

# **ПРИНЦИПЫ, ТЕОРИЯ, МОДЕЛИ УСТОЙЧИВОСТИ И УПРАВЛЯЕМОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ЗАМКНУТЫХ ЭКОСИСТЕМ**

Дегерменджи А.Г., Бархатов Ю.В.,  
Барцев С.И.

**Институт биофизики СО РАН, Красноярск**

**Под замкнутой по биотическому круговороту вещества понимается такая экосистема, для которой время круговорота в пределе бесконечно меньше времени ее существования.**

## Сопоставление законов организации экологически замкнутой и открытой экосистемы:

Свойство	Открытая (проточная)	Замкнутая (с круговоротом)
<b>Сосуществование</b>	Сформулирован и теоретически и экспериментально доказан обобщенный принцип организации сообществ в стационарной открытой "перемешиваемой" экосистеме: число сосуществующих видов <u>не превосходит</u> числа плотно-зависимых контролирующих рост факторов (ПКРФ) среды безотносительно к конкретной природе ПКРФ	Аналогично: сосуществование видов обеспечивается: 1) <u>достаточным</u> числом ПКРФ в том числе и отношениями «хищник-жертва» и 2) <u>специальным условием биологической замкнутости</u>
<b>Управление составом</b>	<u>Входные потоки</u> ПКРФ, обеспечивающие сосуществование, являются «рычагами» управления видовой структурой сообщества	Состав замкнутой экосистемы «управляется» <u>суммарным количеством</u> циркулирующего вещества, лимитирующего продукционные характеристики экосистемы
<b>Явление аутостабилизации ПКРФ</b>	Фундаментальное свойство ПКРФ – аутостабилизация - заключается в <u>независимости</u> или малой	Лимитирующий элемент первичной продукции в «фоне» замкнутой

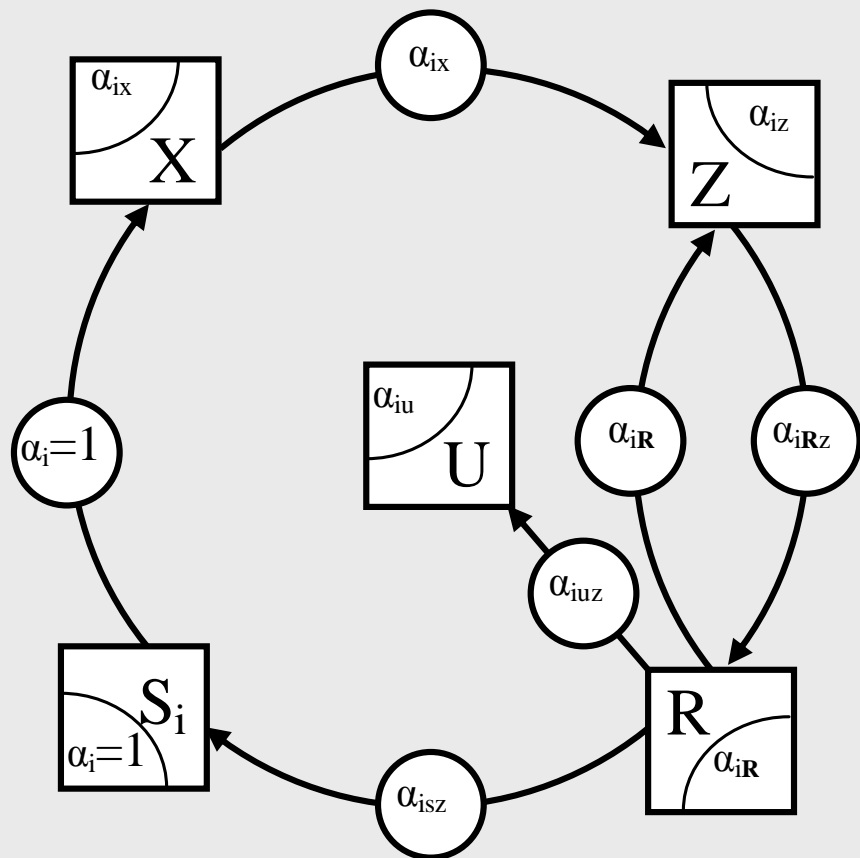
**Два принципиально  
различных механизмов  
круговорота вещества в  
замкнутых экосистемах.**

- 1. Экологический  
«жесткий» принцип  
замыкания**
- 2. Эволюционный принцип  
замыкания**

# Экологический принцип замыкания

предполагает, что видовой состав, характеристики биоценоза (стехиометрия), список вторичных метаболитов (включая «тупики») и соответствующие скорости процессов утилизации и минерализации **строго** заданы и согласованы между собой естественным (через лимитирование) или/и искусственным образом (физико-химически).

### 3.1. Общая (упрощенная) принципиальная модель «жесткого» круговорота веществ.



$$\dot{X} = \mu_X X - \gamma_X X,$$

$$\dot{R} = \mu_R R - \gamma_R R,$$

$$\dot{Z} = \gamma_X X + \gamma_R R - \frac{\mu_R}{Y_{RZ}} R,$$

$$\dot{S}_i = -\frac{\mu_X X}{Y_{Xi}} + \alpha_{iSZ} \varphi \mu_R R,$$

$$\dot{U} = \mu_R R \left( \frac{1}{Y_{RZ}} - 1 - \varphi \right),$$

ИЛИ

$$\dot{U}_i = \mu_R R \left( \frac{\alpha_{iZ}}{Y_{RZ}} - \alpha_{iRZ} - \alpha_{iSZ} \varphi \right),$$

где  $X$  – автотроф,  $R$  – редуцент,  $Z$  – мертвое органическое вещество,  $S_i$  –  $i$ -й биоген,  $\mu$  – удельные скорости роста,  $\gamma$  – удельные скорости отмирания (метаболизма),  $Y$  – коэффициент урожайности,  $\alpha_{iA}$  – удельное содержание  $i$ -го биогена в соответствующем компоненте или в потоке,  $\varphi$  – коэффициент минерализации, показывающий какое количество мертвого органического вещества минерализуется редуцентом на единицу скорости его прироста.

**3.1.1. Степень замкнутости биотического круговорота или коэффициент биологической замкнутости (КБЗ) для систем на запасах вещества – отношение скорости поступающего от гетеротрофных организмов к продуцентам вещества ( $\dot{\Omega}$ ) к сумме скоростей потоков поступающего от гетеротрофов к продуцентам ( $\dot{\Omega}$ ) и уходящего в тупик вещества ( $\dot{U}$ ):**

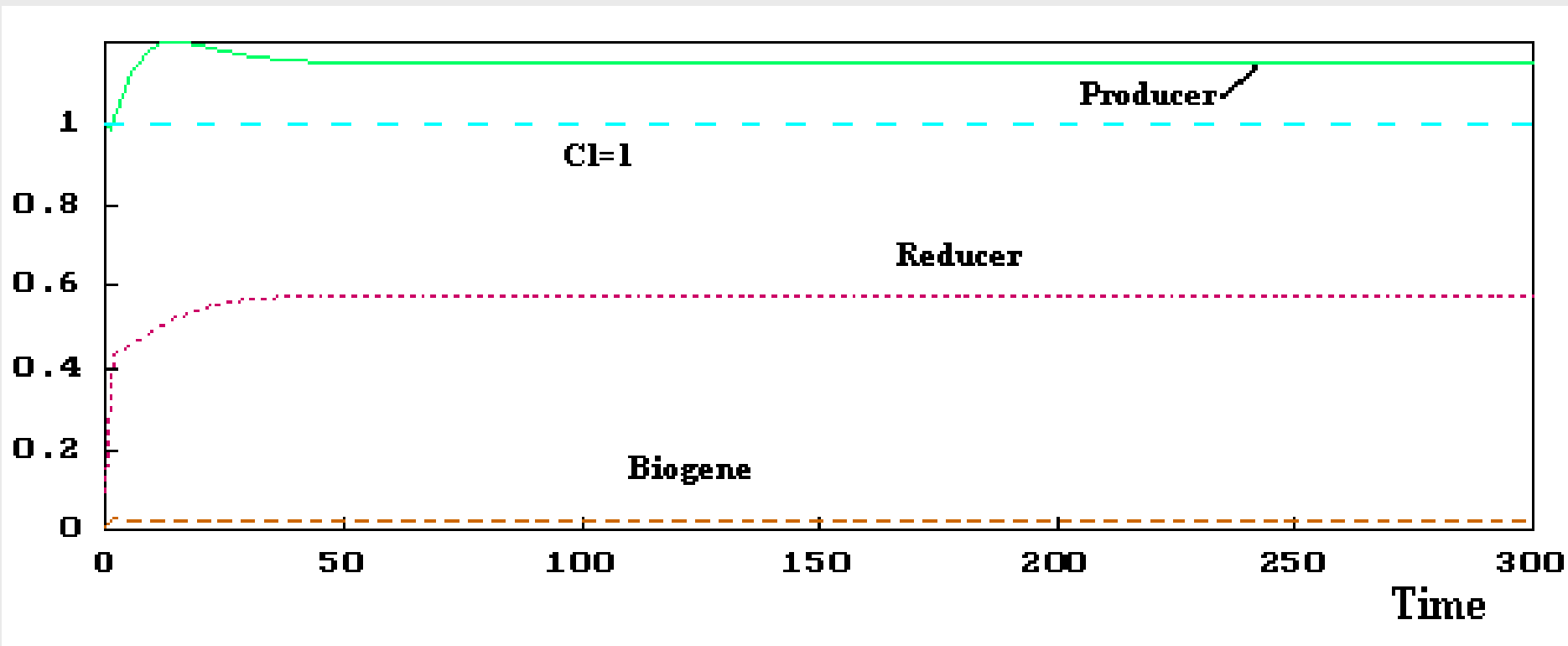
$$Cl_i = \frac{\sum_k \dot{\Omega}_{ik}}{\sum_k \dot{\Omega}_{ik} + \sum_l \dot{U}_{il}},$$

$$Cl = \frac{\sum_i \sum_k \dot{\Omega}_{ik}}{\sum_i \sum_k \dot{\Omega}_{ik} + \sum_i \sum_l \dot{U}_{il}}.$$

где  $Cl_i$ ,  $Cl$  – коэффициенты замкнутости (динамические величины) круговорота по  $i$ -му биогенному элементу и по веществу в целом,  $k$  и  $l$  – все возможные каналы поступающего от гетеротрофных организмов к продуцентам и уходящего в тупик вещества.

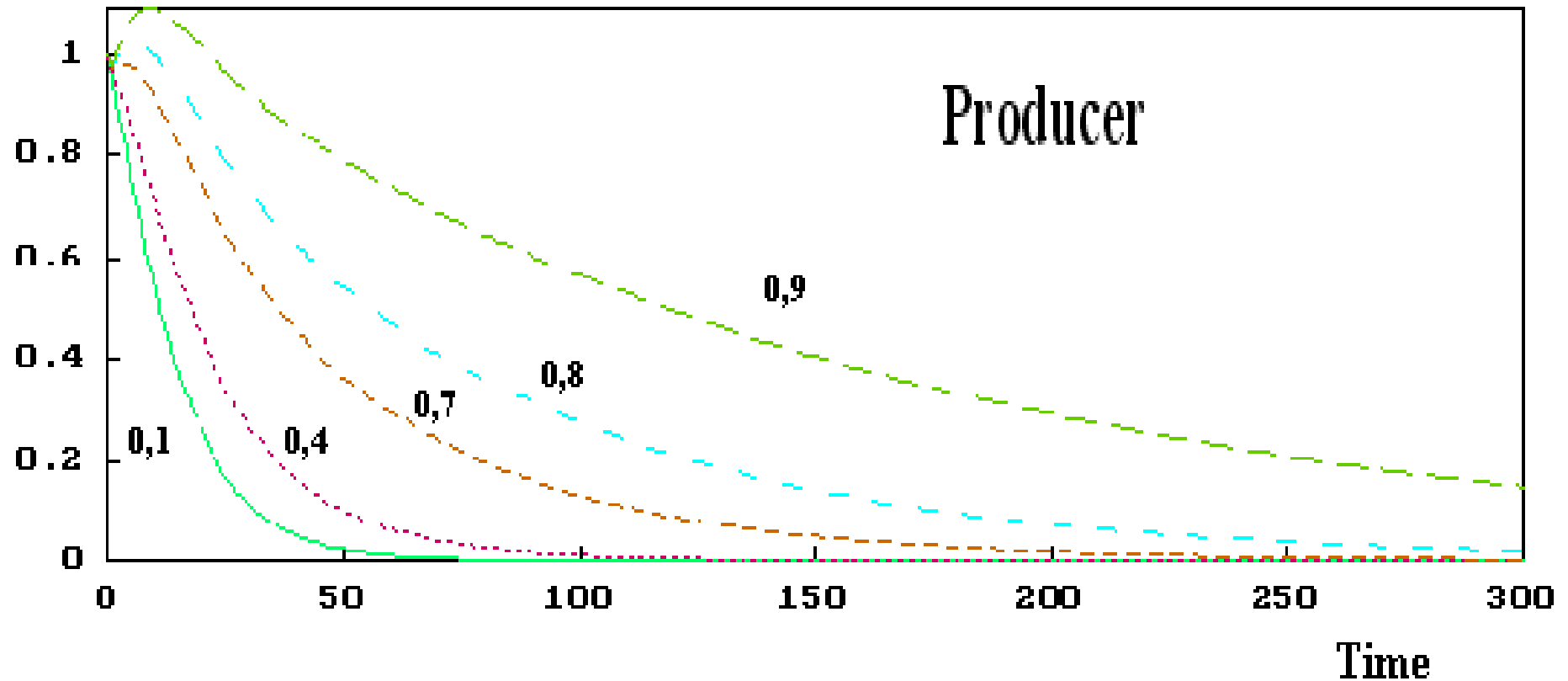
Очевидно, что  $0 \leq Cl_i, Cl \leq 1$ .

