерий, конкурирующих за один и тот же субстрат, с совершенно другой стороны подошел Т. Чарань из исследовательской группы по теоретической биологии при Венгерской академии наук и его коллеги из Нидерландов – Р. Хукстра и Л. Паги. Предложенная ими математическая модель основывается на хорошо известной способности некоторых штаммов бактерий вырабатывать токсические вещества, угнетающие рост других штаммов. Такая модель показывает, что сосуществование нескольких видов, конкурирующих за один и тот же ресурс, теоретически возможно благодаря выработке конкурентами средств нападения, средств защиты. Предложенная в работе модель также показывает возможность сосуществования двух видов, конкурирующих за один субстрат.

Литература: **1.** *Gause G. F.* The struggle for existence. Baltimore, 1934. **2.** *Бейли Дж., Оллис Д.* Основы биохимической инженерии. Ч. 2. М.: Мир, 1989. 590 с. **3.***Гаузе Г. Г.* Борьба за существование. 1999. //www.ggause.com/. **4.** *Йосс Ж., Джозеф Д.* Элементарная теория устойчивости и бифуркаций. М.: Мир, 1983. 304 с. **5.***Перт С. Дж.* Основы культивирования микроорганизмов и клеток. М.: Мир, 1978. 334 с. **6.** *Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 344 с. **7.***Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Математическая биофизика. М.: Наука, 1984.

Поступила в редколлегию 27.11.2005

Рецензент: д-р тех. наук, проф. Удовенко С. Г.

Яловега Ирина Георгиевна, аспирантка кафедры ПМ ХНУРЭ. Научные интересы: математическое моделирование в биофизике и экологии. Адрес: Украина, 61000, Харьков, ул. Новгородская, 20, кв. 14, тел. 720-44-41.