

К МАТЕМАТИЧЕСКОМУ МОДЕЛИРОВАНИЮ МИКРОБНОГО СООБЩЕСТВА ЦИКЛА МЕТАНА

Сабреков А.Ф., Глаголев М.В.

misternickel@mail.ru, m_glagolev@mail.ru

Помните, что никто не решает задачу в чистом виде, каждый оперирует с моделью, которую он построил, исходя из поставленной задачи.

Р. Шеннон

Введение

Метан сильно влияет на фотохимию атмосферы и является важным «парниковым» газом в климатической системе - по величине прямого потенциала глобального потепления он в 39 раз (для периода 20 лет) превышает CO_2 [Кароль, 1996]. Образование CH_4 в главнейших естественных источниках, например, в болотных экосистемах, определяется целым комплексом микробиологических процессов, управляемых климатическими и эдафическими факторами [Cao *et al.*, 1998].

Основными задачами эмпирического естествознания является накопление и первичная систематизация фактического материала. Теоретическое естествознание приводит этот материал в целостную систему и отыскивает общие закономерности, присущие природным явлениям. Математическое естествознание разрабатывает модели, в той или иной мере адекватные всеобщим закономерностям, изучает их поведение. Сопоставление функционирования этих моделей с действительностью позволяет судить о том, насколько полно выявлены основные закономерности данной области знания [Ефремов, 2008: с. 5]. Таким образом, одним из эффективных способов проверки того, насколько хорошо мы понимаем процессы цикла метана должно явиться построение математических моделей этих процессов.

Созданные к настоящему времени математические модели образования, окисления и эмиссии метана (краткий обзор которых можно найти в [Smagin and Glagolev, 2001]) в подавляющем большинстве представляют собой эмпирические и полуэмпирические соотношения, связывающие величины интенсивностей соответствующих генерализованных процессов (образования, окисления и эмиссии) со значениями тех или иных факторов внешней среды. Такие модели совершенно не учитывают возможные сукцессии в сообществе микроорганизмов, вовлеченных в цикл CH_4 . В то же время явление сукцессии может играть существенную роль в объяснении различных тонких эффектов эмиссии.

Если в математической модели отражается структура (устройство) моделируемого объекта, существенные для целей исследования свойств и взаимосвязи компонентов этого объекта, то такая модель называется структурной [Мышкис, 2007: с. 17]. Но и в немногих структурных моделях (например, [Cao et al., 1995, 1998; Arah and Stephen, 1998; Glagolev, 1998; Walter and Heimann, 2000]), где более подробно описываются процессы образования, окисления и транспорта метана, авторы в лучшем случае рассматривают лишь физику процессов транспорта, почти не касаясь специфики микробиологических механизмов образования и окисления CH_4 . На наш взгляд незаслуженно мало внимания при моделировании цикла метана в природных экосистемах было уделено структурным микробиологическим моделям (таким как, например, “Ecosys” [Grant, 1998; Grant and Roulet, 2002] и “Methane” [Vavilin et al., 1994]), основанным на детальном описании микробиологических процессов и с успехом применявшихся ранее при математическом моделировании биореакторов, систем анаэробной очистки воды и полигонов захоронения твердых бытовых отходов (см., например, [Эндрюс, 1981; Vavilin et al., 1994; Buffiere et al., 1995; El-Fadel et al., 1996]).

Целью наших работ, выполненных за истекшее десятилетие, было, по сути дела, создание количественной теории эмиссии метана из почвы (см., например, [Glagolev, 1998; Глаголев, 1999; Глаголев и Смагин, 2003; Глаголев, 2004]), а конкретная задача, решаемая в данной работе – построение структурной математической модели, детально описывающей микробиологические процессы образования и окисления метана.

Описание модели

В качестве объекта моделирования выбрана сопряженная ландшафтная геосистема, состоящая из верхового, переходного и низинного болот. Если принять, что болота находятся в рамках одной геохимической катены, то весь сток с верхового олиготрофного болота поступает в переходное мезотрофное, а весь сток с мезотрофного болота – в низинное эвтрофное. Сток с последнего будем считать поступающим непосредственно в речную сеть. Такая система подобна так называемой батарее хемостатов, и, следовательно, к ней применима теория хемостата (см., например, [Перт, 1978]). Из-за ограниченности места в данной работе подробно рассмотрена только модель переходного болота.

В модели принято допущение, что болото – димиктический объект, в нём присутствуют два слабо перемешивающихся слоя. Толщина верхнего обычно принимается равной 50 см [Иванов, 1953]. При условии, что перепад высот незначителен, сток воды из верхнего слоя одного болота будет поступать в верхний слой другого болота, а из нижнего слоя – в нижний. Для вычисления стока с каждого объекта использовался метод расчёта, подробно описанный в [Иванов, 1953: с. 162].