# Взаимолимитированность звеньев в ЗЭС – условие устойчивости ЗЭС. Стационарное существование полнозамкнутой экосистемы

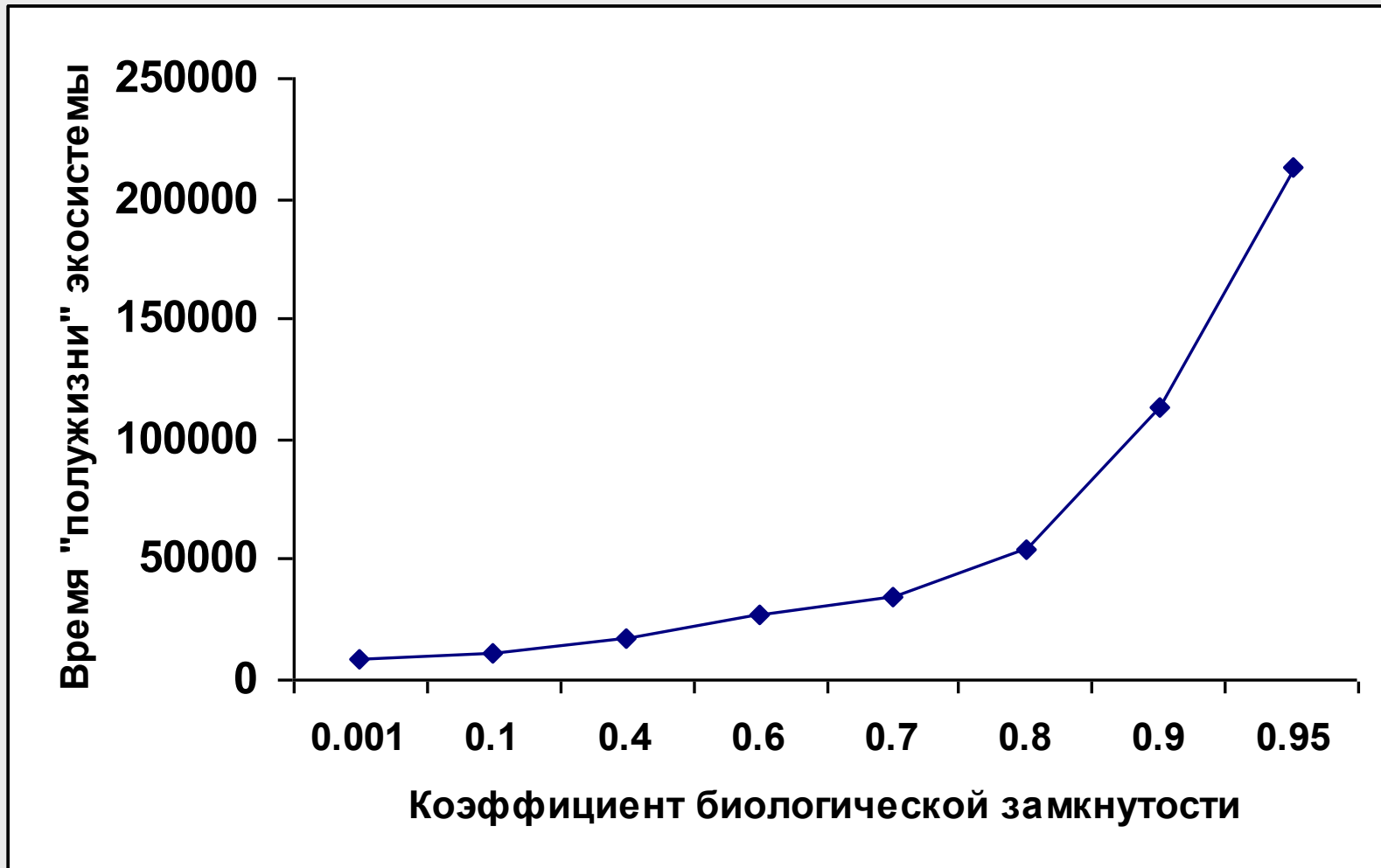




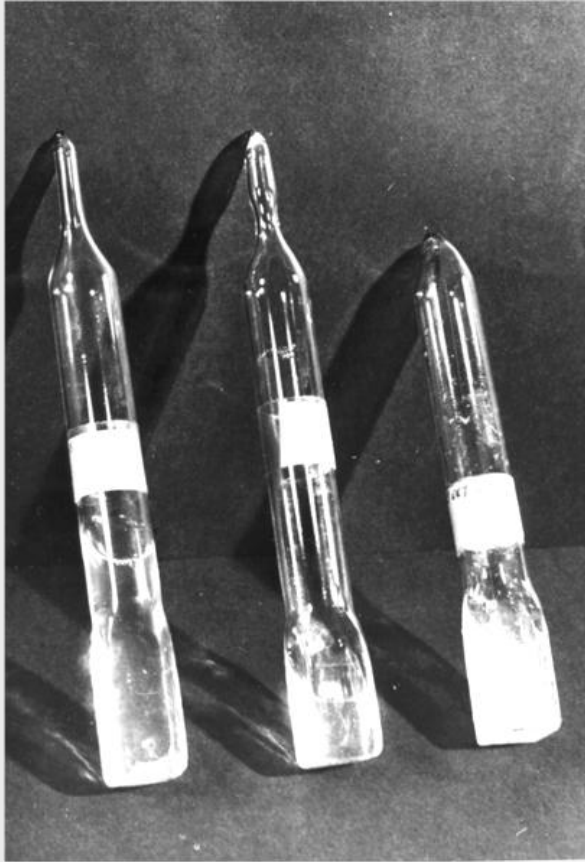
# Характер гибели частично замкнутых экосистем



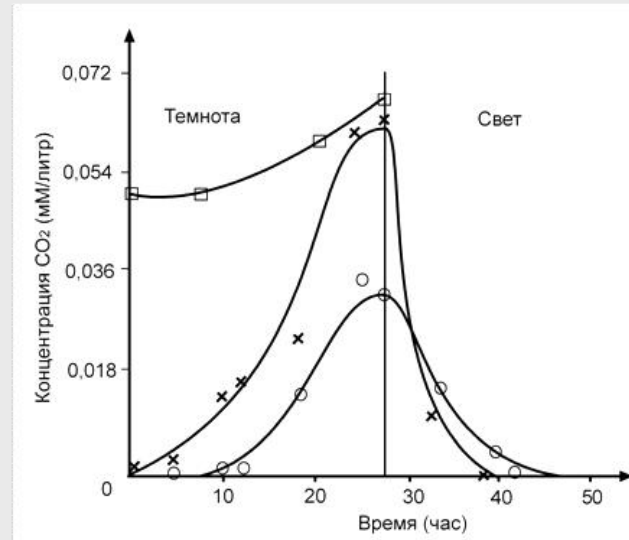
**Зависимость времени «полужизни» частично замкнутой экосистемы от коэффициента биологической замкнутости (CI). Устойчивость ЗЭС**



# Экспериментальные ЗЭС



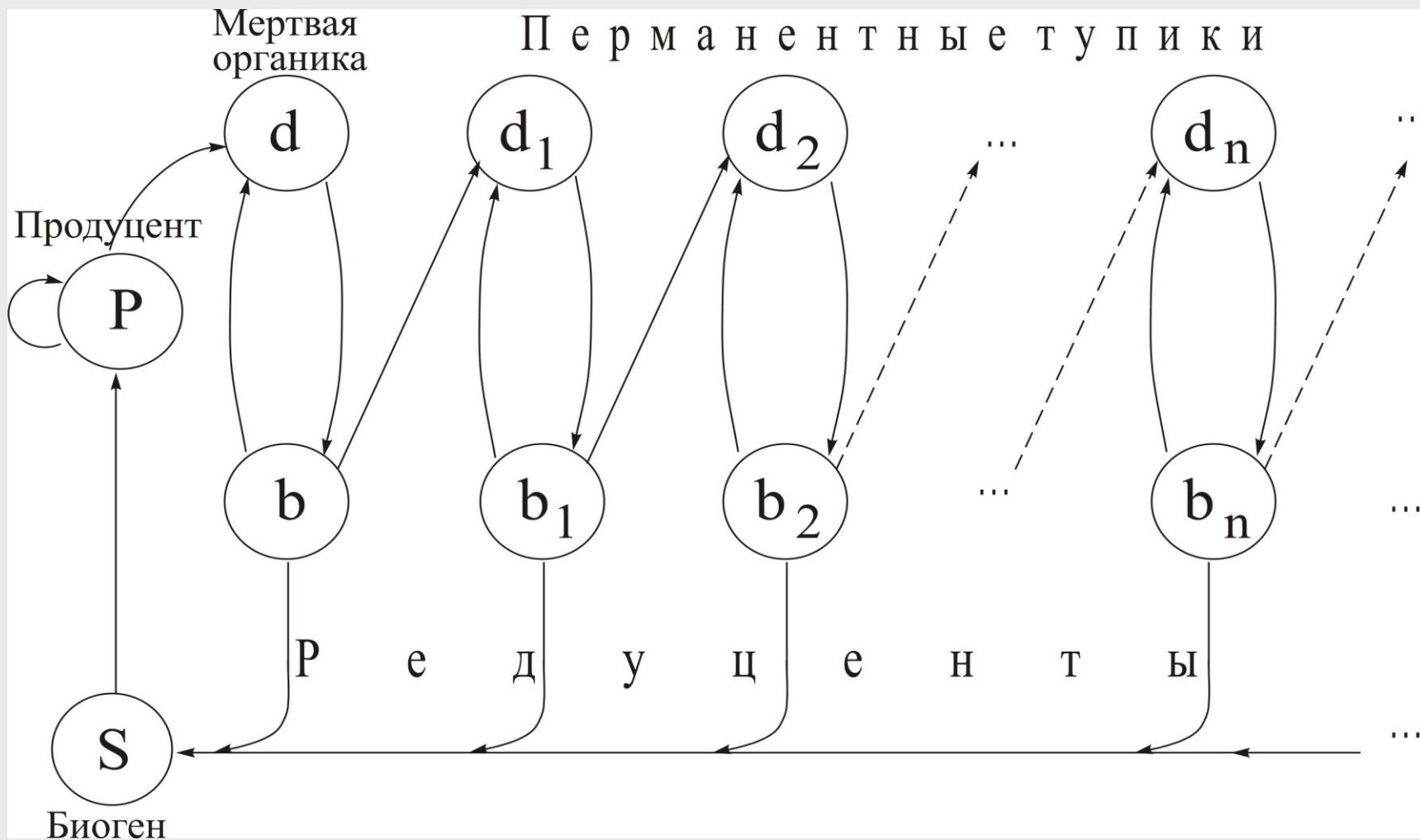
Изолированные от атмосферы (запаянные) микроэкосистемы на основе одноклеточных микроорганизмов.



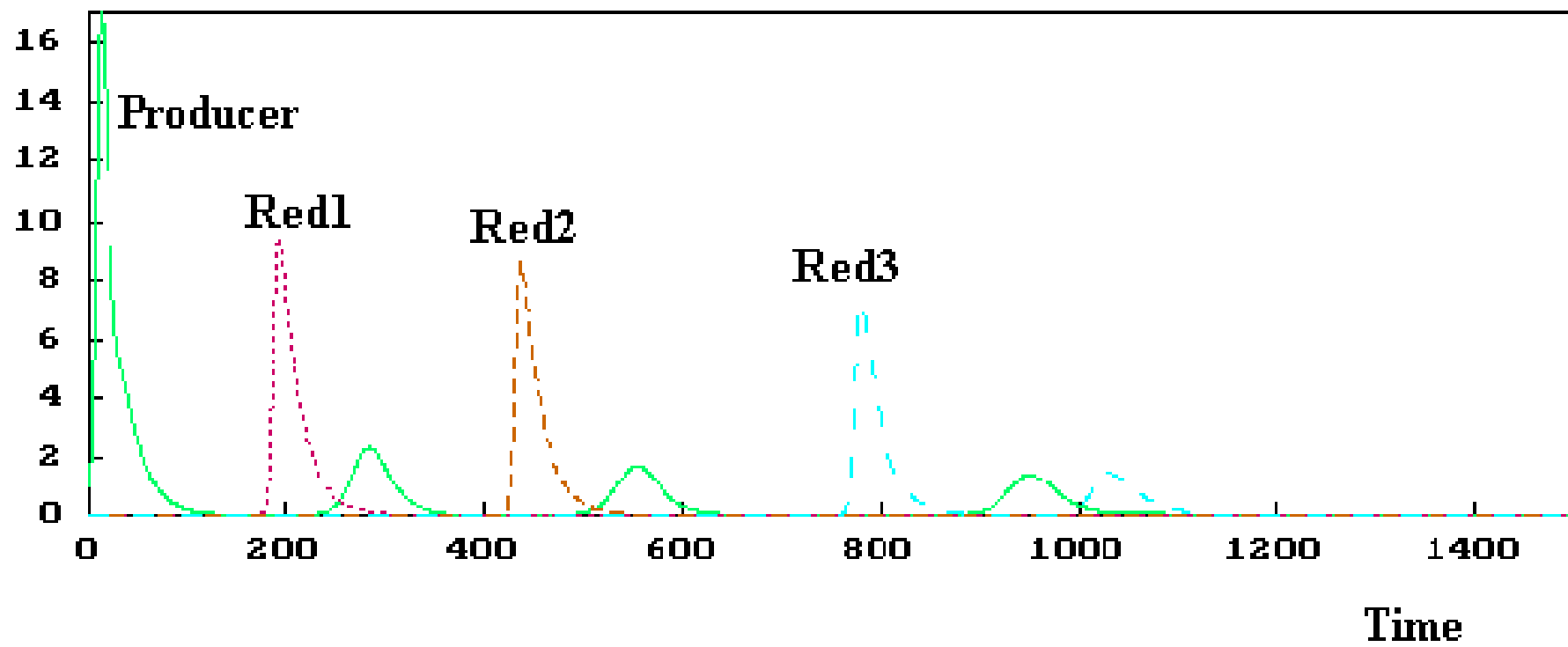
Динамика концентрации углекислого газа в МЭС 05032 (— о —), 05032 П (— п —), 05024 (— х —) в течение одного цикла темноты и света

# Общая схема эволюционного принципа замыкания круговорота.

## Сеть трофических взаимодействий как вариант «смягчения» условия замкнутости.



# Совмещенная динамика продуцента и трех последовательно возникающих редуцентов



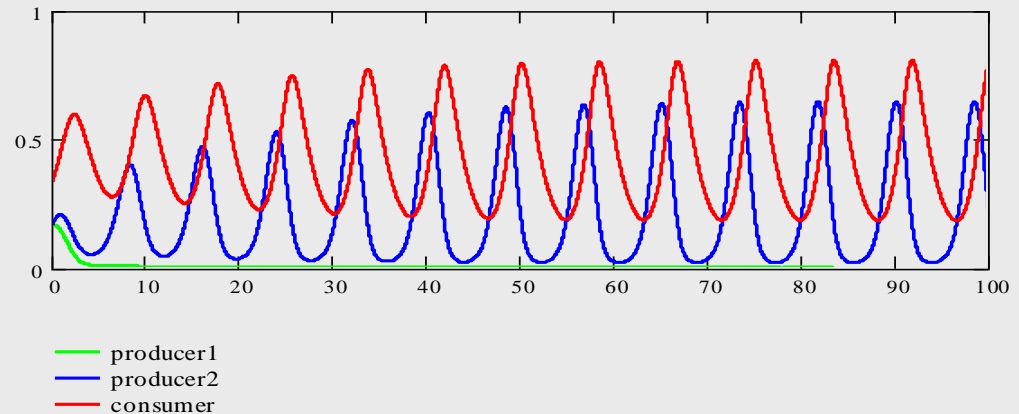
**Влияние типа метаболизма входящих в экосистему организмов на устойчивость моделей замкнутых экосистем**

# Случай лимитирования одним биогеном

## Контрольная модель «жесткого» метаболизма

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= V_i B x_i - \sum_j \frac{\mu_{ji} x_i}{K_j + \sum_k x_k} y_j \\ \frac{dy_j}{dt} &= \sum_i \frac{\mu_{ji} x_i}{K_j + \sum_k x_k} y_j - k_{dj} y_j \\ B &= B_0 - \sum_k x_k - \sum_j y_j \end{aligned} \right.$$

