

МОДЕЛЬ РОСТА ЛИГНИНДЕСТРУКТОРНЫХ ОРГАНИЗМОВ ПРИ ИХ СИМБИОЗЕ: ИССЛЕДОВАНИЕ НА ОСНОВЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ БИФУРКАЦИЙ

А.С. Шумилов

к.с.-х.н., старший научный сотрудник, e-mail: anatoliy.sergreevich.shumilov@gmail.com

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Пушино, Россия

Аннотация. Имеющимися научными работами в области микологии показано, что с отходами деревопереработки и сельхозотходами работать экономически выгодно. Следовательно, исследования в этой сфере необходимо развивать и усиливать более сложными моделями, которые работают с организмами – лигнино-деструкторами. Автором предложена модель микробиологического и грибкового разложения лигнина, позволяющая работать с несколькими организмами, субстратами, температурами и кислотностью. Данная модель параметризована и верифицирована для роста вешенки *Pleurotus ostreatus* на древесных субстратах. На вход модель получает кинетические константы скоростей биохимических реакций в организме, а также константы диффузии. Порядок потоков в модели внутри одного организма следующий: синтез ферментов в организме; их диффузия в компост, затем разложение полимеров компоста на мономеры; далее происходит диффузия мономеров в организм. На всех стадиях происходит взаимодействие разных организмов (симбиоз или конкуренция). Была проверена гипотеза о стабильности модели, ранее полученная с помощью математической теории бифуркаций. На основе этого теоретически предсказано, какие значения культивирования дадут лучший результат.

Ключевые слова: модель роста гриба, модель Торнли, лигнинодеструкторы, биотехнологическая модель, вешенки *Pleurotus ostreatus*, организмы – лигнинодеструкторы, математическая теория бифуркаций, инкапсуляция, ферменты.

Введение

Лигнино содержащие подобные отходы – древесные опилки и солома – являются натуральным, биоразлагаемым материалом, который в основном используют при изготовлении бумаги, в строительстве и ремонте, а также в сельском хозяйстве и быту. Сейчас отходы древесной промышленности рассматриваются в том числе как биоматериал для культивирования организмов, например грибов [1, с. 16] и [2, с. 357].

Имеющимися научными работами в области микологии показано, что с отходами деревопереработки и сельхозотходами работать экономически выгодно [3, с. 39].

Однако для развития и ускорения исследований в этой сфере нужны более сложные модели, которые работают с организмами – лигнино-деструкторами.

В табл. 1 представлены существующие модели и их свойства по различным параметрам. Чтобы понять, какие параметры у этих моделей, надо прочитать эти статьи целиком, указать страницу, где сказано, что модель работает с такими параметрами, не получится, таких страниц там много. Потому это оформлено не ссылками на литературу в тексте, а ссылками на литературу в таблице.

На основе представленных данных были выбраны входные параметры, которыми должна обладать разрабатываемая нами модель. Существующие модели (см. табл. 1) имеют свои плюсы и минусы, что не позволяет им комплексно отвечать всем необходимым требованиям и быть использованными в полной мере.

Например, наиболее часто автору встречались модели, которые могли рассчитывать биомассу исследуемого гриба, который рос при разных температурах и кислотностях среды (см. модели 7–11), некоторые модели вместо температуры рассматривали кислотность, но одновременно температуру и кислотность, а также возможность при этом рассматривать несколько организмов и их разные отношения ни одна модель из увиденных автором не могла.

Таблица 1. Сравнение грибных потоковых моделей, работающих с труднорастворимыми субстратами

Существующие модели	Характеристики моделей					
	Учёт рН	Учёт Т	Расчёт биомассы	Учёт кинетики	Есть ли Содружество разных организмов?	Возможность изменения модели другим исследователями
1. Ma, Li. et al. [4]	–	+	–	–	–	–
2. Jung, Yun et al. [5]	–	–	–	+	–	–
3. Mahomoodally, Gu-ib-Fakim et al. [6]	–	–	–	–	–	–
4. Jung, Yun et al. [5]	–	–	–	–	–	–
5. Liang, Leona–d et al. [7]	+	+	–	–	–	–
6. Xiong, Liu et al. [8]	–	+	–	+	–	–
7. Kemanian and Stöckle [9]	–	+	+	+	–	–
8. Spokas, Veneman et al. [10]	–	+	+	+	–	–
9. Drake, Darby et al. [11]	–	+	+	+	–	–
10. Michel, G-ulke et al. [12]	–	+	+	+	–	–
11. Yu, Ahrens et al. [13]	–	+	+	+	–	–
12. McGill, Hunt et al. [14]	+	–	+	+	–	–
13. Huang, Guenet et al. [15]	+	–	–	+	–	–