За первоначальную математическую основу описания процесса ацетокластического метаногенеза нами была взята модель *Эндрюса-Граефа* [Эндрюс, 1981], исходно предназначавшаяся для прогнозирования и управления процессами анаэробного разложения при обработке органических осадков на городских очистных сооружениях. Скорость поступления субстратов метаногенеза рассчитывалась по модели [Glagolev, 1998: р. 97-98, 105, 109; *Глаголев*, 2007], основанной, в свою очередь на моделях [Lieth, 1975; *Cao et al.*, 1995].

Процесс анаэробного разложения какого-либо органического вещества можно упрощённо представить как последовательность нескольких стадий. В рамках первой стадии анаэробные микроорганизмы-гидролитики с помощью экзоферментов осуществляют разложение сложных нерастворимых органических веществ до растворимых мономеров. Во второй стадии проходят процессы сбраживания растворимых органических соединений (как образовавшихся на первой стадии, так и непосредственно поступивших в систему) вследствие чего образуются простые органические кислоты, водород и углекислый газ. На третьей стадии осуществляется потребление органических кислот и метаногенез. Так как большинство видов метанообразующих археобактерий имеют более низкие скорости роста, чем микроорганизмы, функционирующие в рамках других стадий процесса анаэробного разложения (см., например, [Заварзин и Колотилова, 2001]), то результирующее превращение промежуточных продуктов (простых органических кислот, водорода и ацетата) в CH_4 может быть рассмотрено как стадия, лимитирующая скорость всего процесса. Поэтому нами будет рассмотрена только эта стадия процесса анаэробного разложения органического вещества. Также мы проанализируем процесс окисления метана, происходящий в аэробной зоне и практически всегда сопутствующий метаногенезу в анаэробной зоне (рис. 3).

Исходя из описанной выше стратификации болота, в модели принимается предположение, что верхний слой насыщен кислородом так, что метаногенез там невозможен (метаногенные археобактерии – строгие анаэробы), а метанотрофия в этом слое не лимитируется по кислороду. Нижний слой болота, наоборот, обеднён кислородом до такой степени, что метаногенез не ингибируется, а метанотрофия в этом слое полностью отсутствует. Кроме того, мы исходим из предположения, что метаногены активны лишь в верхней 50-сантиметровой части нижнего слоя, так как ниже, как правило, температура такова, что интенсивное протекание метаногенеза невозможно.

Важным допущением является отсутствие в болоте бактерий-сульфатредукторов, что обычно соответствует действительности при низком содержании минеральных элементов в болотных растениях и образующемся из них торфе. Сульфатредукторы в значительной мере конкурируют с метаногенами за субстраты [Заварзин и Колотилова, 2001:

с. 216], что может очень сильно повлиять на численность и активность метаногенов, в первую очередь гидрогенотрофных.

Таким образом, наличие сульфатредукторов в экосистеме сильно влияет на микробные популяции, ответственные за синтез и окисление метана, поэтому при моделировании всегда необходимо ставить вопрос об их наличии в системе.

Адекватность работы модели может зависеть от величины, на которую изменяется рН болотной воды после сильного дождя. Учитывая, что рН дождевой воды в естественных условиях составляет примерно 5.6 [Алоян, 2008: с. 205], а кислотность переходных и низинных видов торфа в Западной Сибири колеблется в пределах, соответственно, 5.0-7.2 и 5.0-7.3 [Лисс, 2001: с. 111], можно предположить, что скачки рН в системе, обусловленные дождями, не оказывают существенного воздействия на жизнь микробных популяций.

Субстратами метаногенеза в модели являются ацетат и водород совместно с углекислотой. Их потребляют соответственно ацетокластические (CH_3COOH) и гидрогенотрофные метаногены ($\text{H}_2 + \text{CO}_2$). Количественное соотношение этих процессов потребления сильно зависит от состава бактериальных сообществ (например, присутствия сульфатредукторов), а также от внешних условий (например, температуры [Заварзин и Колотилова, 2001: с. 232-238]). Поэтому пренебрегать каким-либо из процессов или использовать некое единожды установленное соотношение в качестве универсального совершенно недопустимо.

Для описания скорости роста биомассы ацетокластических метаногенов используется уравнение Эндрюса [1981]. Выбор в пользу данного уравнения был сделан потому, что это уравнение учитывает не только лимитирование скорости роста при низких концентрациях ацетата, но и ингибирование развития организмов при высоких его концентрациях.

Скорость роста биомассы гидрогенотрофных метаногенов описывается посредством уравнения Моно. Известно, что метаногены чувствительны к широкому кругу веществ [Барнес и Фитцджеральд, 1990], но мы не будем усложнять модель ингибированием, что вполне оправдано – см. ниже обсуждение этого допущения для метанотрофов. Углекислый газ не рассматривается в качестве лимитирующего субстрата, так как болотные воды обычно насыщены им в достаточной степени (см., например, экспериментальные данные для типичного мезотрофного болота Западной Сибири, опубликованные в [Лебедев с соавт., 2005]).