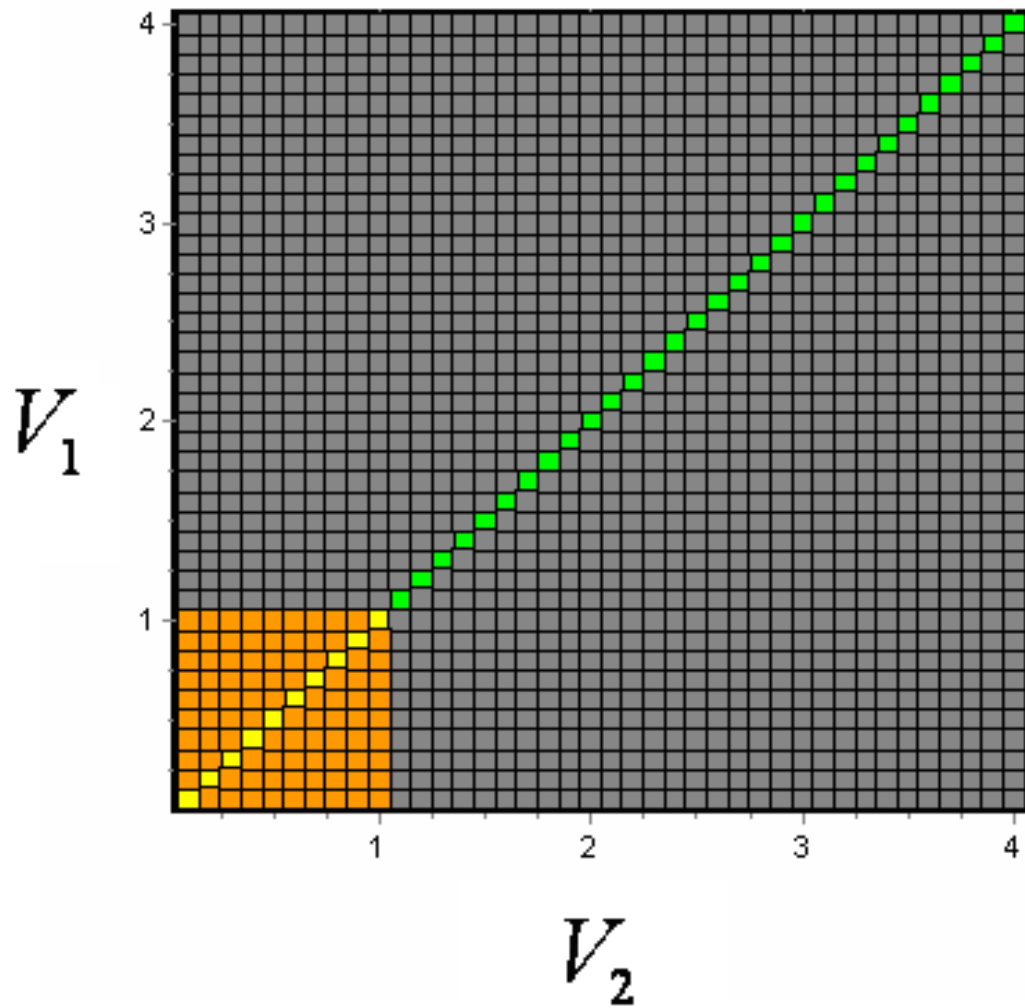
Пример двух продуцентов и одного консумента



$$V_1=1, V_2=1.5, B_0=1.5, \mu_{11}=\mu_{12}=2, K=0.5, k_d=0.5$$

где  $x_i$  – продуценты;  $y$  – консументы;  $V_i$  – удельная скорость роста продуцента;  $B_0$  – общее количество лимитирующего элемента в системе;  $\mu_i$  – максимальная удельная скорость поедания продуцента консументом;  $K_i$  – константа Моно;  $k_{dj}$  – константа отмирания.

# Принцип конкурентного исключения в модели «жесткого» метаболизма



- стац. состояние    ■ колебания    □ частичное отмирание    ■ частичное отмирание с колебаниями

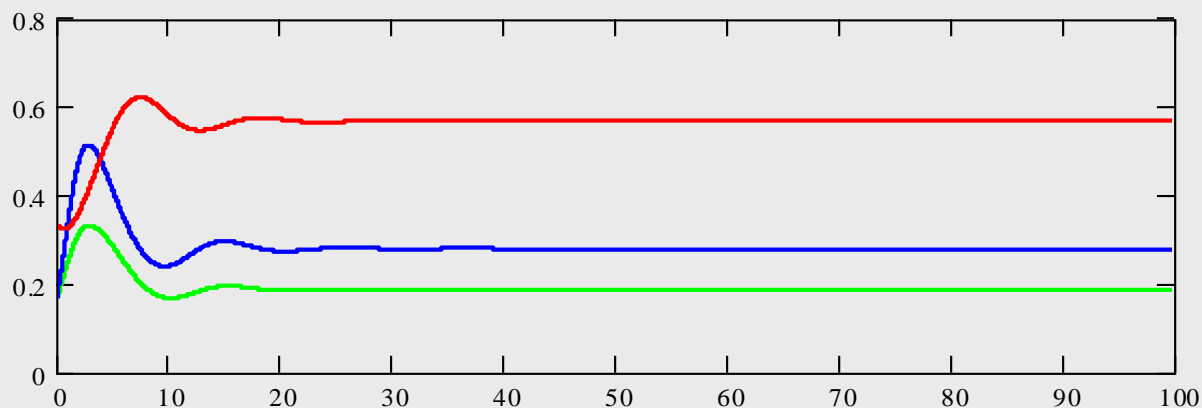


# Модель лабильного метаболизма “Жадный хищник”

Модель, где хищник преимущественно поедает жертв из большей популяции

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = V_1 B x_1 - \frac{\mu_0 x_1}{K + x_1 + x_2} \left( \frac{x_1}{x_1 + x_2} \right) y \\ \frac{dx_2}{dt} = V_2 B_0 x_2 - \frac{\mu_0 x_2}{K + x_1 + x_2} \left( \frac{x_2}{x_1 + x_2} \right) y \\ \frac{dy}{dt} = \frac{\mu_0 x_1}{K + x_1 + x_2} \left( \frac{x_1}{x_1 + x_2} \right) y + \frac{\mu_0 x_2}{K + x_1 + x_2} \left( \frac{x_2}{x_1 + x_2} \right) y - k_d y \\ B = B_0 - x_1 - x_2 - y \end{cases}$$

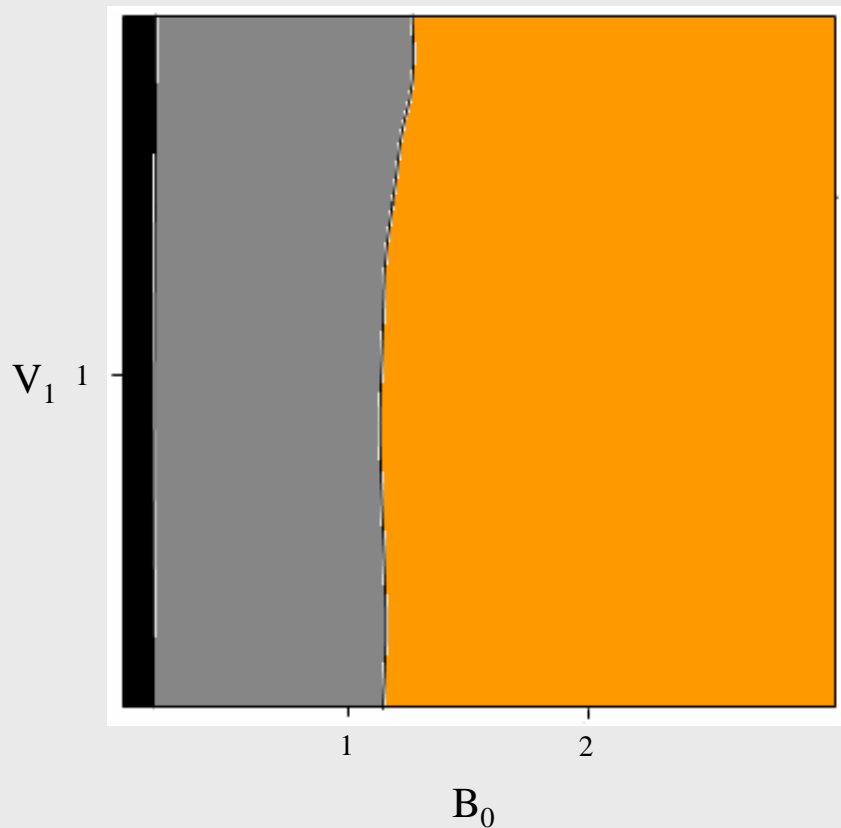
Те же значения:  
 $V_1=1$ ,  $V_2=1.5$ ,  $B_0=1.5$ ,  
 $\mu_0=2$ ,  $K=0.5$ ,  $k_d=0.5$



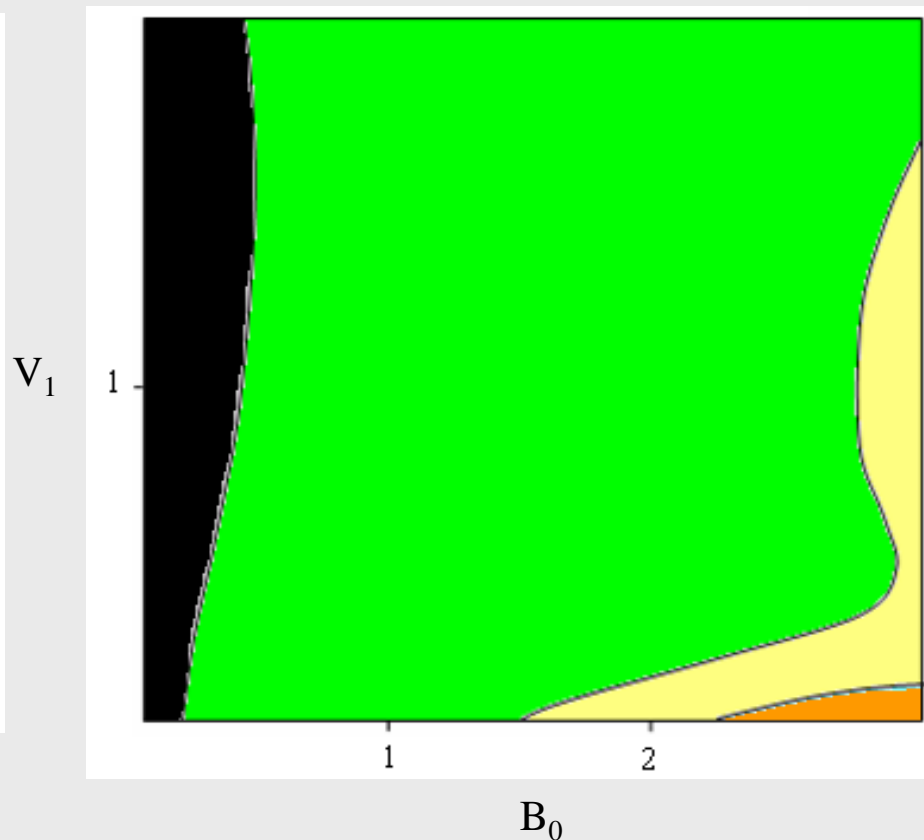
— producer1  
— producer2  
— consumer

# Параметрические портреты моделей с жестким и лабильным, типа «жадный хищник» метаболизмом

жесткий



адаптивный



■ стац. состояние

■ полное вымирание

■ частичное отмирание с колебаниями

■ колебания

□ частичное отмирание

# Оптимальные принципы в проектировании замкнутых систем жизнеобеспечения

Наличие аналогий между космическими системами жизнеобеспечения и экологическими системами дает основание считать систему жизнеобеспечения искусственной моделью земной биосферы на борту космического корабля.

При проектировании биологических ЗЭСЖО возникает проблема, сходная по природе с проблемой поиска экстремальных принципов развития экосистем.

ЗЭСЖО может включать различные виды организмов (растения, микроводоросли, водородные бактерии, грибы, и т.д.) и различные физико-химические компоненты (электролизер, реакторы Сабатье и Боша, и т.д.)

Таким образом, при проектировании ЗЭСЖО необходимо выбрать критерий оптимальности, который будет служить для поиска наилучшего варианта конфигурации ЗЭСЖО из практически необозримого набора допустимых компонентов и для сравнения конкурирующих вариантов.

**Назначение СЖО состоит в обеспечении жизни и хорошего состояния самочувствия экипажа, что включает:**

- 1) Поддержание благоприятных условий среды, подачу необходимых веществ и удаление отходов;**
- 2) Уменьшение рисков гибели членов экипажа при выполнении задач экспедиции.**

**Использование СЖО с регенерацией потребляемых веществ представляется необходимым в длительных экспедициях, когда масса запасов выходит за пределы разумного.**

**Возникает вопрос о том, какие вещества и в какой степени должны регенерироваться (включаться в циклический массообмен) и какие регенерирующие звенья эффективно использовать в данной экспедиции.**

## ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА УРОВНЯ ЗАМКНУТОСТИ

Масса суточных поставок в СЖО и соответствующие значения коэффициента замкнутости. В таблице:

№0 соответствует СЖО без регенерации (на запасах).

№1 - СЖО с удалением  $\text{CO}_2$ ;

№2 - СЖО с регенерацией воды и удалением  $\text{CO}_2$ ;

№3 - СЖО с регенерацией воды и кислорода, возвращаемого из  $\text{CO}_2$ ;

№4 - СЖО с обеспечением растительной пищей;

№5 - СЖО где вся пища, за исключением малых добавок производится в самой системе.

№№	Состав $\Delta m$	$\Delta m$ (кг)	K(%)
0.	воздух, вода, пища	39	0
1.	$\text{O}_2$ , $\text{H}_2\text{O}$ , пища	16.38	57.8
2.	$\text{O}_2$ , пища	1.38	96.4
3.	пища	0.56	98.5
4.	животная пища	0.28	99.3
5.	пищевые добавки	~0.001	~100

$K = \Delta m / \Delta M$  – коэффициент замкнутости, где  $\Delta m$  – масса суточных поступлений в систему;  $\Delta M$  – масса веществ, потребляемых человеком в сутки.