Примечание: кислотность – рН, температура – Т, биомасса – bt, кинетика ферментативных реакций, симбиоз – s, простота работы для исследователей – res. Знаками «+» и «–» показано, соответственно, наличие или отсутствие учёта какого-либо параметра в существующей модели

Целей работы было две, биотехнологическая и математическая, и они связаны через поиск оптимальной стратегии выращивания гриба.

Биотехнологической целью данной работы являлось создание модели микробиологического и грибного разложения лигнина вешенкой, позволяющей работать с несколькими побочными организмами, субстратами, температурами и кислотностями, которая в перспективе может быть преобразована для других целей или объектов.

Для достижения цели была поставлена задача создать модель, которая:

1. Может работать сразу с широким кругом организмов и спектром биотехнологических методик.
2. Учитывает температуру, кислотность и влияние размера мицелия на процессы внутри него.
3. Была бы доступна для доработки тем, кто не владеет методами программирования.

Математической целью являлась проверка формулы устойчивости системы, полученной из математической теории бифуркаций. В источнике [3] исследована устойчивость уравнений системы, а вернее, исследовалось, как реагирует мицелий на изменение параметра A_m . Делается вывод, что система наиболее устойчива близ прямой $w_m = w_m^0 + A_m$. Мы хотим проверить этот вывод через постановку цифровых экспериментов в нашей модели. Кроме того, не совсем ясен физический смысл параметра A_m , мы также хотим уточнить этот смысл.

1. Материалы и методы

Субстраты и объекты. В качестве основного объекта исследования был взят съедобно-целебный базидиальный ксилосапротроф вешенка (*Pleurotus ostreatus*). В качестве среды для роста была взята лигниносодержащая среда (опилки лиственных деревьев и солома) фракцией 1–30 мм. Своих натуральных экспериментов пока не производилось, возможно, что эта статья поможет в будущем проверить модель на практике. В источнике данной методики был указан штамм вешенки (штамм НК-35, но марка опилок и точные характеристики соломы, не указаны, сказано лишь, что это солома овса).

Для разработки необходимой модели выбрана методика с микробиологической подготовкой субстрата, суть которой основывалась на гипотезе, что внесённая заранее микрофлора повышает способность гриба бороться с патогенами. В качестве такого «помощника» по борьбе вешенки с патогенными микроорганизмами (*Trichoderma pleurotum* или *Trichoderma pleuroticola*) был использован вид грамположительных, спорообразующих почвенных бактерий *Bacillus cereus*, которые являются продуцентом антибиотиков широкого спектра действия [16, с. 13] и [17, с. 179]. Лигнин компоста разлагался базидиальными грибами и бациллами с накоплением фенольных соединений, избыток которых препятствует нормальному росту и развитию триходермы и помогает развитию грибов [18, с. 97]. К ранее учтённым сахарам в модели Вигонта [19, с. 378] в качестве абстрактного субстрата роста добавлен лигнин. Его характеристики можно ввести в модель вручную, в зависимости от имеющегося под рукой источника лигнина.

2. Алгоритмы моделирования

Обсудим общую парадигму имитации в соответствии с задачами исследования, описав *концептуальную модель* из пяти стадий:

1. Эндогенный синтез ферментов.
2. Диффузия ферментов из гриба в среду его роста (например, описанные выше опилки).
3. Воздействие ферментов на среду роста (например, опилки) и превращение полимеров, находящихся в среде роста гриба, в мономеры и олигомеры.
4. Диффузия образовавшихся мономеров обратно в организм.
5. Рост и развитие организма.

Первые три стадии были имитированы с помощью потоковых уравнений. Четвёртая и пятая стадии уже были воплощены ранее в модели Вигонта [19, с. 380].

Стадия 1. Синтез ферментов грибом. Чем больше масса гриба, тем больше он способен выделить ферментов W_{ferm} в окружающую среду. В представленной модели гриб вырабатывает ферменты лигниназу и целлюлазу, которые разлагают лигнин и целлюлозу соответственно.