Описание скорости роста метанотрофов осуществляется также с помощью уравнения Моно. Несмотря на большое количество сведений о том, что метанотрофные бактерии крайне чувствительны к воздействию токсинов и солевому стрессу (см., например, обзор [Глаголев, 2006] и дальнейшие ссылки там на оригинальные работы), в модели принято допущение, что какое-либо ингибирование метанотрофии отсутствует. Это вполне оправданно, так как, во-первых, если речь не идёт об

антропогенном загрязнении, в олиготрофном или мезотрофном болоте вероятность появления большого количества растворимых солей мала (а именно такие соли, например, KNO_3 или соли аммония ингибируют метаногенез – см. [Глаголев, 2006: с. 328] и ссылки там). Во-вторых, для описания роста метанотрофов с помощью уравнения Моно накоплено большое количество экспериментальных данных (см., например, [Buffiere et al., 1995; Grant and Roulet, 2002]), что позволяет проверять качество используемых в модели параметров.

Уравнения модели

$$dx_{ga}/dt = \mu_{ga} \cdot x_{ga} - \mu_{dga} \cdot x_{ga}; \quad (1)$$

$$dx_{gh}/dt = \mu_{gh} \cdot x_{gh} - \mu_{dgh} \cdot x_{gh}; \quad (2)$$

$$dx_t/dt = \mu_t \cdot x_t - \mu_{dt} \cdot x_t; \quad (3)$$

$$\mu_{ga} = \mu_{\max,ga} \cdot s_H / (s_H + K_{sga} + s_H^2/K_i); \quad (4)$$

$$s_{na} = s_a \cdot [H^+] / (K_a + [H^+]); \quad (5)$$

$$ds_a/dt = D_2 \cdot (s_{in} - s_a) - \mu_{ga} \cdot x_{ga} / Y_{xga/s} + acc; \quad (6)$$

$$\mu_{gh} = \mu_{\max,gh} \cdot [H_2] / ([H_2] + K_{sgh}); \quad (7)$$

$$d[H_2]/dt = D_2 \cdot ([H_2]_{in} - [H_2]) - \mu_{gh} \cdot x_{gh} / Y_{xgh/s} + hyd; \quad (8)$$

$$\mu_t = \mu_{\max,t} \cdot C_{hl} / (K_{st} + C_{hl}); \quad (9)$$

$$Q_{ch4ga} = k \cdot Y_{ch4/xga} \cdot \mu_{ga} \cdot x_{ga}; \quad (10)$$

$$Q_{ch4gh} = k \cdot Y_{ch4/xgh} \cdot \mu_{gh} \cdot x_{gh}; \quad (11)$$

$$Q_{ch4t} = \mu_t \cdot x_t / Y_{xt/s}; \quad (12)$$

$$dC_{hl}/dt = kg_1 \cdot (C_{h2} - C_{hl}) - Q_{ch4t} - kg_2 \cdot (C_{hl} - C_a); \quad (13)$$

$$dC_{h2}/dt = Q_{ch4ga} + Q_{ch4gh} - kg_1 \cdot (C_{h2} - C_{hl}); \quad (14)$$

где x_t , x_{ga} , x_{gh} (все – моль·литр⁻¹) – соответственно, биомасса метанотрофов, ацетокластических и гидрогенотрофных метаногенов; t (сут) – время; μ_t , μ_{ga} , μ_{gh} (все – сут⁻¹) – соответственно, удельные скорости роста метанотрофов, ацетокластических и гидрогенотрофных метаногенов; s_a (моль·литр⁻¹) – общая концентрация ацетата (во всех формах); s_{na} (моль·литр⁻¹) – концентрация ацетата в неионизированной форме; $[H_2]$ (моль·литр⁻¹) – концентрация молекулярного водорода; C_{hl} , C_{h2} (все – мольС- CH_4 ·литр⁻¹) – соответственно, концентрация CH_4 в верхнем (слой 1) и нижнем (слой 2) слоях болота; Q_{ch4ga} (мольС- CH_4 ·литр⁻¹·сутки⁻¹) – скорость образования CH_4 ацетокластическими метаногенами; Q_{ch4gh} (мольС- CH_4 ·литр⁻¹·сутки⁻¹) – скорость образования метана гидрогенотрофными метаногенами; Q_{ch4t} – (мольС- CH_4 ·литр⁻¹·сутки⁻¹) скорость потребления CH_4 гидрогенотрофными метаногенами. Описания и численные значения различных внешних по отношению к микробоценозу экологических характеристик и других констант см. в табл. 1, кинетических характеристик микробоценоза – в табл. 2., начальные условия и изменяющиеся параметры – в табл. 3.