# **Проблема выбора оптимальной конфигурации СЖО**

**Без регенерации среды обитания длительные полеты невозможны. Однако каждый этап повышения степени замкнутости дает все меньший выигрыш по запасаемой массе.**

**При этом на каждом этапе возрастает масса регенерирующей системы, зависящая от состава компонентов (электролизер, реакторы Сабатье и Боша, растения, микро-водоросли, водородные бактерии, грибы, и т.д.).**

**Возникает задача выбора наиболее оптимальной конфигурации СЖО, от которой в свою очередь зависит степень замкнутости потоков веществ в системе.**

**Когда мы говорим об оптимальности обязательно нужно указывать используемый критерий. В космонавтике традиционно ключевым показателем является масса системы.**

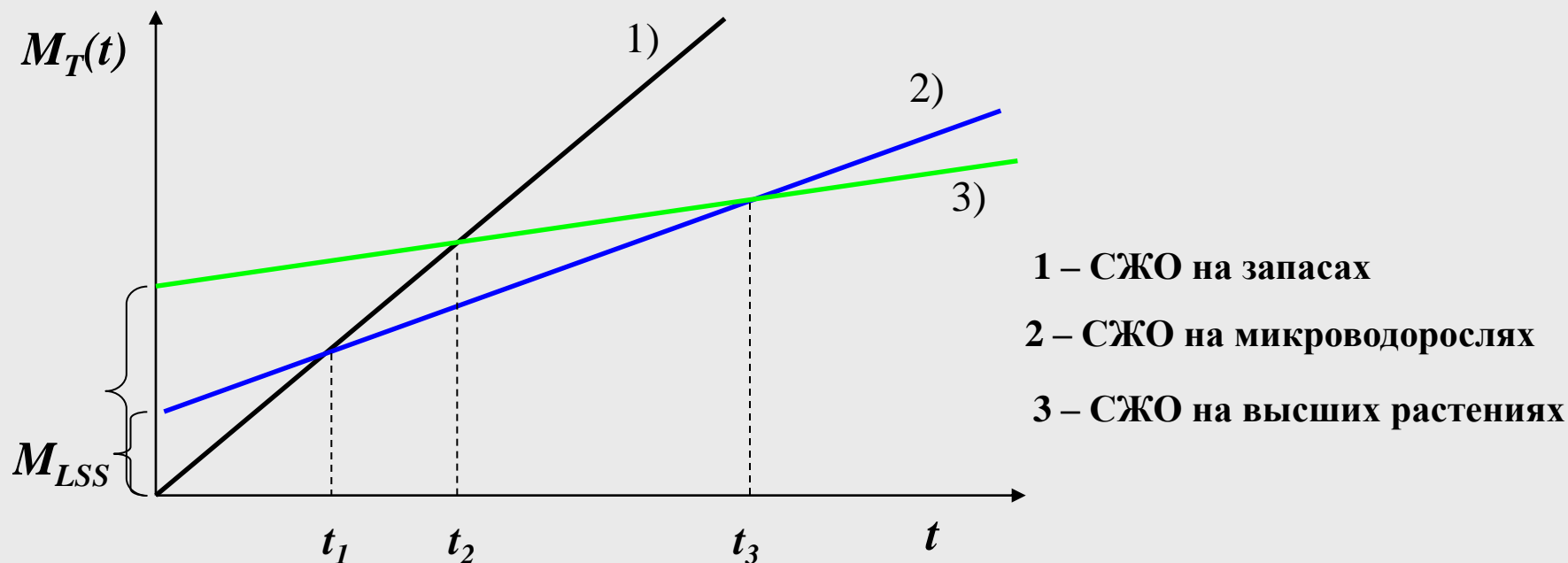
# Критерий минимума "интегральной" массы СЖО

Рассмотрим следующий показатель:

$$M_T(t) = M_{LSS} + \Delta m \times t$$

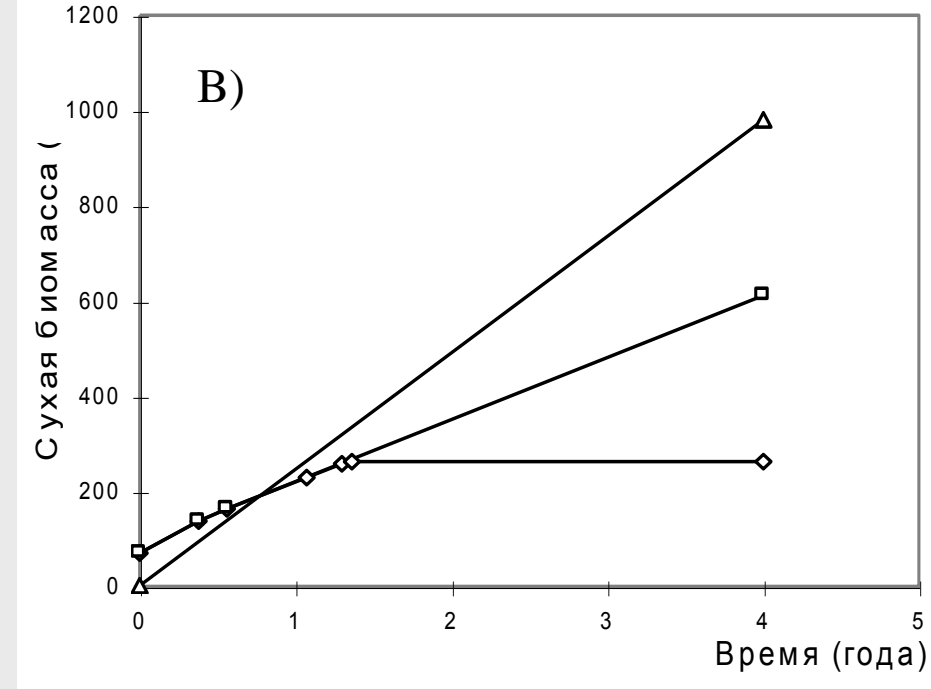
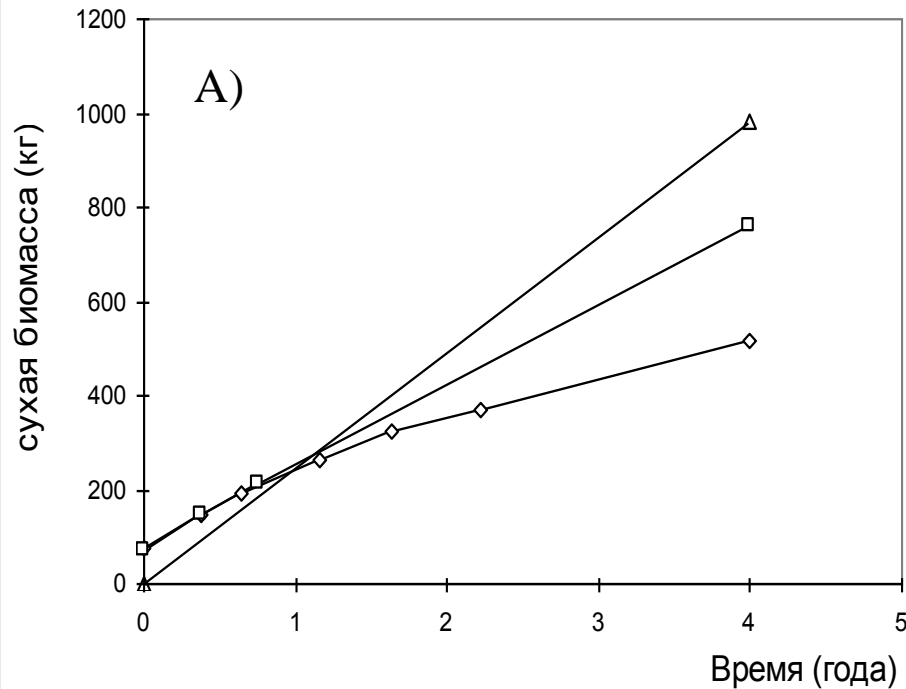
где  $M_{LSS}$  – масса постоянной (нерасходуемой) части СЖО;  $\Delta m$  – масса, поступающая в систему из запасов в единицу времени;  $t$  – время работы СЖО.

Легко показать, что в соответствии с данным критерием оптимальная конфигурация СЖО зависит от длительности экспедиции.



$t_i$  – времена перехода на более оптимальный тип СЖО

# Критерий минимальной массы и оптимальные конфигурации ЗЭС (метаболическая рамка)



Зависимость интегрированной массы СЖО от времени: А) "нормальная" диета, коэффициент рециркуляции солей = 1; В) "вегетарианская" диета, коэффициент рециркуляции солей = 1. На рисунке: ◇ - означает СЖО на высших растениях со сжиганием несъедобной биомассы; □ - СЖО на высших растениях; Δ - СЖО на микроводорослях.



# Параметры СЖО для различных источников энергии

Тип СЖО >>>	Ф/Х СЖО		Гибридная СЖО			БиоСЖО		
	СБ	ЯР	ПС	СБ	ЯР	ПС	СБ	ЯР
Реактор Сабатье (кг)	52	52	25	25	20	-	-	-
Реактор Боша (кг)	54	54	30	30	25	-	-	-
Чуфа (кг)	-	-	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9	5.9
Салат (кг)	-	-	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2
Пшеница (кг)	-	-	0	0	13	14.4	14.4	16.8
Общая масса СЖО (кг)	368	349	539	582	754	798	919	775
Поставки (кг/год)	239	239	162	163	110	139	143	127
Потребление энергии (кВт)	0.95	0.95	1.2	1.2	2.3	2.0	2.0	2.2
Интегральная масса СЖО (кг) для 3 летней экспедиции.	<b>1802</b>	<b>1783</b>	<b>1511</b>	<b>1560</b>	<b>1414</b>	<b>1632</b>	<b>1777</b>	<b>1537</b>

СБ обозначает энергосистему на солнечных батареях; ЯР – на ядерном реакторе;  
 ПС – прямое заведение солнечного света.

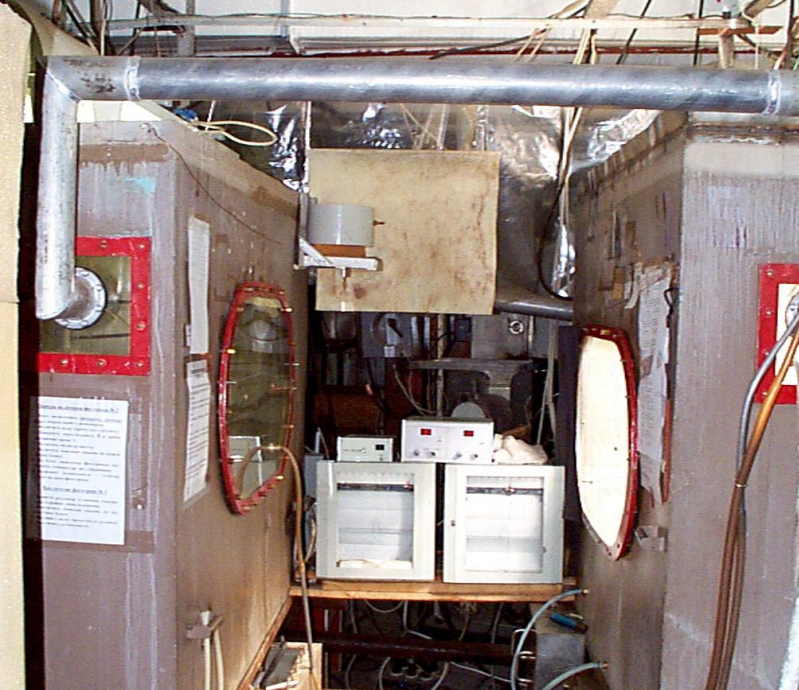
**По критерию минимальной массы ни один из типов СЖО не имеет существенных преимуществ.**

# **Особенности биологических СЖО**

**СЖО на биологических компонентах обладают уникальной возможностью самовосстановления. За время эксплуатации экспериментальной замкнутой системы БИОС-3 происходили сбои только технических компонентов системы.**

**Способность к самовосстановлению позволяет существенно повысить общую надежность системы. Для этого регенерационный компонент разделяется на несколько идентичных и самодостаточных секций, работающих одновременно в оптимальном режиме. Когда какая-нибудь секция выходит из строя, тогда другие форсируются и поддерживают жизнь экипажа, пока неполадка не будет устранена.**

**Расчеты показали, что увеличение количества секций (без увеличения общей массы биологических компонентов) на порядки увеличивает надежность БиоСЖО.**



Экспериментальная замкнутая экосистема, включающая в себя блок фитоценоза (пшеница и редис), почвоподобный субстрат (ППС), гетеротрофное звено (грибы *Pleurotus florida* и черви), а также газообмен с человеком.

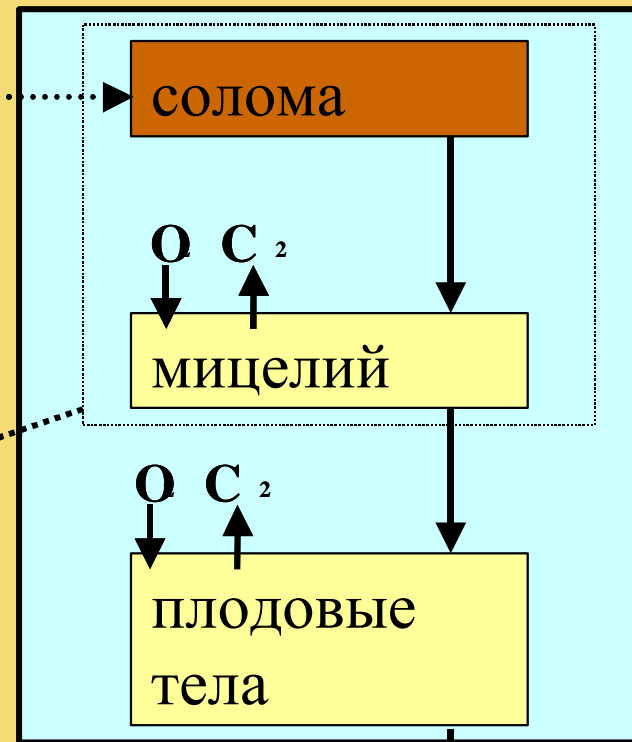
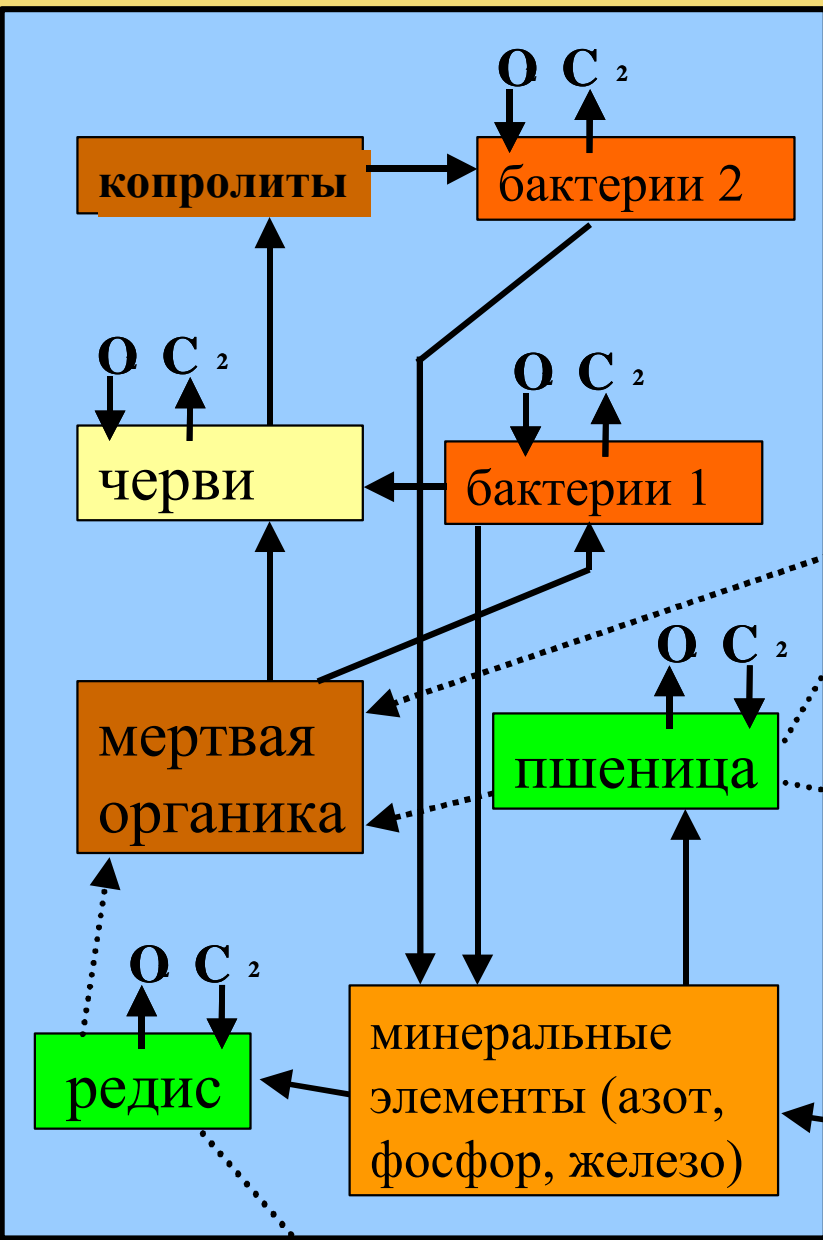
(ИБФ СО РАН)

В течение года было осуществлено 5 циклов вегетации пшеницы и регенерации ППС путем конверсии несъедобной фитомассы вначале высшими грибами затем красным червем и микроорганизмами, а также внесением в воду для полива раствора с продуктами сжигания съедобной биомассы, за предыдущие циклы. Длительность каждого цикла определялась длительностью вегетационного периода растений пшеницы и составляла 65-70 суток.