Выделение ферментов грибом зависит напрямую от массы через коэффициент «массовая доля фермента» W_f . Также на выделение ферментов влияют температура и кислотность, описанные через редуцирующие коэффициенты pH_f и T_f (1):

$$W_{ferm} = w_f \times W_m \times pH_f \times T_f \quad (1)$$

Стадия 2. Диффузия ферментов из гриба в компост. Выделившиеся ферменты – лигниназа и целлюлаза – должны диффундировать в окружающую гриб среду (дерево или опилки). Терминологически расширим область понятий для W_{ferm} . Когда эта величина относится к грибу (Fungi), мы используем обозначение W_{fermA} , а применительно к среде роста гриба, который микроорганизмами превратился в компост, величина по своему обозначению превратится в W_{fermC} (вес фермента в компосте – Compost).

Изменение массы фермента во времени dW_{fermC}/dt будет зависеть от изменения массы субстрата S_g и от двух параметров: температурного коэффициента K_t и эффективной площади MC_{seff} (2) – (4).

$$\frac{dW_{fermC}}{dt} = \frac{dS_g}{dt} K_t \times MC_{seff}, \quad (2)$$

$$K_t = K_0 \times \exp^{-\frac{GH}{T}}, \quad (3)$$

$$MC_{seff} = \frac{S_{q_0} \times S_q}{S_{q_m} + S_{q_c}}, \quad (4)$$

где S_{q_M} – площадь организма, S_{q_c} – площадь компоста.

С помощью параметра «площадь компоста» можно учесть сразу несколько видов древесного компоста, а потом использовать средневзвешенное содержание лигнина в них, что упрощает расчёт.

После диффузии в компост начинается процесс его растворения ферментом.

Для отражения зависимости скорости ферментативных реакций от температуры и кислотности – используем теоретические данные (формулы Аррениуса и кинетические уравнения Фурсовой [20, с. 329]), которые мы здесь не приводим в виду их доступности в литературе.

Стадия 3. Разложение лигнина среды роста ферментом. Разложение основано на уравнении Михаэлиса (5)

$$v = \frac{s \times K_{cat} \times E_0}{K_M + s}, \quad (5)$$

где v – скорость разложения, s – количество субстрата (в нашем случае – древесины), K_{cat} – количество древесины, которую способна разложить одна единица фермента, E_0 – количество «единиц» фермента, K_m – константа Михаэлиса.

Мы усложнили данную формулу впоследствии через процедуры параметризации и валидации целой модели, а не отдельных формул, проверив корректность такого усложнения. Формула была усложнена в числителе. Как и в прошлой формуле, здесь были введены температурная и кислотная поправки pH_d и T_d (индекс d – от английского *Degradation*). Умножим уже имеющуюся скорость v на наши коэффициенты и на объём компоста V_c (6):

$$v_1 = v \times pH_d \times T_d \times V_c. \quad (6)$$

При этом

$$V_{max} = K_0 \times C_{fc} \times K_{er}, \quad (7)$$

где K_0 – кинетическая константа скорости ферментативной реакции, C_{fc} – концентрация фермента в компосте, K_{er} – ошибка параметризации, которая в этой части модели колеблется от 0,6 до 0,9.

Скорость разложения целлюлозы v_c зависит от того, насколько она разрушается без лигниновой оболочки v_{c_0} , и оттого, насколько уже разрушена её лигниновая оболочка. Коэффициент разложения лигниновой оболочки Sh_{lyg} рассчитывается как доля разложенного лигнина $S_{cgl_{ygmom}}$ от всей массы лигнина $S_{cgl_{ygpol}}$ (8) – (9):

$$Sh_{lyg} = \frac{S_{cgl_{ygmom}}}{S_{cgl_{ygmom}} + S_{cgl_{ygpol}}}, \quad (8)$$

$$v_c = Sh_{lyg} \times v_{c_0}. \quad (9)$$

3. Результаты исследования (моделирования)

3.1. Результаты в рамках биотехнологической цели

Параметризация без введения режима пастеризации. Для того чтобы моделировать внутри схемы DFBA (фоновый динамический анализ баланса потоков) два потока веществ для трёх организмов, изначально возникла необходимость верификации всех потоков веществ для одного организма – для модельного организма оригинальной модели Торнли. Результаты параметризации представлены в табл. 2.