Таблица 1

Характеристики местообитания и другие константы модели

<i>Параметр</i>	<i>Описание</i>	<i>Значение, принятое в модели</i>	<i>Размерность</i>	<i>Источник</i>
V_1	объём слоя 1 болота	$1.188 \cdot 10^{10}$	Литр	[1]
F_2	сток в болото и с него, слой 2	172800	литр·сутки ⁻¹	[1]
V_2	объём слоя 2 болота	$1.188 \cdot 10^{10}$	Литр	[1]
$D_2=F_2/V_2$	разбавление, слой 2	$1.4552 \cdot 10^{-5}$	сутки ⁻¹	[1]
h	средняя глубина болота	2.5	Метр	[1]
h_1	средняя толщина слоя 1	0.5	Метр	[1]
h_2	средняя толщина слоя 2	0.5	Метр	[1]
x_{in}	концентрация метаногенов в воде, поступающей в болото	0	моль·литр ⁻¹	
s_{in}	концентрация ацетата, в воде, поступающей из другого болота	0.000015	моль·литр ⁻¹	[2]
$[H_2]_{in}$	концентрация водорода, в воде, поступающей из другого болота	0	моль·литр ⁻¹	
K_a	константа ионизации CH_3COOH	0.00003162	моль·литр ⁻¹	[3]
n_c	молярная масса углерода	12	грамм·моль ⁻¹	
b	число часов в сутках	24	часы·сутки ⁻¹	
kg_1	эмпирический коэффициент транспорта между слоем 2 и слоем 1	0.0032	сутки ⁻¹	
kg_2	эмпирический коэффициент транспорта между слоем 1 и атмосферой	80	сутки ⁻¹	
acc	количество ацетата, поступающего в слой 2 при разложении органического вещества	$1.689 \cdot 10^{-5}$	$\frac{\text{моль}}{(\text{литр} \cdot \text{сутки})}$	
hyd	количество H_2 , поступающего в слой 2 при разложении органического вещества	$1.267 \cdot 10^{-4}$	$\frac{\text{моль}}{(\text{литр} \cdot \text{сутки})}$	

Примечания: [1] = [Иванов, 1953: с. 162]; [2] = [Utsumi et al., 1998]; [3] = [Эндрюс, 1981].

Таблица 2

Кинетические характеристики микробоценоза

<i>Параметр</i>	<i>Описание</i>	<i>Значение, принятое в модели</i>	<i>Размерность</i>	<i>Источник</i>
$\mu_{\max,t}$	максимальная удельная скорость роста метанотрофов	0.02	сутки ⁻¹	[4]
μ_{dt}	удельная скорость отмирания метанотрофов	0.001	сутки ⁻¹	
$\mu_{\max,ga}$	максимальная удельная скорость роста ацетокластических метаногенов	0.07	сутки ⁻¹	[5]
μ_{dga}	удельная скорость отмирания ацетокластических метаногенов	0.01	сутки ⁻¹	[6]
$\mu_{\max,gh}$	максимальная удельная скорость роста гидрогенотрофных метаногенов	0.1	сутки ⁻¹	
μ_{dgh}	удельная скорость отмирания гидрогенотрофных метаногенов	0.005	сутки ⁻¹	
$Y_{xga/s}$	число моль произведённой биомассы метаногенов на моль потреблённого ацетата	0.026	моль·моль ⁻¹	[6]
$Y_{CH_4/xga}$	число моль произведённого ацетокластическими метаногенами CH ₄ на моль произведённой биомассы	28.8	моль·моль ⁻¹	[3]
$Y_{xgh/s}$	число моль произведённой биомассы метаногенов на моль потреблённого H ₂	0.0053	моль·моль ⁻¹	[7]
$Y_{CH_4/xgh}$	число моль произведённого гидрогенотрофными метаногенами CH ₄ на моль произведённой биомассы	10	моль·моль ⁻¹	
$Y_{xt/s}$	число моль произведённой биомассы метанотрофов на моль потреблённого метана	0.1274	$\frac{\text{моль}}{\text{моль C-CH}_4}$	[8]
K_i	константа ингибирования метаногенеза ацетатом	0.000667	моль·литр ⁻¹	[3]
K_{sga}	константа полунасыщения для потребления ацетата метаногенами	0.00278	моль·литр ⁻¹	[9]
K_{sgh}	константа полунасыщения для потребления водорода метаногенами	$5 \cdot 10^{-6}$	моль·литр ⁻¹	[6]
K_m	константа полунасыщения для потребления метана метанотрофами	$2.5 \cdot 10^{-6}$	$\frac{\text{моль C-CH}_4}{\text{литр}}$	[7]

Примечания: [4] = [Dedysh and Panikov, 1997]; [5] = [Барнес и Фитцджеральд, 1987]; [6] = [El-Fadel et al., 1996]; [7] = [Grant and Roulet, 2002]; [8] = [Малащенко с соавт., 1988]; [9] = [Калужный с соавт., 1994]; см. также примечание к табл. 1.