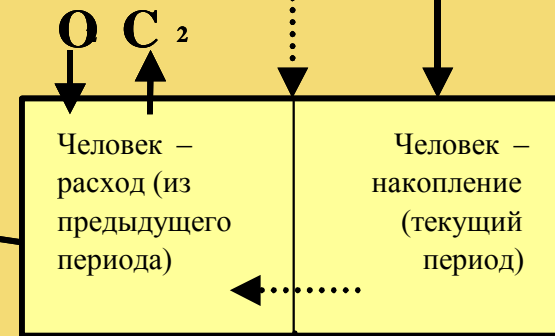
**Для оценки возможностей данной замкнутой экосистемы и с целью оптимизации управления ею построена математическая модель, опирающаяся на кинетические коэффициенты, полученные в экспериментальных исследованиях.**

Период роста —→

Период перераспределения .....▶



Гриботрон



Фитотрон

Непрерывные динамические процессы, протекающие в каждом из трех компартментов системы, описываются дифференциальными уравнениями, записанными в размерностях массы в виде:

$$\frac{dX_n}{dt} = F(X_1, \dots, X_n, \dots, X_m)$$

с использованием дополнительных условий на параметры и некоторых дискретных соотношений.

В модели гриботрона используется 4 дифференциальных уравнения, в моделях для фитотрона с редисом и фитотрона с пшеницей - по 12 дифференциальных уравнений.

Однако, поскольку не все процессы, происходящие в рассматриваемой системе, являются непрерывными, дифференциальных уравнений недостаточно для их описания. Для каждого из вегетационных сосудов существует момент окончания фазы роста (цикла), в который происходит сбор урожая и посадка растений для следующего цикла. Также в этот момент происходит обмен биомассой между фитотроном с пшеницей и гриботроном - солома поступает к грибам. Таким образом, в данный момент времени ( $t=t_{\max 1}$  для фитотрона с пшеницей и гриботрона и  $t=t_{\max 2}$  для фитотрона с редисом) выполняются соотношения перераспределения, записываемые в виде:

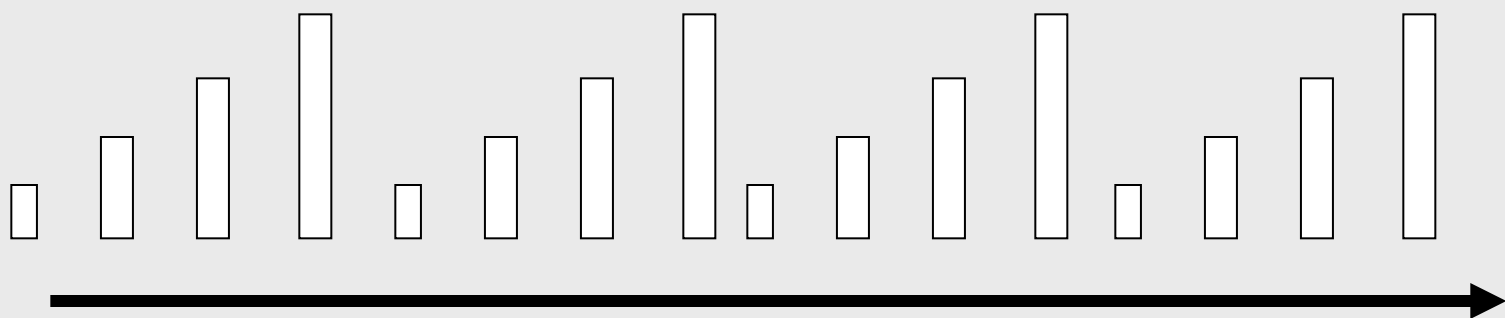
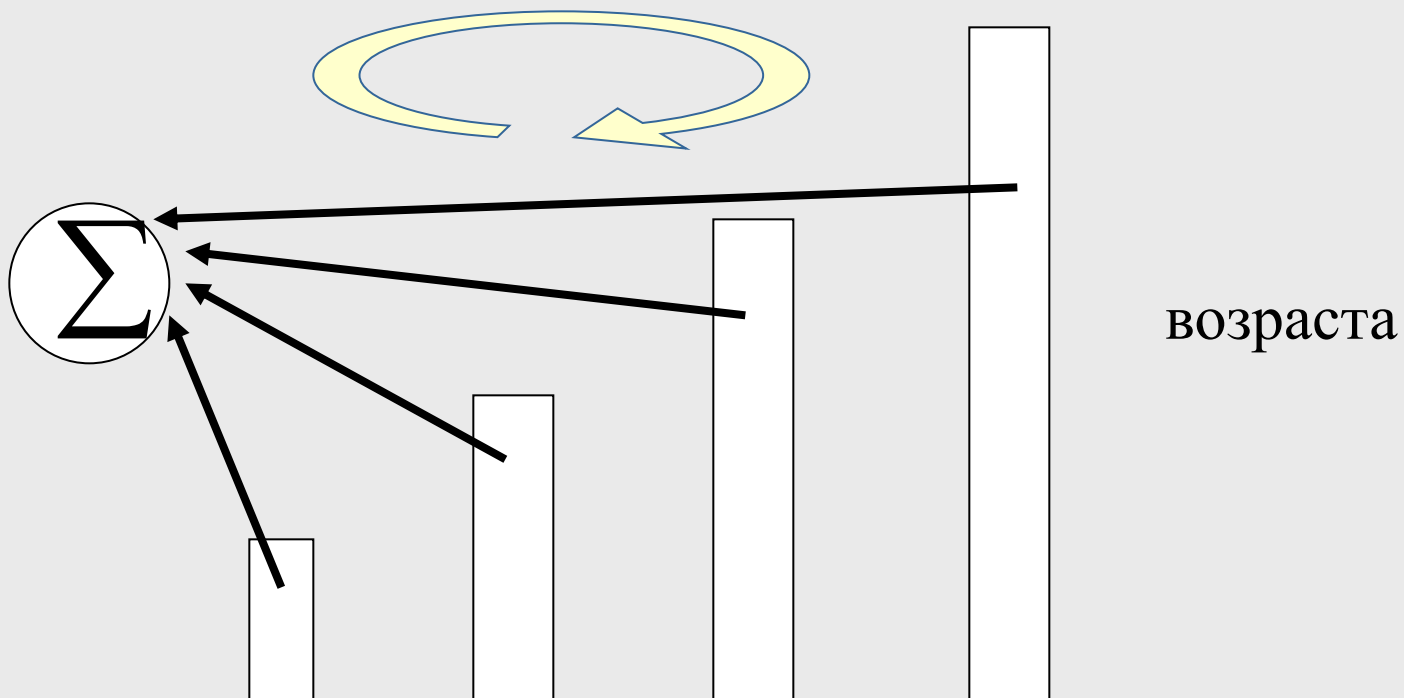
$$X_n = F(X_1^*, \dots, X_n^*, \dots, X_m^*),$$

где  $[\ ]^*$  - значение после перераспределения массы,  $[\ ]$  - до перераспределения.

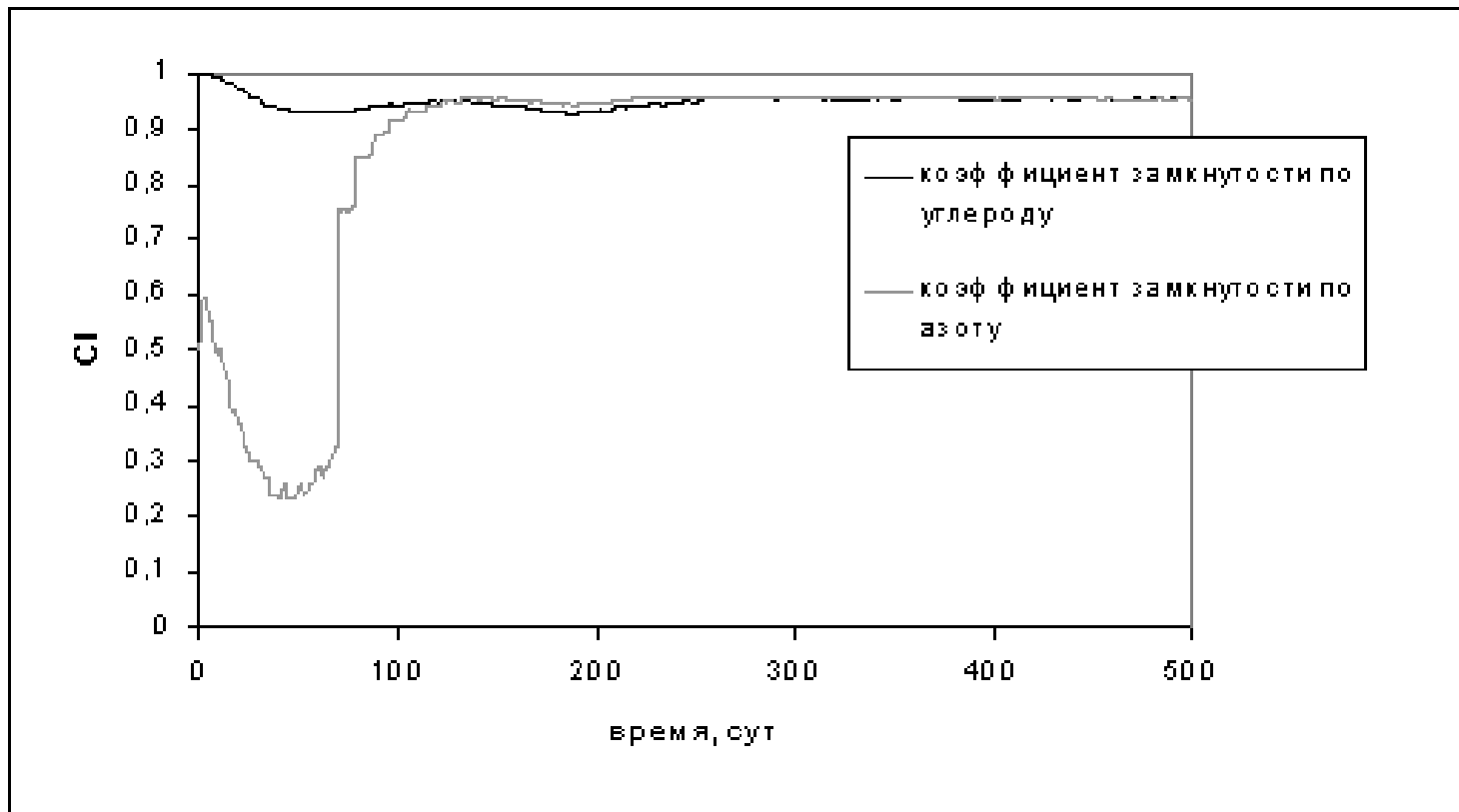
Поскольку в замкнутой системе «фитоценоз-почвоподобный субстрат-газообмен с человеком» присутствует не один вегетационный сосуд в каждом из компартментов, а несколько с различными возрастами (конвейер), то такой же конвейер организуется и в модельной системе, также с разными возрастами, т.е. для каждого компонента конвейера существует свое текущее модельное время. Каждый из компонентов конвейера рассчитывается отдельно и общая биомасса каждого из компонентов системы суммируется поконвейерно в виде:

$$X_{n \text{ tot}} = \sum_{k=1}^q X_{n \text{ k}}$$





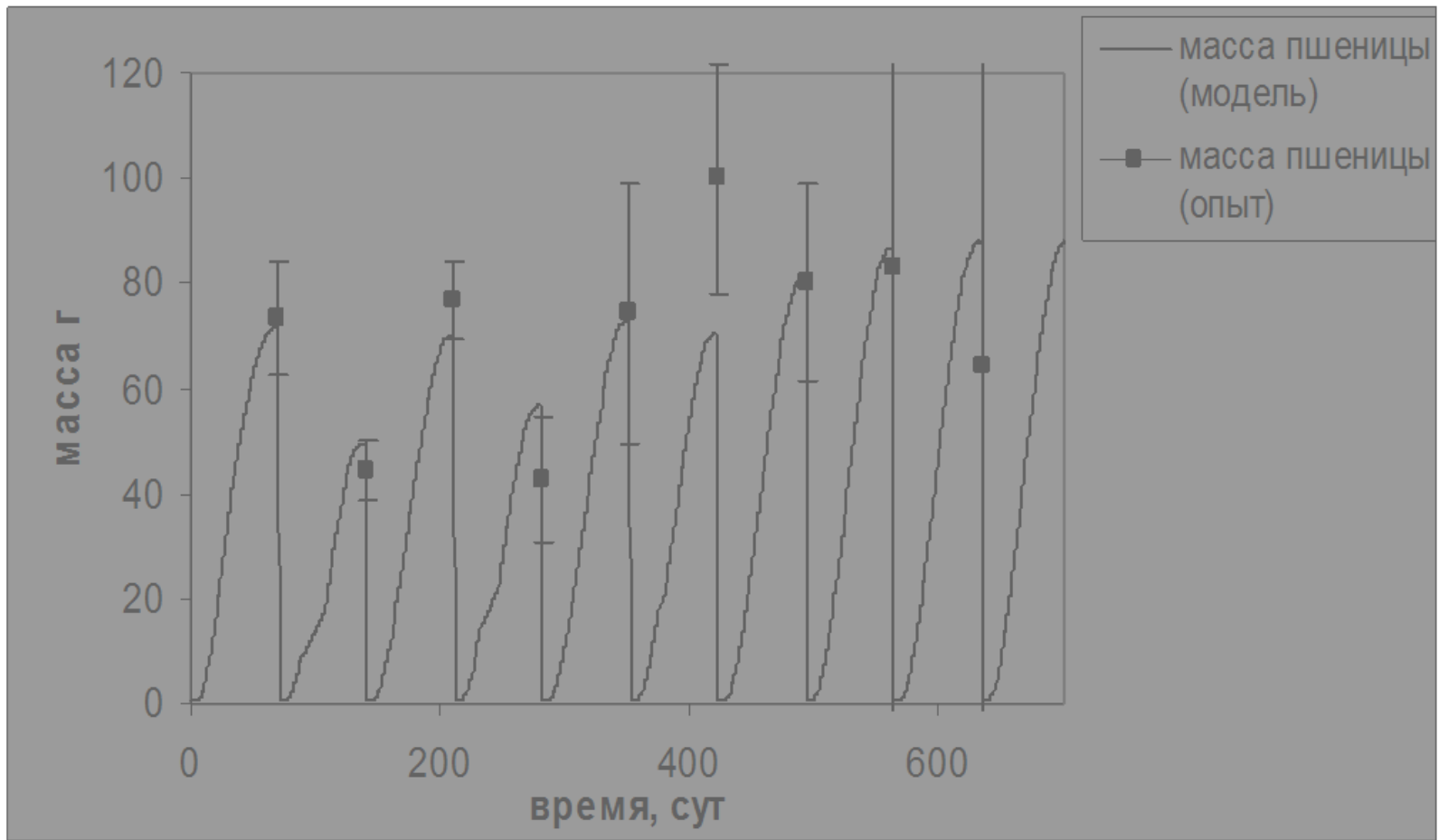
время



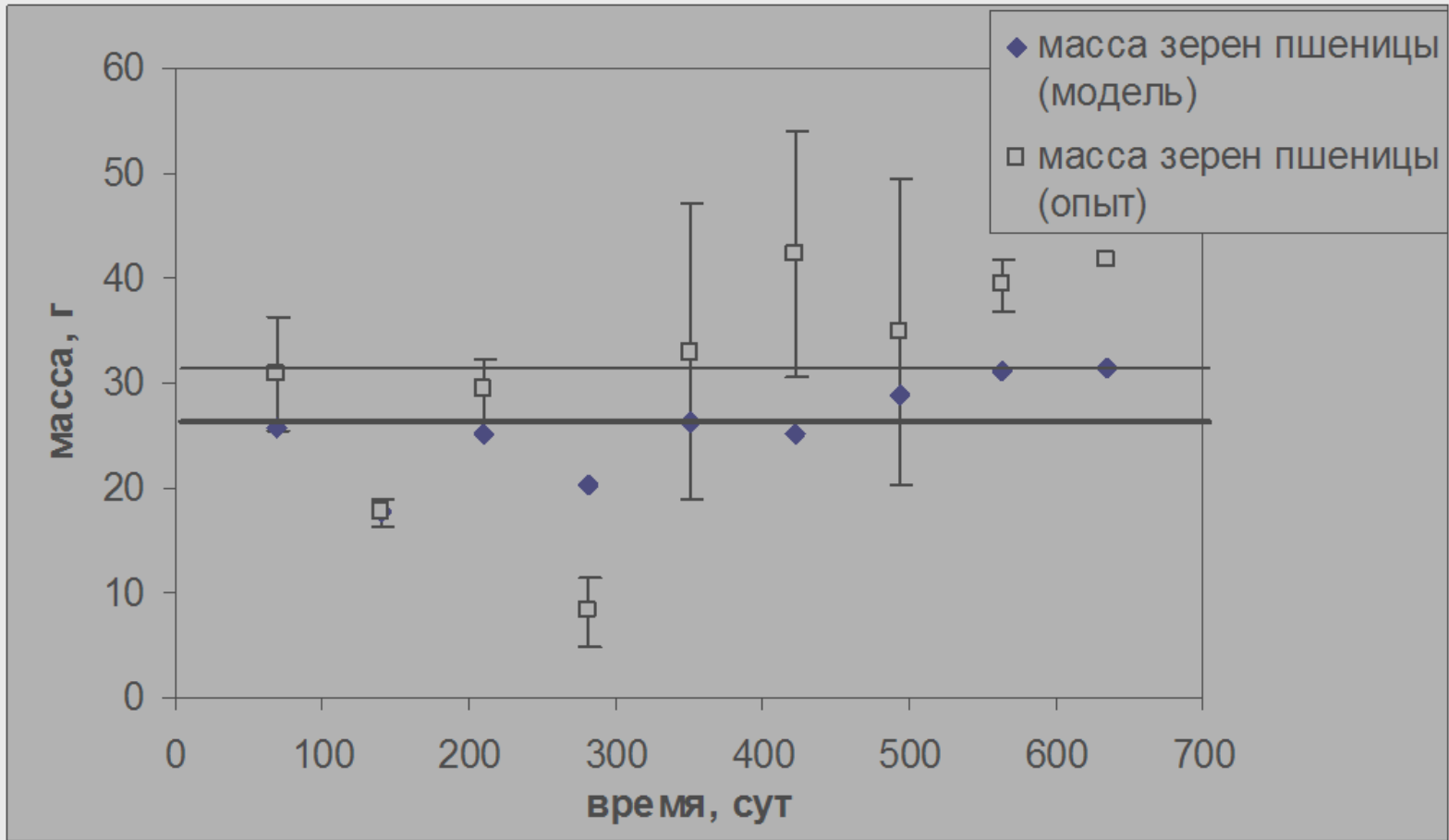
Динамика коэффициента замкнутости\* по углероду и азоту в системе БСЖО.

\*отношение скорости поступающего от гетеротрофных организмов к продуцентам (автотрофным организмам) вещества к сумме скоростей потоков поступающего от гетеротрофов к автотрофам и уходящего в тупик вещества

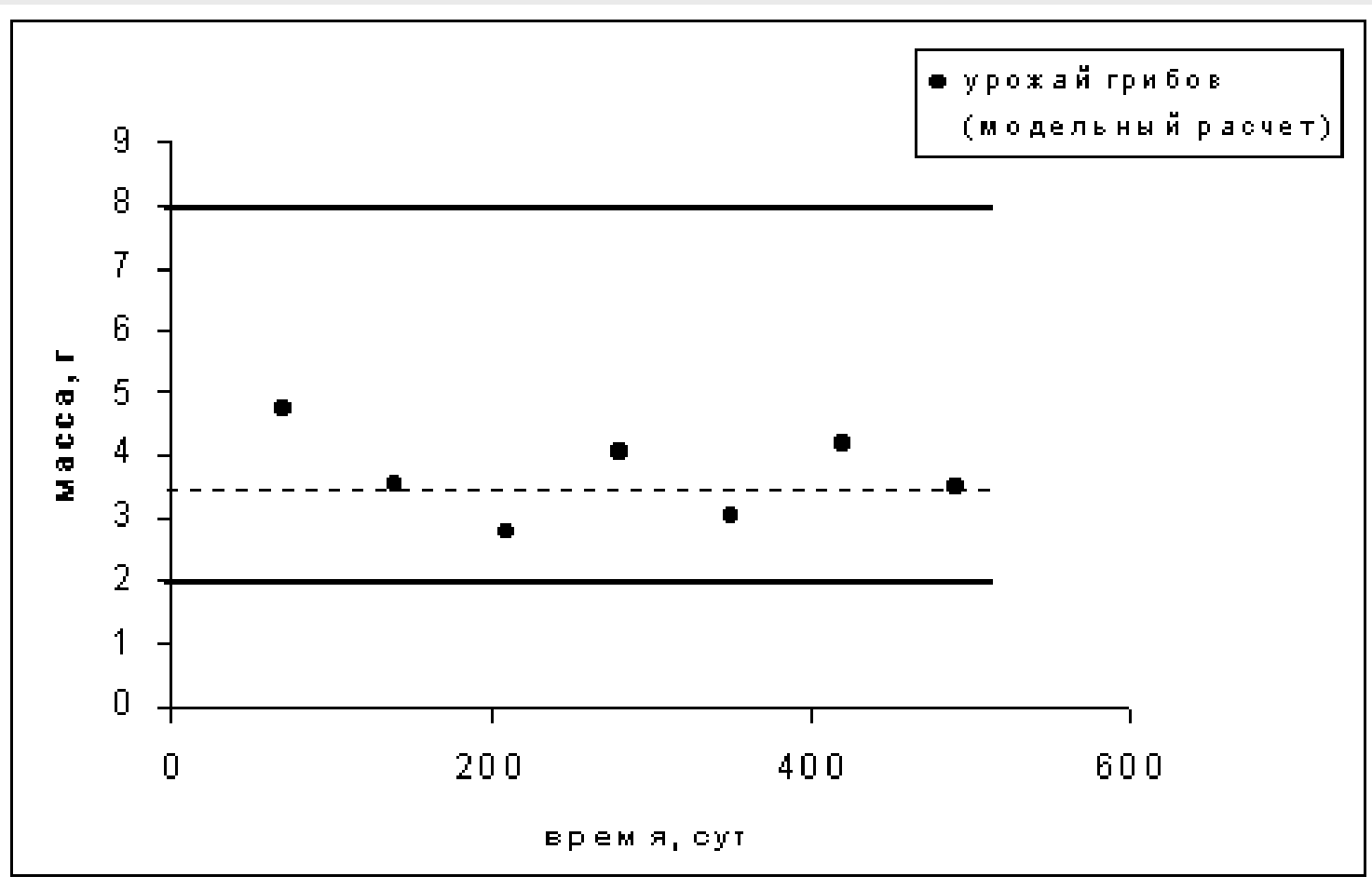
$$Cl = \frac{\sum_i \sum_k \dot{\Omega}_{ik}}{\sum_i \sum_k \dot{\Omega}_{ik} + \sum_i \sum_l \dot{U}_{il}}$$



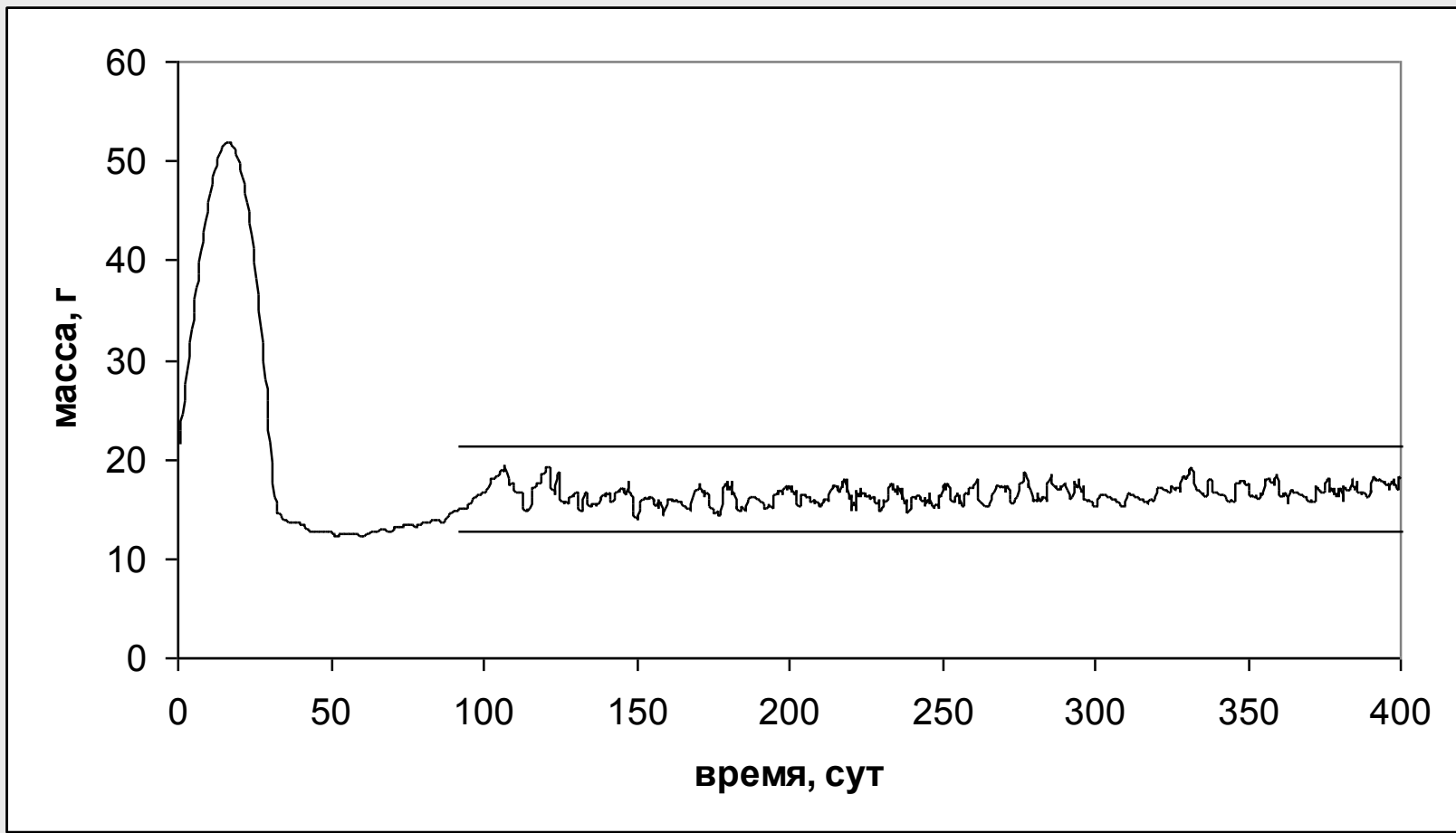
Динамика массы пшеницы в отдельном вегетационном сосуде. Модельные и экспериментальные данные.