В связи с тем, что для упрощения поиска данных к вешенке мы применили порядковую аналогию, о которой мы говорили выше, часть данных была заимствована из статьи Торнли [19, с. 379]. Дальнейшие цифровые эксперименты показывают, что аналогия была верной и модель соответствует экспериментальным данным.

Таблица 2. Параметризация модели

Наименования	Значения	Обозначения	Ссылки
Масса компоста	2 кг	m_c	[21, с. 12]
Вес организма	Вешенка – 8 г Триходерма – 1 г Бацилла – 8 г	m_{org}	[21, с. 12]
Массовая доля фермента в организме	0,0001	W_f	[22, с. 42] ¹
Константа пропорциональности диффузии потока из мицелия в компосте	0,0002	Z_{fm}	[23, с. 56], [24, с. 81]
Массовая доля целлюлозы и лигнина в компосте	Целлюлоза – 50 % Лигнин – 20 %	w_c	[25, с. 173]
Зависимость W_f от pH	Колоколообразная кривая	pH_f	[22, с. 42]
Зависимость W_f от T		T_f	
Изменение работы фермента от pH		pH_d	
Зависимость работы фермента от T		T_d	
Зависимость диффузии от T	Зависит от $K_0 = 0,7421$, $G_h = -7,46$	K_0, G_h	[26, с. 219], [27, с. 7591]
Объём изначально существующего в системе организма	см ³	V_o	[21, с. 12]
Ошибка, которую мы получаем, используя литературные данные для гриба вешенки	790	K_{er}	[8, с. 436]
Константа деполимеризации	Для лигнина: $0,95 \times 100 \times 10$, для целлюлозы: 1 900 000	K_{p_0}	[20, с. 332], [24, с. 81]

¹Необходимо учитывать, что в данной статье количество фермента указывается в международных единицах, которые не равны массе или объёму самого фермента

В нашем случае субстратные колебания выходят дальше за критическое значение теоретической прямой, параллельной оси абсцисс – Sm_{crit} [19, с. 380]. Происходит это из-за эффекта накопления субстрата в связи с работой ферментов гриба. В модели Торнли такого эффекта не наблюдалось, так как поступление мономеров было постоянным и равномерным. К тому же посевная масса мицелия у Торнли была ниже, чем стабильная масса мицелия.

Для исследования изменения поступления мономеров рассмотрим два графика. Первый график (рис. 1) показывает диффузию лакказы из мицелия в субстрат. Второй график (рис. 2) демонстрирует процесс деполимеризации целлюлозы.