Таблица 3

Изменяемые параметры модели и начальные условия

<i>Параметр</i>	<i>Описание</i>	<i>Значение, принятое в модели</i>	<i>Размерность</i>
x_{ga0}	начальная концентрация биомассы ацетокластических метаногенов	0.0005	моль/литр
x_{gh0}	начальная концентрация биомассы гидрогенотрофных метаногенов	0.0001	моль/литр
x_{f0}	начальная концентрация биомассы метанотрофов	0.0005	моль/литр
s_{a0}	начальная концентрация ацетата	0.00001	моль/литр
$[H_2]_0$	начальная концентрация водорода	0.00001	моль/литр
$[H^+]$	концентрация иона водорода	0.00001	моль/литр

Результаты и обсуждение

Важнейшим требованием к математической модели является требование ее адекватности (правильного соответствия) изучаемому реальному объекту относительно выбранной системы его свойств. Под этим прежде всего понимается правильное качественное описание рассматриваемых свойств объекта. Кроме того, в требование адекватности обычно входит и правильное количественное описание этих свойств с некоторой разумной точностью. Однако в областях, еще не подготовленных для применения развитых количественных математических методов, либо в тех областях, где количественные закономерности проявляются не вполне четко (например, в некоторых социальных и биологических науках), математические модели являются, как правило, по необходимости лишь качественными [Мышкис, 2007: с. 12]. Подробное исследование адекватности построенной модели составит предмет будущего исследования, а здесь мы лишь коснемся этого вопроса.

Результаты одного из расчетов по модели (соответствующего параметрам табл. 1, 2 и 3) представлены на рис. 1 и 2. К сожалению, в настоящее время экспериментальных данных о концентрациях метаногенов и метанотрофов в болотах крайне мало. Более того, никогда нет гарантии, что экспериментально были учтены все виды (точнее говоря, априори понятно, что учтены были далеко не все). Поэтому установить адекватность модели по биомассе микроорганизмов пока не представляется возможным.

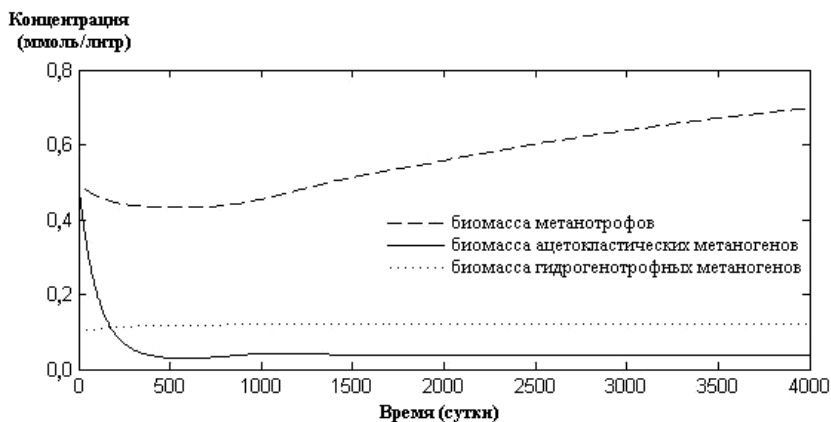


Рис. 1. Результат моделирования динамики биомассы микроорганизмов.

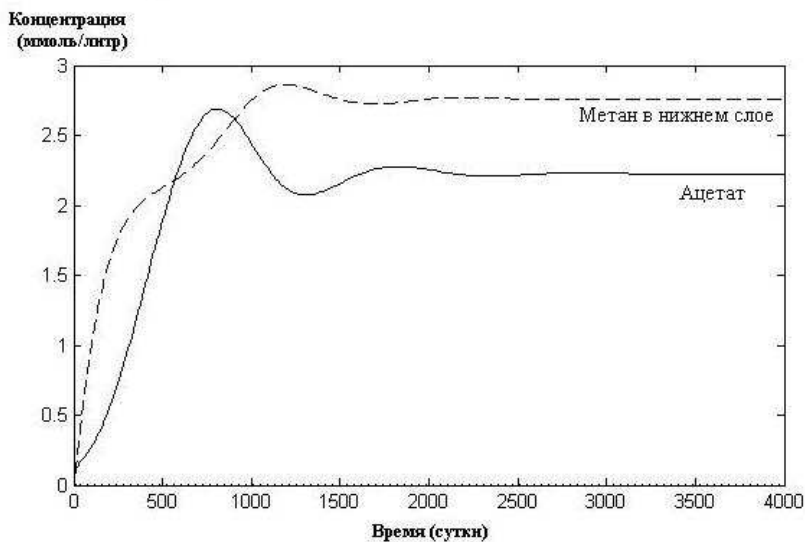


Рис. 2. Результат моделирования динамики ацетата (субстрата) и CH_4 .