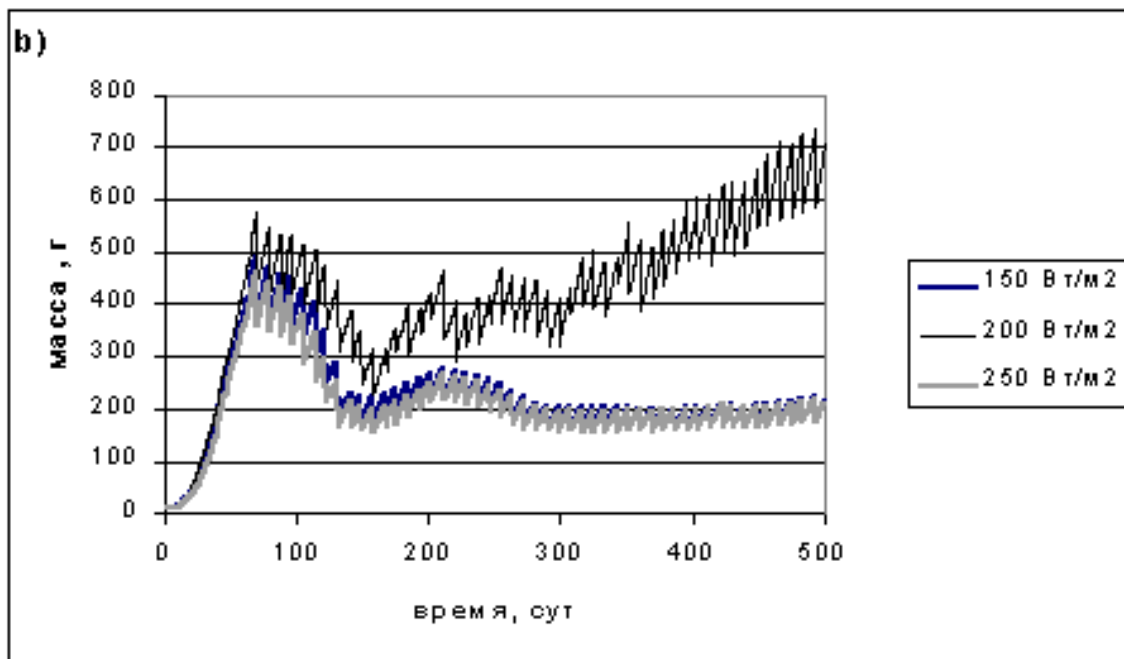
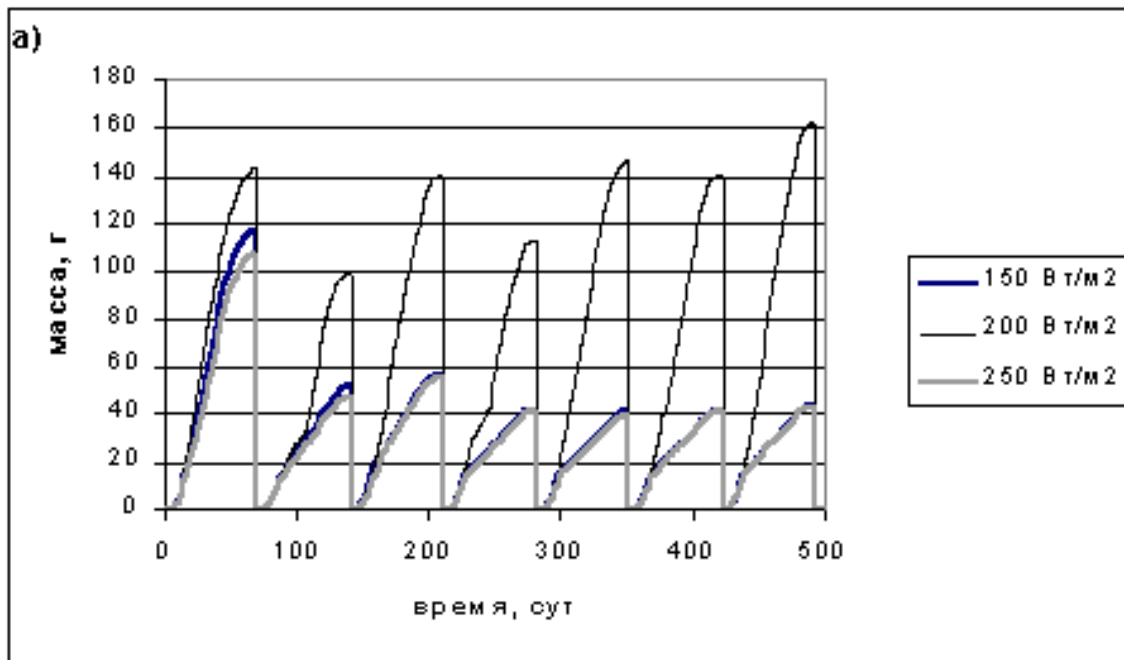
Динамика урожайности пшеницы в отдельном вегетационном сосуде. Модельные и экспериментальные данные.



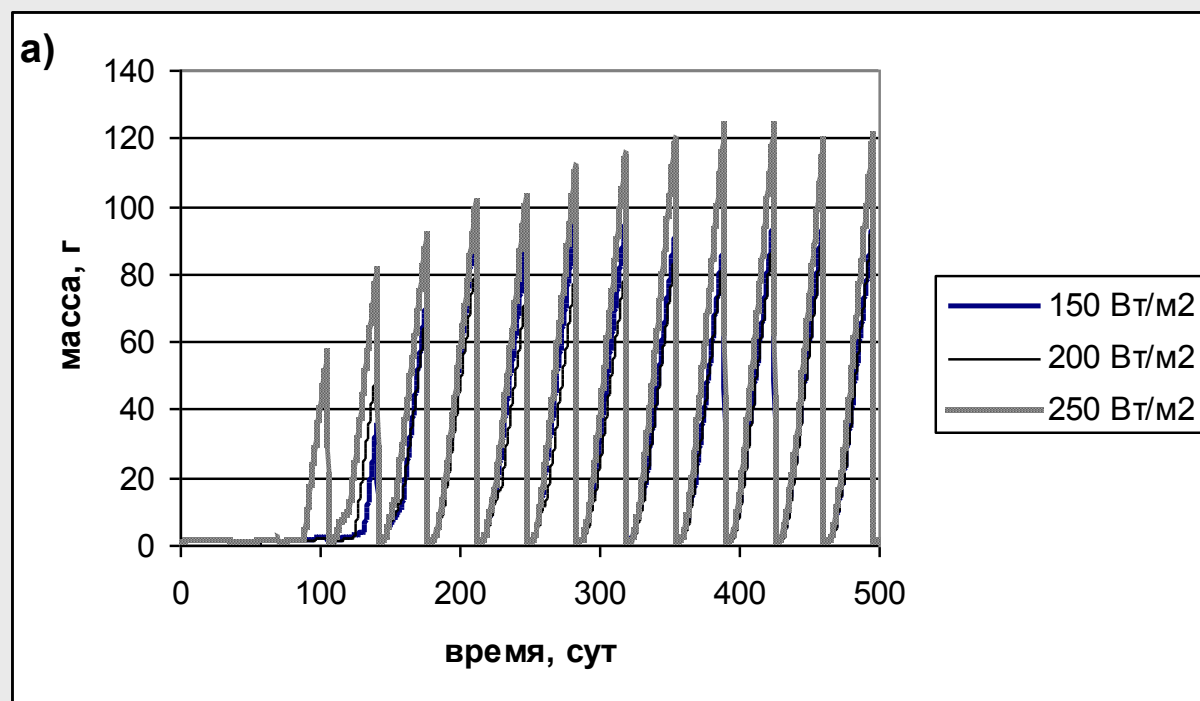
Модельный расчет динамики массы мицелия и плодовых тел грибов. а) – Динамика, б) – Урожай плодовых тел (линиями обозначены границы интервала экспериментальных данных, прерывистой линией – их среднее значение)



Модельный расчет динамики массы углекислого газа в системе.  
Линиями отмечены границы интервала экспериментальных значений.

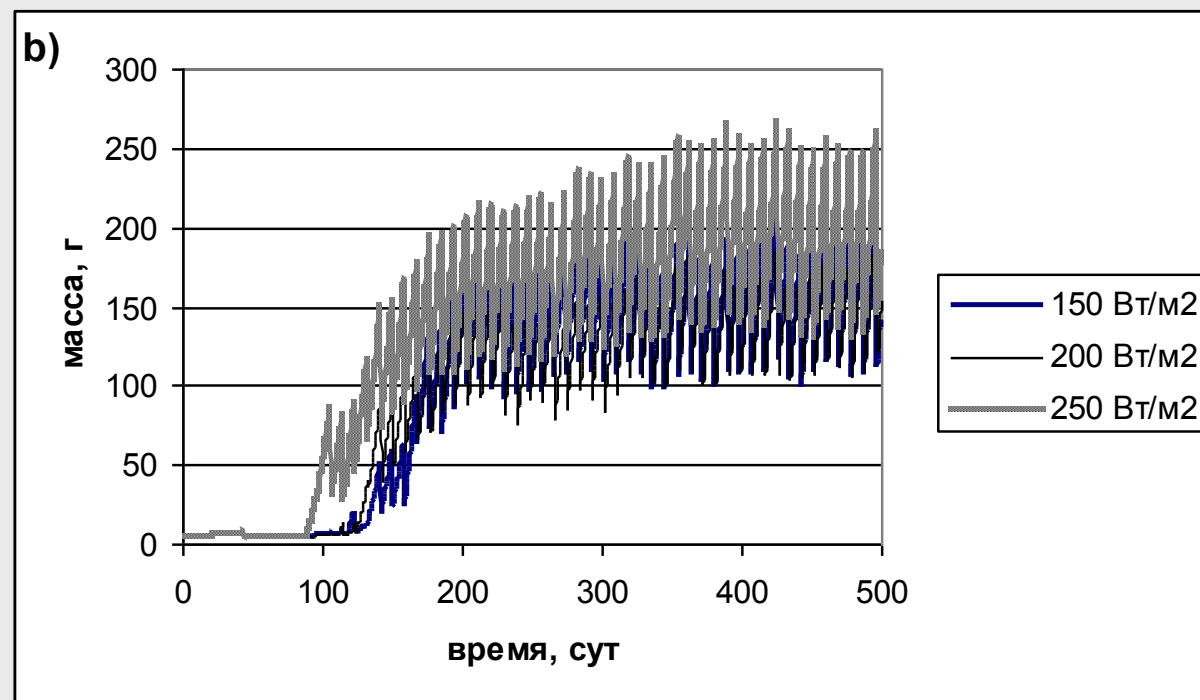


Модельные  
расчеты динамики  
биомассы  
пшеницы при  
различной  
освещенности.  
а) – для одного  
вегетационного  
сосуда, б) – для  
разновозрастного  
конвейера  
пшеницы как  
системы в целом  
(суммарная масса  
пшеницы)

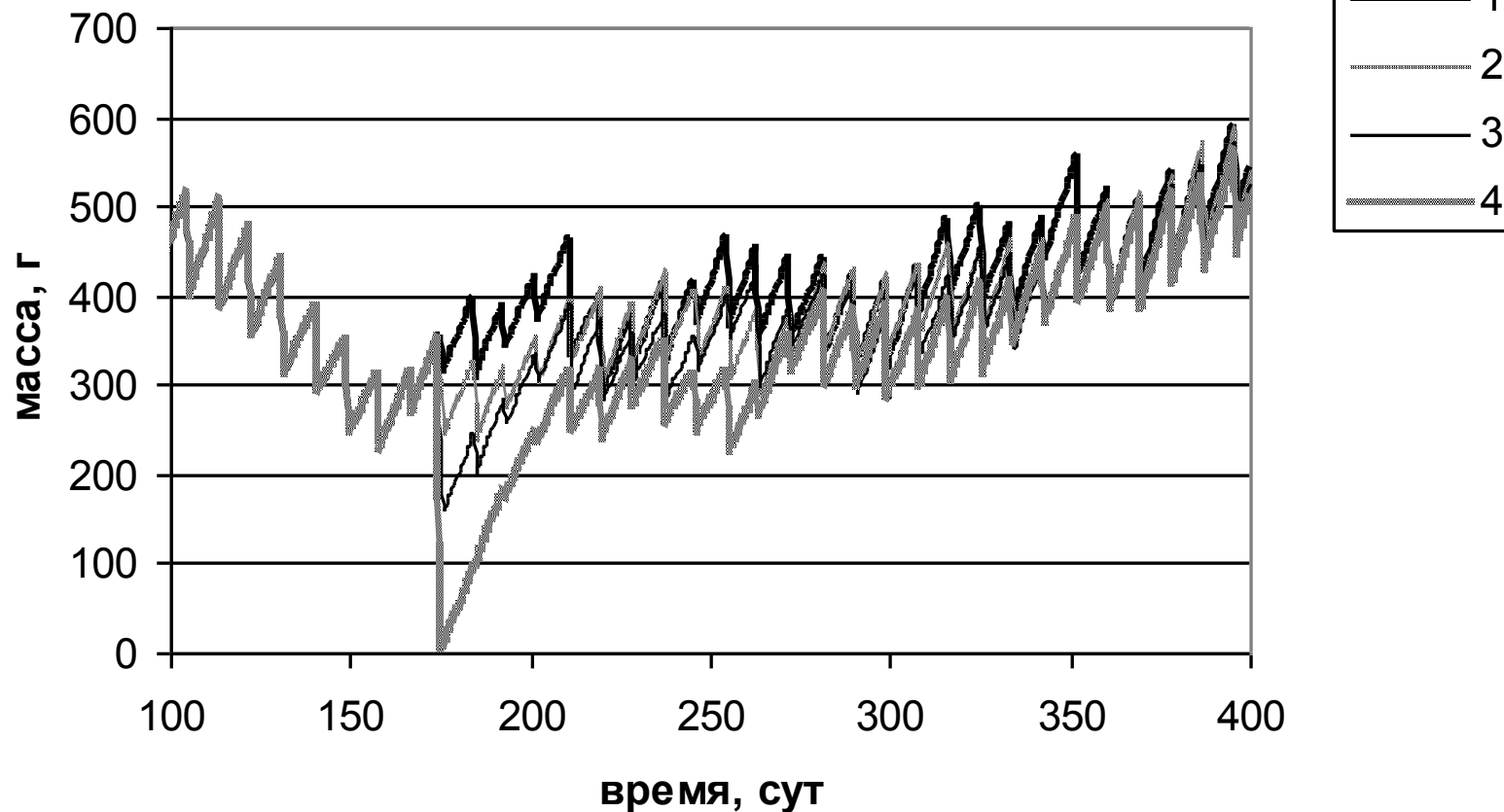


Модельные расчеты динамики биомассы редиса при различной освещенности.

а) – для одного вегитационного сосуда, б) – для разновозрастного конвейера редиса как системы в целом (суммарная масса редиса)







Модельный расчет сценария «гибель части биомассы пшеницы в БСЖО. Воздействие в модели (гибель) происходит на 175 сутки. 1 – контроль (гибели нет), 2 – гибель половины биомассы пшеницы в первом вегетационном сосуде, 3 – гибель половины биомассы пшеницы в каждом вегетационном сосуде, 4 – гибель всей биомассы во всех вегетационных сосудах; количество вегетационных сосудов – 8.