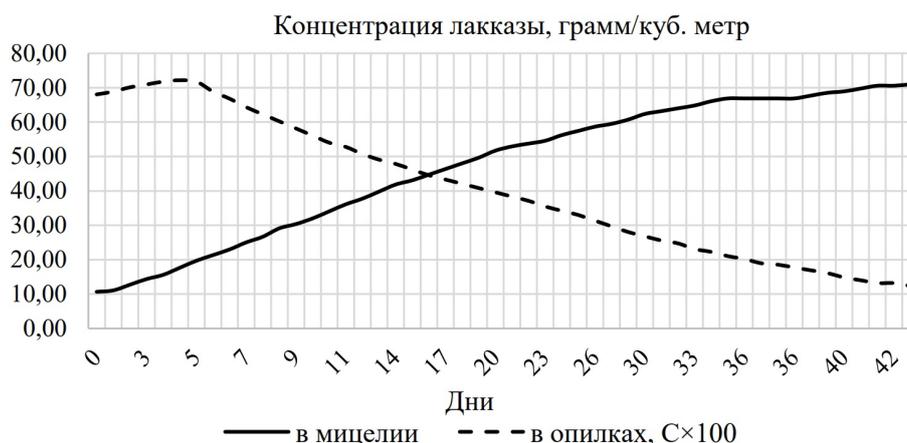


Рис. 1. Концентрация ферментов

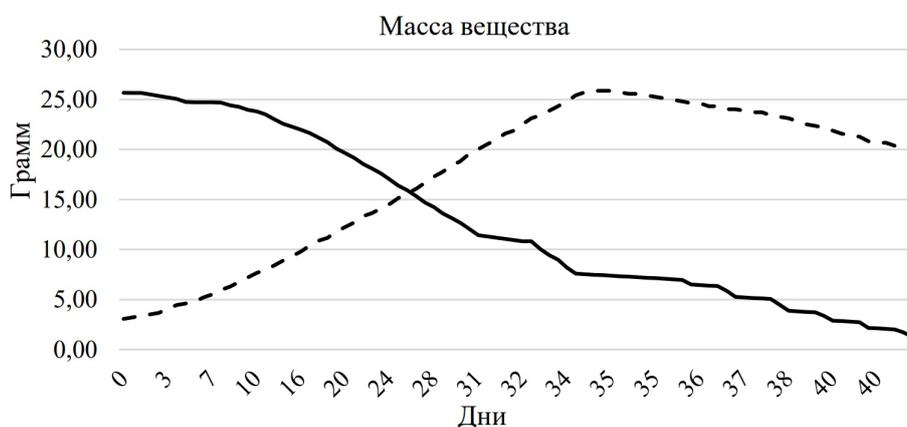


Рис. 2. Концентрация субстратов

Верификация модели с пастеризацией. Представленная модель была верифицирована по первой точке сбора спорофоров в эксперименте Анненкова, которая, с учётом пастеризации, имела место приблизительно спустя 800–850 ч после начала эксперимента. При этом на данных из модели Торнли было получено *в три раза большее количество спорофоров*, чем было в эксперименте Анненкова.

Дополнительно был учтён механизм инкапсуляции – уменьшения метаболизма старых гифов, в следствие чего получена параметризованная интегральная модель (рис. 3).

На правом нижнем графике показано снижение биомассы гриба. На левом нижнем графике представлена концентрация лигнина, умноженная на 100.

3.2. Результаты в рамках биотехнологической цели

В источнике [28] сделан вывод, что система наиболее устойчива близ прямой $w_m = w + A_m^0$. При проверке данного положения у нас получилось два вида ответов системы в виде изменения w_m в ответ на повышение A_m . Эти два вида приведены

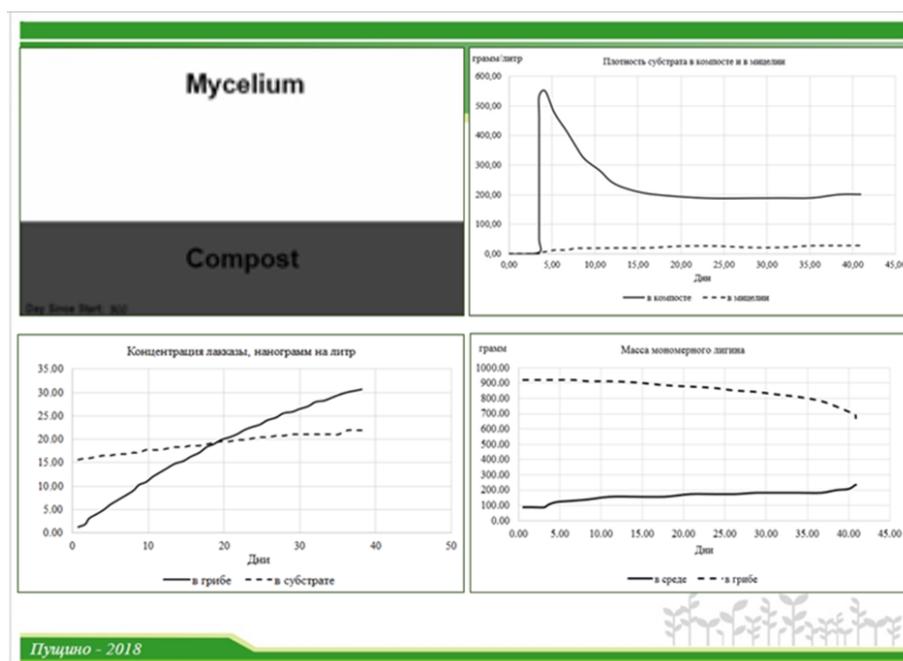


Рис. 3. Скриншот моделирования для случая предварительной микробиологической пастеризации

далее в виде схематических графиков, в обоих из них мы построили для графиков линии тренда $y = kx + b$, на обоих видах графиков мы наблюдаем подтверждение положительной взаимосвязи между W_m от A_m . В первом виде графиков на примере, полученном для изначально взятого мицелия $W_m^0 = 10$ грамм, мы наблюдаем, что линия тренда соответствует источнику [28], отсекая на оси ординат число, близкое к 10, и степень аппроксимации в целом показывает удовлетворительные результаты для упрощения кривой до прямой (рис. 4).