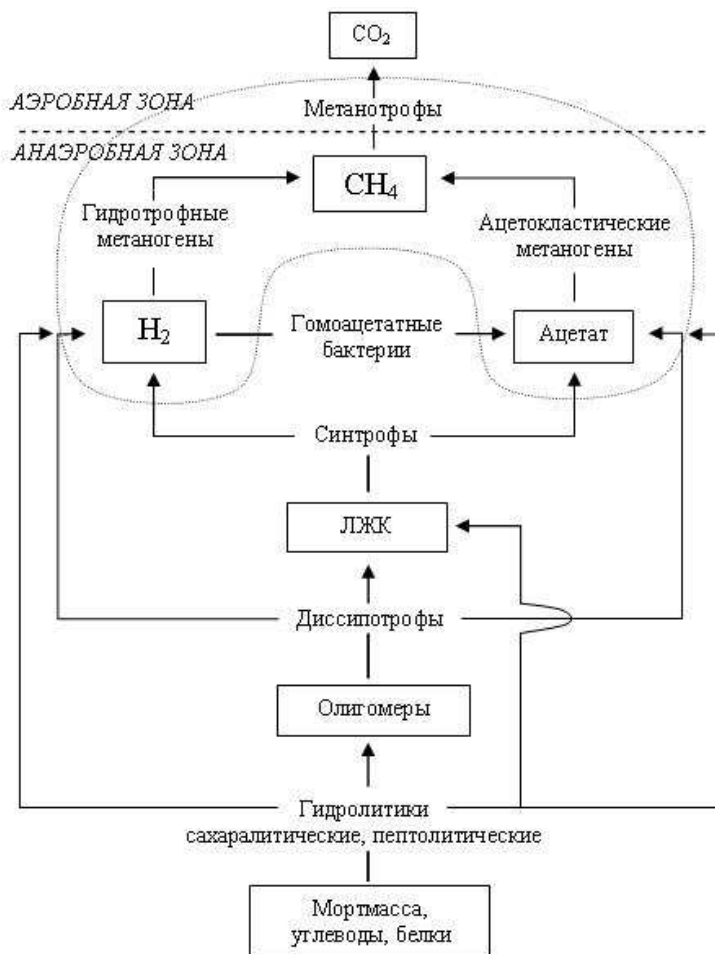


Рис. 3. Образование и окисление CH_4 (по [Заварзин и Колотилова, 2001]). Пунктиром выделена та часть сообщества, жизнедеятельность которой имитируется в нашей модели.

Концентрация метана в анаэробном (нижнем) слое, даваемая моделью (рис. 2), примерно соответствует наблюдаемой в природе. Так, в водах типичного мезотрофного болота южной тайги (Бакcharское болото близ п. Плотниково Бакcharского района Томской обл.) концентрация метана составляла порядка 0.1-1 ммоль/л (на глубине 50-100 см – около 0.6-0.7 ммоль/л) [Glagolev *et al.*, 1999]. На первый взгляд, это несколько меньше, чем дает модель. Однако следует учитывать, что в болоте газ находится не только в растворенном виде, но и в газовой фазе (в пузырьках),

объем которой на глубине 50-80 см составляет (например, для упомянутого выше типичного болота) 5-20% [Glagolev *et al.*, 2000], в среднем можно принять величину 13%. Содержание метана в пузырьках на глубине 50-100 см составляет от 1.1 до 24.6% [Глаголев и Шнырев, 2007], в качестве характерного значения можно принять величину 11.7%. С учетом метана пузырей, используя приведенные выше средние и характерные величины, получаем, что в объеме 1 л содержится в сумме (в жидкой и газовой фазах) около 1.3 ммоль метана, что по порядку величины совпадает с модельным расчетом. Если же использовать не средние, а максимальные наблюдавшиеся величины, то получаем около 2.2 ммоль/л – это уже совсем близко к величине 2.8 ммоль/л, даваемой моделью. К сожалению, по концентрации ацетата подобного хорошего соответствия не наблюдается – в модели получаем около 2 ммоль/л, в то время как измерения *Utsumi et al.*, [1998] дали в 100 раз меньшее значение.

Но общая эмиссия метана с поверхности болота опять довольно хорошо совпадает с тем, что наблюдается в действительности. Согласно расчету, средняя эмиссия составляет немного более $2 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$. Эмиссия порядка единиц $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ действительно чаще всего и наблюдается на мезотрофных болотах, как это было показано в многочисленных исследованиях (см., например, [Glagolev, 1998; Глаголев и Шнырев, 2007; Глаголев и Шнырев, 2008]).