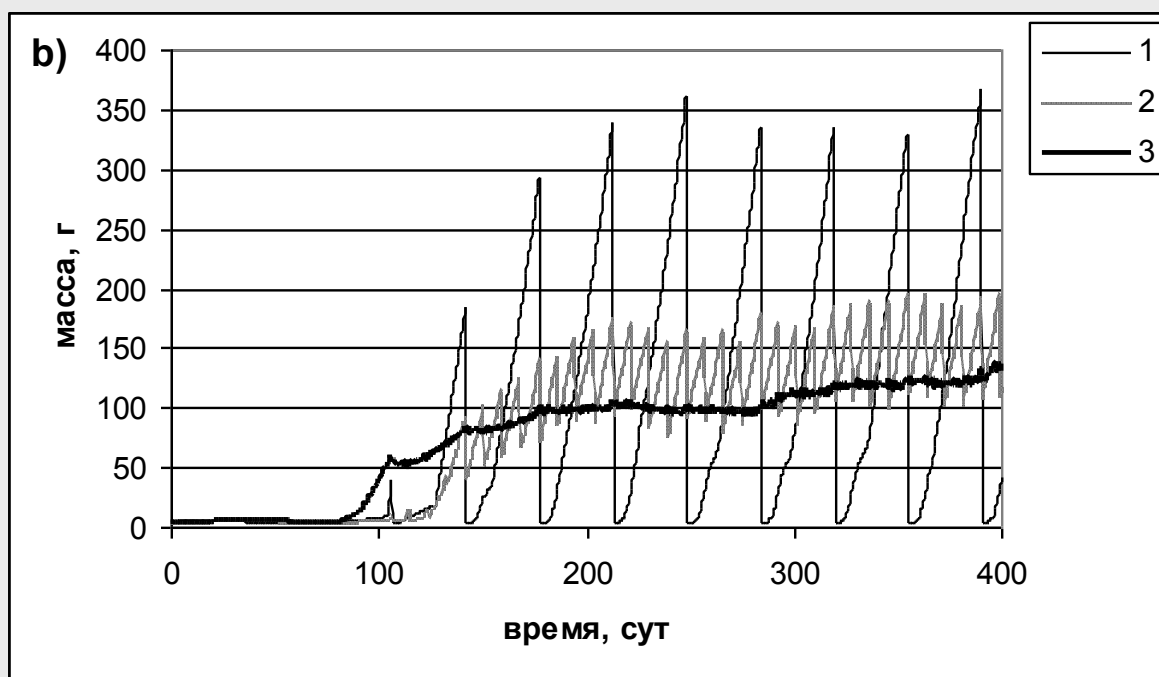
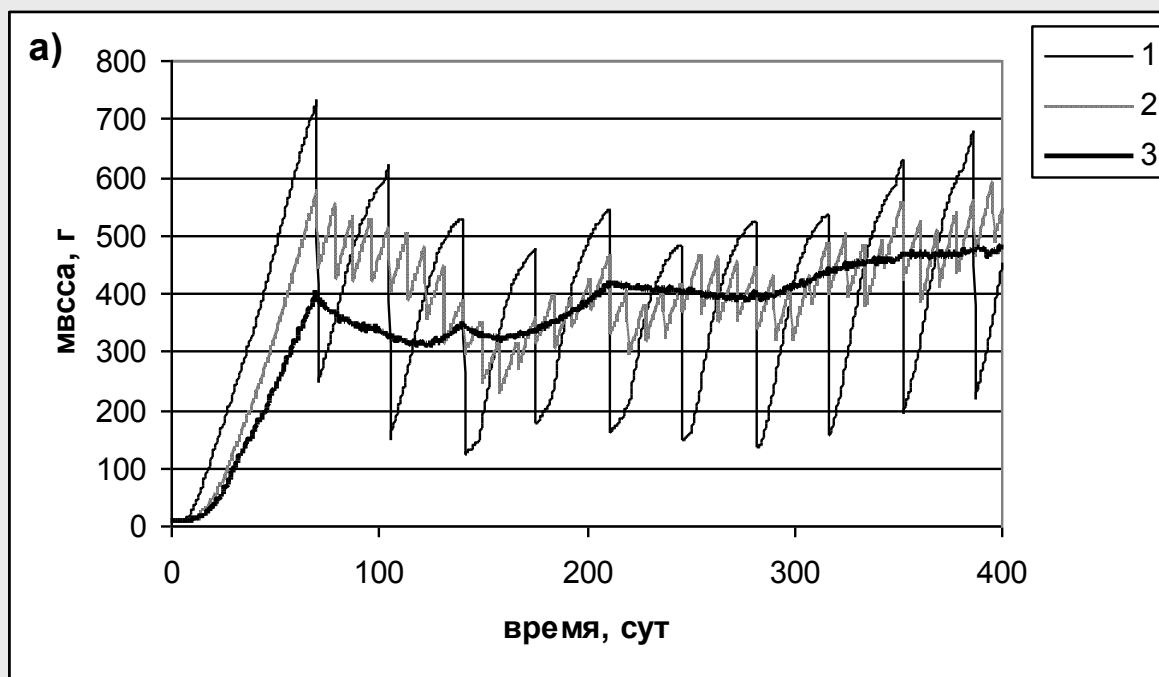
Сравнение модельных вариантов разного количества возрастов (вегетационных сосудов) в конвейере.

а) общая масса пшеницы в системе, б) общая масса пшеницы в системе.

1 - два возраста пшеницы, один возраст редиса,

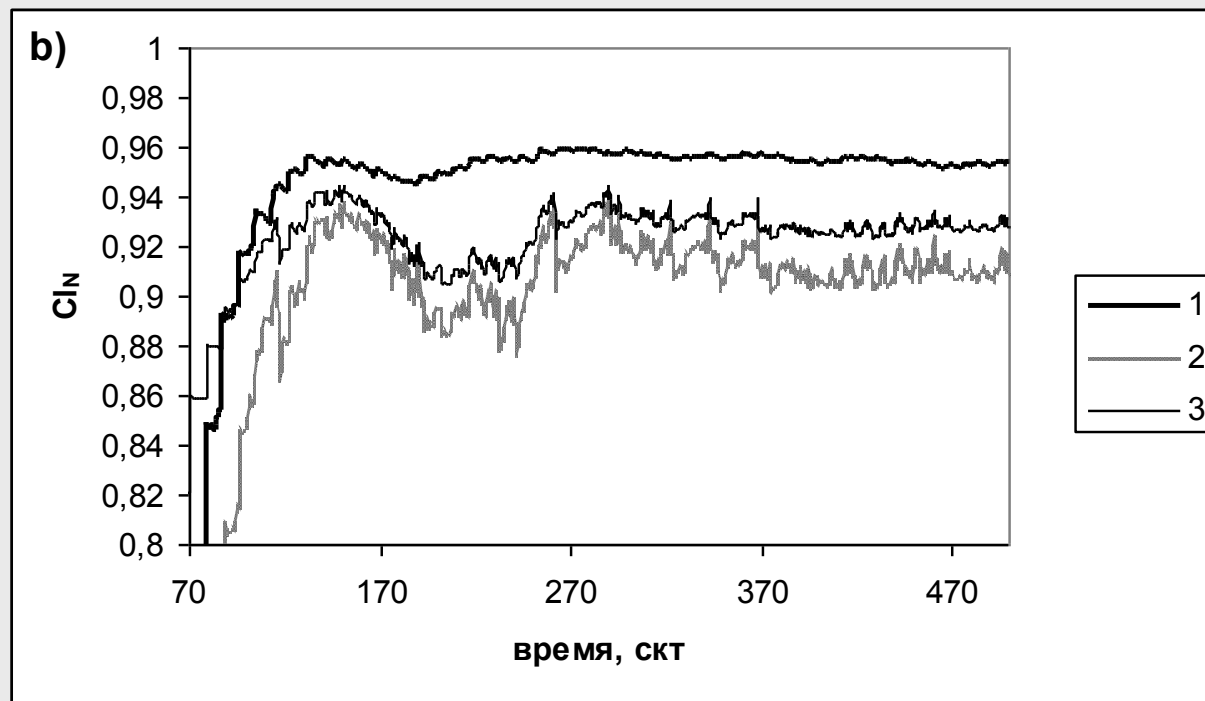
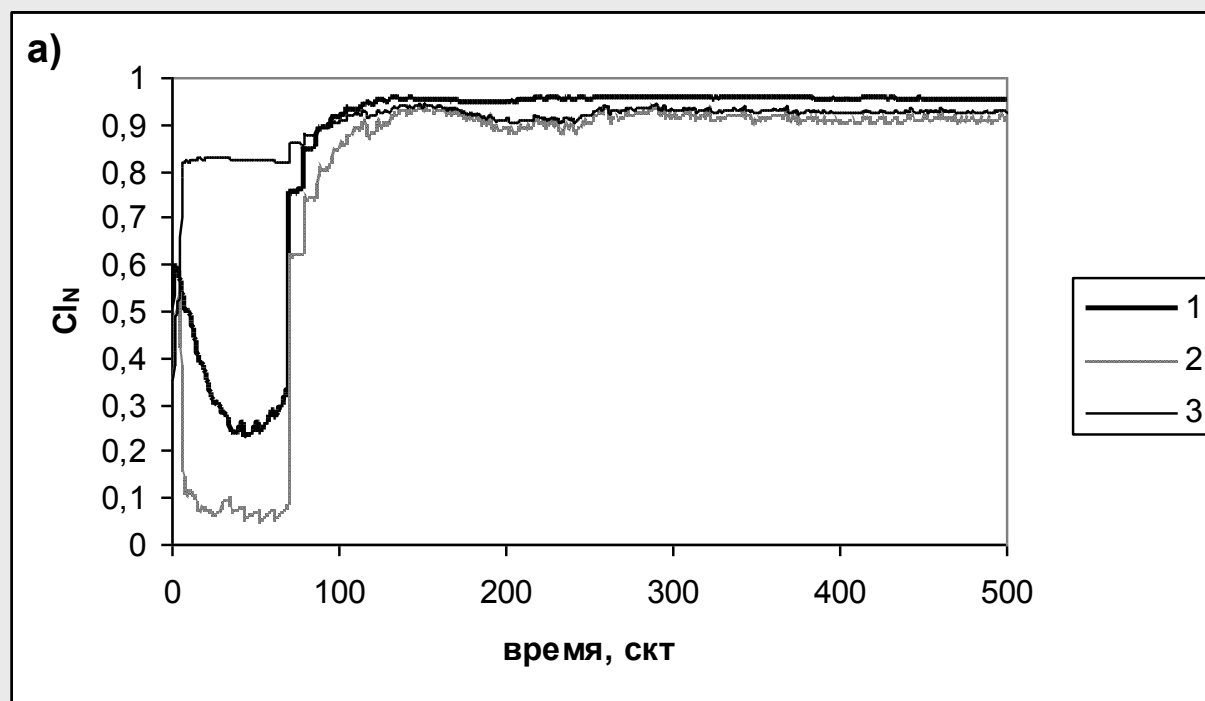
2 - 8 возрастов пшеницы, 4 возраста редиса (соответствует экспериментальной системе),

3 - 100 возрастов пшеницы, 50 возрастов редиса.

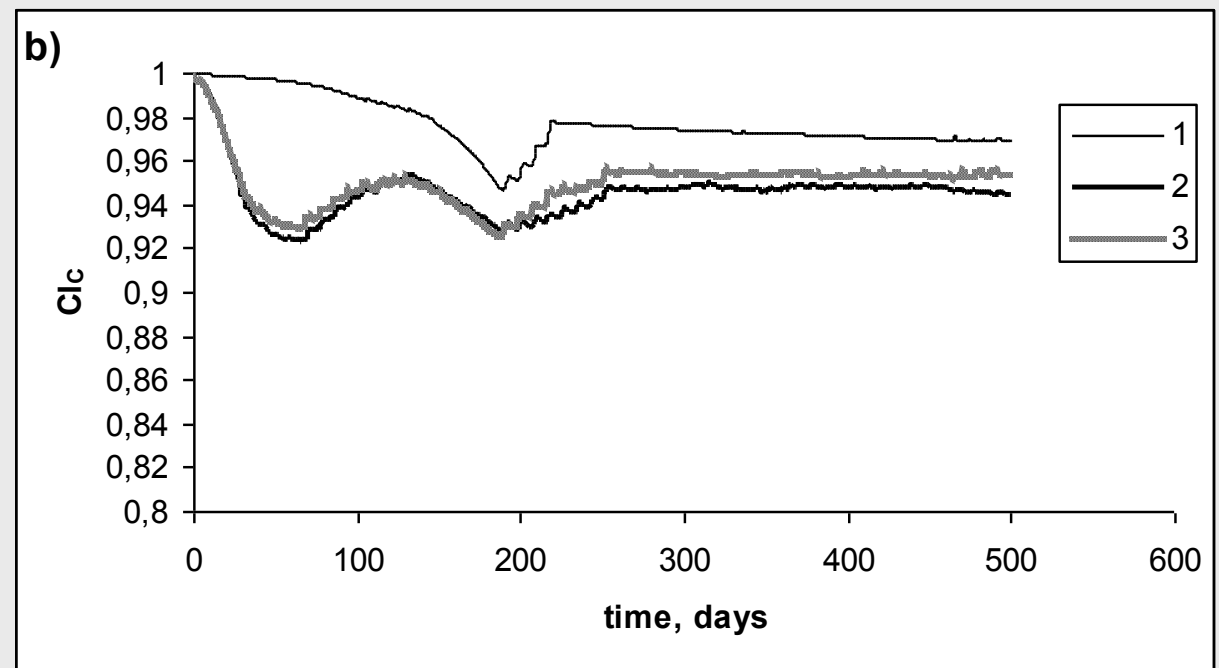
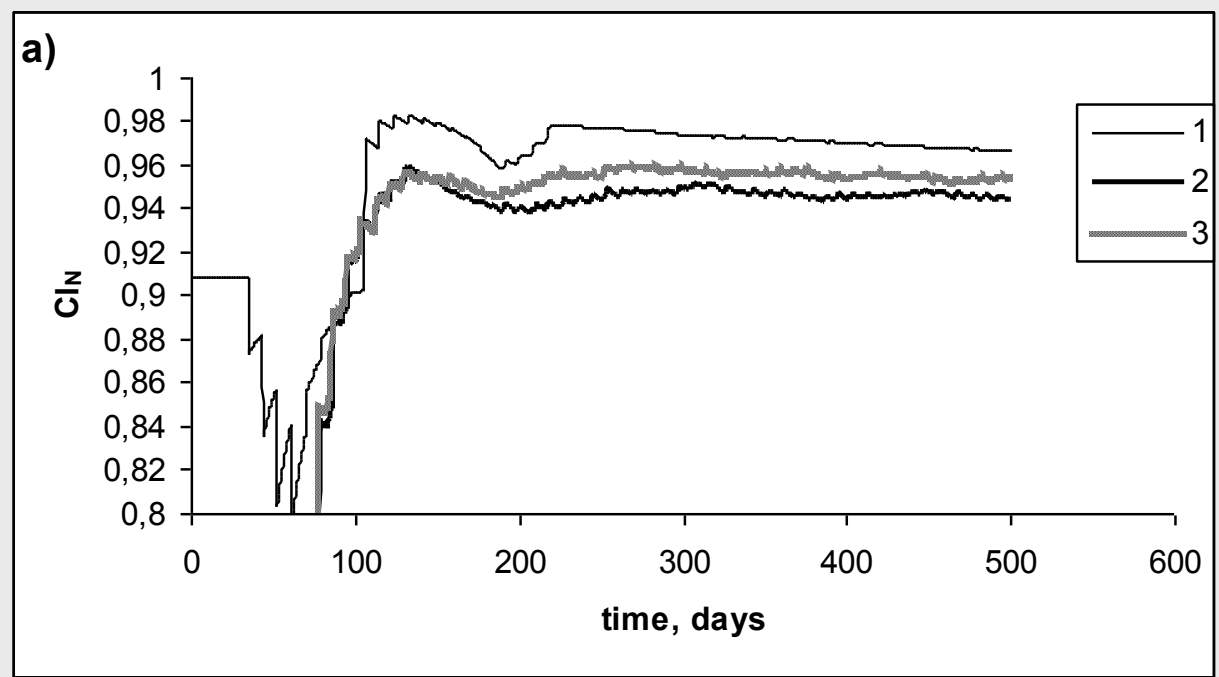


Модельный расчет  
динамических  
коэффициентов  
замкнутости по азоту.  
1 – система с ППС -  
биологическая утилизация  
соломы, 2 – система без  
утилизации соломы, 3 –  
система с физико-  
химическим механизмом  
утилизации соломы  
(сжигание).

а) вид в целом, б)  
увеличенный фрагмент  
после 70-х суток.



Модельный расчет  
динамических  
коэффициентов  
замкнутости по азоту (a)  
и углероду (b).  
1 – система с  
компонентом редиса, 2 –  
система с компонентом  
пшеницы, 3 – система с  
обоими компонентами.



Спасибо за  
внимание