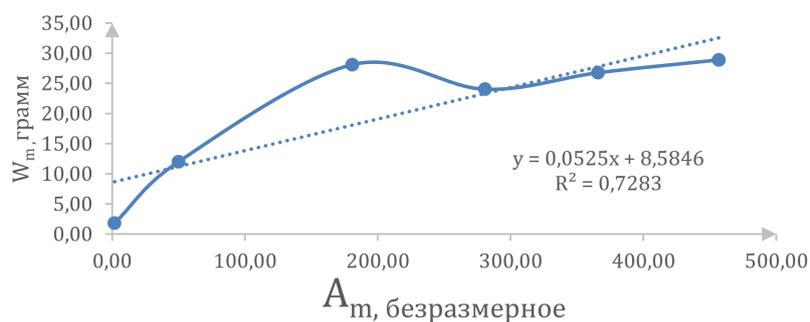


Рис. 4. Зависимость W_m от A_m для $W_m^0 = 10$ г, для 2000 ч моделирования

Второй вид графиков, который создан на в два раза больших модельных временах, не удовлетворяет параметрам линейной регрессии (рис. 5).

На обоих графиках мы видим «горб» в районе $A_m = 190$.

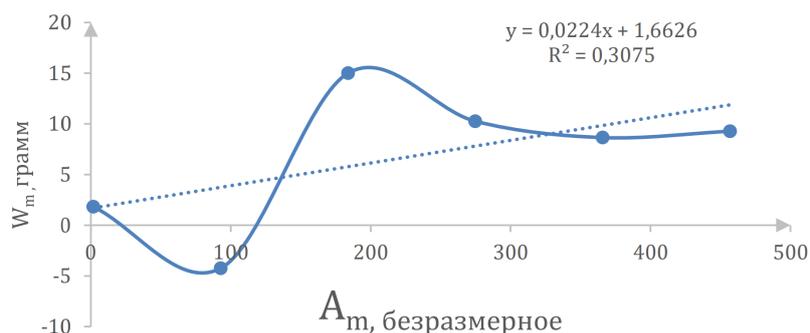


Рис. 5. Зависимость W_m от A_m для $W_m^0 = 10$ г, для 4000 ч моделирования

4. Обсуждение результатов

4.1. Обсуждение результатов в рамках биотехнологической цели

При рассмотрении результатов проведено обсуждение двух тезисов:

1. Насколько перспективна предложенная модель?
2. Переход от биотехнологии к экологии.

Для того чтобы представленная модель смогла работать с разными видами организмов, было использовано достаточно простое и неспецифическое ядро Торнли [23, с. 56] и [25, с. 174].

Изначально модель Торнли к тому же была аппроксиматической — т. е. являлась такой моделью, в которой нельзя достичь роста общей массы мицелия больше некоторого объёма.

Также не добавляет специфичности модели то, что используется параметр эффективной площади вкупе со средним содержанием лигнина в субстрате. В этом смысле данная модель может использоваться для получения неких быстрых теоретических выводов, можно ли вообще использовать какие-то организмы вместе, точных размеров предсказанного продукта можно не получить.

Кроме того, для моделирования необходимо знать точно, на каких параметрах какая максимальная масса может получиться. Максимальную массу, отличающуюся от уже имеющейся на практике в сторону увеличения, на модели получить нельзя. В ходе выполнения работы было выявлено, что при параметризации модели выходной результат — масса мицелия гриба — иногда достигает предельного значения низкой массы — свойство аппроксимизации изначальной модели Торнли.

Формула (9) не учитывает геометрическое строение частиц разлагаемого субстрата.

Однако все эти проблемы — эффективная площадь, средняя концентрация лигнина в субстрате и аппроксимация массы, отсутствие учёта геометрического строения частиц — могут стать плюсами при ином применении. В этом смысле полезно будет попробовать применить данную модель под экологические системы, в которых общая биомасса отдельных пищевых ступеней экологической пирамиды ограничена нижними и верхними ступенями.