Средняя метаногенная активность в полевых условиях составляла (в зависимости от растительной ассоциации) примерно $0.5\text{-}1 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ [Glagolev, 1998; *Utsumi et al.*, 1998]. Модель дает для суммарного метаногенеза (ацетокластического + гидрогенотрофного) лишь около $0.2 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, т.е. несколько меньше. Однако тут следует учесть, что экспериментальные измерения проводились при более высоком уровне стояния воды, чем это принято в модели, поэтому метаногенная активность в реальности измерялась на глубине не более 30 см, в то время модельные расчеты выполнялись для слоя 50-100 см, а на глубине 30 см задавались аэробные условия. Из-за более низкой температуры более глубоких слоев метаногенез в модели получился меньше, чем в реальности; однако, с учетом вышесказанного, совпадение результатов расчета и наблюдений можно признать удовлетворительным.

Наконец, отметим, что в модели метанотрофами потребляется 34% метана, генерируемого метаногенами. Это находится в очень хорошем соответствии с экспериментальными данными. Действительно, в [Glagolev *et al.*, 2000; Лебедев *с соавт.*, 2005] было показано, что окисляется 35-50% образовавшегося метана (хотя конкретная величина сильно зависит от типа растительной ассоциации и уровня стояния воды).

В заключение отметим, что представленную на суд читателя модель мы ни в коей мере не считаем окончательной, а, напротив, рассматриваем ее в качестве основы для разработки более детальной модели микробного сообщества цикла метана. Для построения последней необходимо выбрать

условную схему этого микробоценоза, отвечающую, по крайней мере, двум требованиям. Во-первых, она полностью должна количественно описывать с микробиологической точки зрения все основные процессы цикла метана, а также сопутствующие им процессы (например, транспорт). Во-вторых, необходимо, чтобы эта схема учитывала влияние микробных популяций друг на друга (к примеру, синтрофные взаимодействия) – так можно проверить, правильны ли наши представления о структуре и интенсивности микробных взаимодействий. Моделей и схем, удовлетворяющих первому требованию, немного, о чём мы упоминали в разд. «Введение». Выполнение второго требования сопряжено с необходимостью получения большого числа трудно определяемых кинетических параметров, поэтому важно не перенасытить модель и соответствующую схему, не сделать их чрезмерно детальными. Такой оптимальной схемой метаногенного микробоценоза нам кажется схема, предложенная Г.А. Заварзиным и Н.Н. Колотиловой ([2001: с. 236]). Эта схема приведена на рис. 3. Построение детальной математической модели, соответствующей указанной схеме, составит предмет будущих исследований.

Благодарности

Авторы благодарны проф. В. Иванову (University of Michigan, США) за плодотворное обсуждение перспектив различных подходов к математическому моделированию эмиссии CH_4 .

Список литературы

Алоян А.Е. 2008. Моделирование динамики и кинетики газовых примесей и аэрозолей в атмосфере. – М.: Наука. – 415 с.

Барнес Д., Фитцджеральд П.А. 1990 // Экологическая биотехнология / Форстер К.Ф., Вейз А.Дж. (ред.) – Л.: Химия. – с. 37-76.

Глаголев М.В. 1999 // «Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования», Материалы конференции. – М.: ГЕОС. – с. 175-177.

Глаголев М.В. 2004 // Болота и биосфера: Сборник материалов Третьей Научной Школы (13-16 сентября 2004 г.). – Томск: Изд-во ЦНТИ. – с. 39-52.

Глаголев М.В. 2006 // «К 100-летию открытия метанотрофии», Труды института микробиологии имени С.Н. Виноградского, Вып. 13. – М.: Наука. – с. 315-341.

Глаголев М.В. 2007 // III Международная конференция «Эмиссия и сток парниковых газов на территории северной Евразии», 4-8 июня 2007: Тезисы докладов. – Пущино. – с. 19-20.

Глаголев М.В., Смагин А.В. 2003 // «Фундаментальные физические исследования в почвоведении и мелиорации», Труды Всероссийской конференции (22-25 декабря 2003 г., Факультет почвоведения МГУ). – М.: ф-т почвоведения МГУ. – с. 172-174.

Глаголев М.В., Шнырев Н.А. 2007. Динамика летне-осенней эмиссии CH_4 естественными болотами (на примере юга Томской области) // *Вестник МГУ, сер. Почвоведение*, №1, 8-15.

Глаголев М.В., Шнырев Н.А. 2008. Летне-осенняя эмиссия CH_4 естественными болотами Томской области и возможности ее пространственно-временной экстраполяции // *Вестник МГУ, сер. Почвоведение*, №2, 24-36.

Ефремов И.В. 2008. Моделирование почвенно-растительных систем. – М.: Изд-во ЛКИ. – 152 с.

Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. 2001. Введение в природоведческую микробиологию. – М.: Книжный дом «Университет». – с. 256.

Иванов К.Е. 1953. Гидрология болот. – Л.: Гидрометеорологическое издательство. – с. 294.

Калужный С.В., Давлятшина М.А., Варфоломеев С.Д. 1994 // *Прикладная биохимия и микробиология*, **30**(2), 204-214.

Кароль И.Л. 1996 // *Метеорология и гидрология*, **11**, 5-12.

Лебедев В.С., Глаголев М.В., Ерохин В.Е., Иванов Д.В. 2005. Изменение изотопных параметров болотных газов при транспорте из очагов генерации в атмосферу (на примере болота в Западной Сибири) // *Геоинформатика*, №2, 34-42.

Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слука З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. 2001. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. – Тула: Гриф и К°. – 584 с.

Малащенко Ю.Р., Синеглазов В.М., Синицын И.В., Мучник Ф.В. 1988. Идентификация параметров и цифровое моделирование процесса непрерывного культивирования искусственной микробной ассоциации на природном газе // *Микробиол. журн.*, **50**(5), 28-30.

Мышкис А.Д. 2007. Элементы теории математических моделей. – М.: КомКнига. – 192 с.

Перт С.Дж. 1978. Основы культивирования микроорганизмов и клеток. – М.: «Мир». – с. 331.

Эндрюс Дж.Ф. 1981 // Математические модели контроля загрязнения воды / А. Джеймс (ред.). – М.: Мир. – с. 321-345.

Arah J.R.M., Stephen K.D. 1998 // *Atmospheric Environment*, **32**, 3257-3264.

Buffiere P., Steyer J.-P., Fonade C., Moletta R. 1995 // *Biotech. and Bioengineering*, **48**, 725-736.

Cao M., Dent J. B., Heal O.W. 1995 // *Glob. Biogeochem. Cyc.*, **9**, 183-195.

Cao M., Gregson K., Marshall S. 1998 // *Atmospheric Environment*, **32**, 3293-3299.

Dedysh S.N., Panikov N.S. 1997 // *Microbiology*, **66**, 476-479.

El-Fadel M., Findikakis A.N., Leckie J.O. 1996 // *Waste Management and Res.*, **14**, 483-504.

Glagolev M.V. 1998 // Global Environment Research Fund: Eco-Frontier Fellowship (EFF) in 1997. - Tokyo: Environment Agency. Global Environment Department. Research & Information Office. p. 79-111.

Glagolev M.V., Belova S.E., Smagin A.V., Golyshev S.A., Tarasov A.L.. 1999. Bubble's mechanism of gas transfer in the wetland soil // Proceedings of the Seventh Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1998. – Tsukuba: Isebu – p. 132-142.

Glagolev M., Uchiyama H., Lebedev V., Utsumi M., Smagin A., Glagoleva O., Erohin V., Olenev P., Nozhevnikova A. 2000. Oxidation and Plant-Mediated Transport of Methane in West Siberian Bog // Proceedings of the Eighth Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1999. – Tsukuba: Isebu. – p. 143-149.

Grant R.F. 1998 // *Soil Biol. Biochem.*, **30**, 883-896.

Grant R.F., Roulet N.T. 2002 // *Glob. Biogeochem. Cyc.*, **16**, 1054, doi:10.1029/2001GB001702.

Lieth H. 1975 // Primary Production of the Biosphere / H. Lieth and R.H. Whittaker (eds.). – New York: Springer-Verlag New York Inc. – p. 237-263.

Smagin A.V., Glagolev M.V. 2001. // Материалы международного полевого симпозиума “Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее” (г. Ноябрьск, 18-22 августа 2001 г.) / Васильев С.В., Титлянова А.А., Величко А.А. (ред.). – Новосибирск: ООО «Агентство Сибпринт». – с. 127-130.

Utsumi M., Uchiyama H., Panikov N.S., Inoue G. 1998 // Proceedings of the Sixth Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1997. – Tsukuba: Isebu. – p. 196-200.

Vavilin V.A., Vasiliev V.B., Rytov S.V., Ponomarev A.V. 1994 // *Biores. Technol.*, **49**, 105-119.

Walter B.P., Heimann M. 2000. // *Glob. Biogeochem. Cyc.*, **14**(3), 745–765.

TO THE MATHEMATICAL MODELING OF MICROBIAL COMMUNITY OF METHANE CYCLE

Sabrekov A.F., Glagolev M.V.

Mathematical model of microbial community of methane cycle was elaborated for conditions of poor fen. The model takes in account the influence of different substrates on activity of microbial populations. Modeled mean CH₄ emission from the surface of mire (2 mgC-CH₄·m⁻²·h⁻¹) corresponds to the experimental data. Methane consumption by methanotrophs (in model) is approximately 34% of methane production by acetotrophic and hydrogenotrophic methanogens. This fact also corresponds with experimental data.