У авторов статьи уже есть алгоритмы для создания модели, которая применима для описания процесса влияния грибов на цикл процессов, происходящих в почве

под их воздействием (N, P, C). В свою очередь, необходимо отметить, что и почва, благодаря своим биогеохимическим свойствам, влияет на растения, в том числе на грибы, на протяжении всего времени своего существования, в первую очередь предоставляя растительным сообществам питательные вещества вследствие их рециркуляции.

Такие механизмы происходят в результате смены растительных покровов и типов почв, движущей силой которого будет выступать не растительное наземное сообщество, как в классических научных исследованиях, а микробиологическое сообщество и сообщество высших грибов в почве под этими растительными сообществами.

4.2. Результаты в рамках математической цели

Мы проверяем, получится ли повторить прямую линию, регрессию зависимости A_m от W_m , которые были получены в источнике [28]. Внизу представлены два графика, один из которых похож на данный.

На обоих графиках мы видим «горб» в районе $A_m = 190$. Мы связываем это с разным результатом растворения компоста грибом на разных расстояниях вокруг самого гриба.

Гриб вокруг себя «разжижает» компост, чтобы потом легче его впитать. Для этого он должен выбросить в окружающую среду ферменты. Гриб может выбросить в среду ограниченное количество ферментов. A_m можно представить как разрешённый радиус, в который гриб выбрасывает ферменты. Чем больше A_m , тем больше радиус. Кратковременно назовём A_m радиусом выброса ферментов.

Пусть три разных гриба массой $W_m^0 = 10$ г выбрасывают ферменты, предположим, в количестве 10 микрограмм, в слой слизи в 2 мл объёмом, и они делают это каждый в свой радиус. Это будет три возрастающих в данном ряду радиуса $A_{m_1} = 0,1$ мм, $A_{m_2} = 2$ мм, $A_{m_3} = 7$ мм.

Первый радиус слишком маленький для 2 мл ферментов, второй – оптимальный, а третий – слишком большой. Это означает, что в первом случае ферменты могли бы растворить больше компоста, но у них не было такой возможности. Во втором случае ферменты растворили весь компост в своём радиусе действия. В третьем случае ферменты были разбросаны по слишком большому радиусу, 2 мл вокруг 10-граммового гриба не смогли разойтись по радиусу 7 мм так, чтобы растворение было достаточным.

Мы предположили, что у нас есть три радиуса, три случая. Раз в первом и третьем случае растворение было недостаточным, то гриб впитал меньше питательных веществ, потому меньше вырос, т. е. в первом и третьем случае параметр W_m меньше, что видно на рис. 6.

Но на рис. 5 мы видим, что перед «горбом» на 190 есть «впадина». Это может быть связано с увеличением времени эксперимента.

Уже к 2500 ч прирастает большее количество мицелия, чем ранее к 2000 ч. Это означает, что нужно больше энергии на поддержку массы мицелия, тем более что в середине мицелия все припасы уже давно израсходованы и мицелий получает припасы на периметре. Площадь мицелия растёт быстрее, чем периметр, и потому

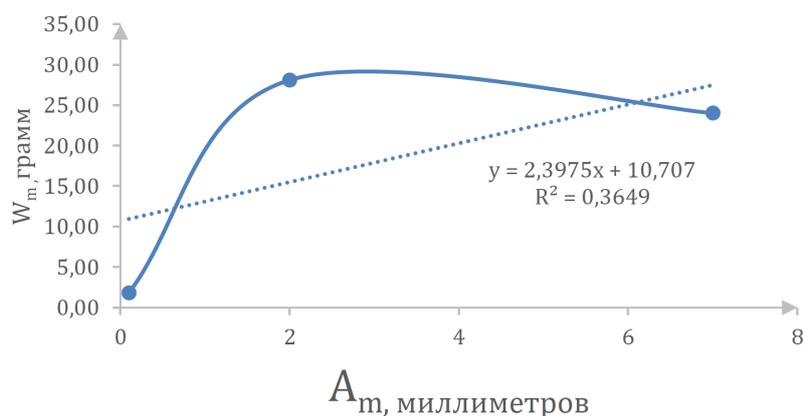


Рис. 6. Предположительная примерочная зависимость W_m от A_m для $W_m^0 = 20$ г, для 3000 ч моделирования

при увеличении радиуса гриба на самом деле будет уменьшаться относительное количество фермента, который может выбросить гриб в окружающую среду. То есть если гриб массой 10 г может выбросить 10 микрограмм фермента, то гриб массой 30 г уже не сможет выбросить 30 микрограмм, а сможет только, скажем, выбросить 15 микрограмм из-за увеличения трат на внутреннюю часть мицелия. Такое большое время поедания грибом старых запасов случается потому, что древесина, опилки, солома – достаточно медленно перевариваемые живыми системами продукты.

Как мы видели, оптимальные условия для роста мицелия для случая 2000 ч – это как раз таки «средние» значения A_m . Для большего времени у нас наблюдается энергодефицитное состояние: запасы у старого, изначально занесённого мицелия, израсходуются, и новая часть гриба начинает кормить старую. Чем лучше растёт мицелий, тем быстрее мы будем входить в энергодефицитное состояние.

Оттого получается, что те радиусы ферментативного распыливания, минимальный и максимальный, которые раньше давали прирост конечного мицелия на 2000 ч больше, на 3000 ч и выше наоборот позволяют за счёт меньшей скорости роста мицелия медленнее войти в энергодефицитное состояние.

Это позволяет мицелию дожидаться эффекта инкапсулирования, который предусмотрен в модели – со временем старые гифы начинают меньше взаимодействовать со средой, впадают в некую «гибернацию».

Таким образом, мы имеем три ситуации по скорости роста мицелия от минимальной к максимальной:

1. Если мицелий будет расти слишком медленно, то он не успеет переместиться на новое место кормления до того, как израсходует всю еду на старом месте кормления.
2. Если мицелий будет расти слишком быстро, внутренняя его часть не успеет перейти состояние инкапсуляции, затраты на внутреннюю часть вырастут, гриб перестанет выделять наружу ферменты и в конце концов начнёт погибать.
3. И только золотая середина позволит успеть перейти на новый участок кормления и одновременно не расти настолько быстро, чтобы новая часть мицелия вырастала раньше, чем инкапсулировалась старая.

Заключение

Несмотря на некоторые минусы, биотехнологическая методика работы с вешенкой на основе манипулирования кислотностью и температурой и разработанная на этой основе модель являются легко применимыми и могут быть взяты в работу биологами, а при необходимости изменены под другие объекты или дополнены даже в случае, если учёный не обладает навыками программирования и глубоким знанием высшей математики.

Свойства предложенной биотехнологической модели, а именно возможность отследить влияние кислотности и температуры на конечную биомассу, в особенности свойство замедлять метаболизм в процессе инкапсуляции могут иметь практическое применение в текущих исследованиях различных авторов, а также будут применены в будущем математическом исследовании авторов данной работы.

Уже сейчас можно предположить, что, скорее всего, будет необходимо отдельно ввести несколько новых категорий субстратов, что можно сделать довольно легко в среде AnyLogic. Таким образом, для получения более детальной модели необходимо проведение дальнейшего исследования, в котором будут установлены более точные параметры выращивания грибов. Для этого было бы желательно пригласить к соавторству микологов и биотехнологов. Также автор планирует использовать модель алгоритмов влияния грибов на сукцессию, для чего можно запросить помощь экологов.

Найденная теория «золотой середины» для параметра A_m может быть применена для анализа роста экологических сообществ и смены видов растений и грибов, т. е. с помощью этой модели можно моделировать сукцессии. В литературе нами не было найдено достаточно чётких теорий о том, как смена грибов вызывает изменения в почве и как эти изменения влияют на смену поколений растений в сукцессии. Теория «золотой середины» может быть применена и к развитию экологических сообществ: этапу сукцессии грибов, который может начинаться, скажем, на изменчивом рельефе в низинах или наоборот, на верхах, нельзя распространяться слишком быстро или медленно, для всего должны быть свои оптимальные критерии, сукцессия грибов не может слишком быстро или медленно менять свой субстрат-почву.

Литература

1. Комин П.А. Искусственное выращивание гриба шиитаке (*lentinula edodes* (berk.) pegler) на хвойных опилках // Вестник КрасГАУ. 2016. № 11. С. 15–19.
2. Mayuzumi Y., Mizuno T. III. Cultivation methods of maitake (*Grifola frondosa*) // Food Reviews International. 2006. Vol. 13, No. 3. P. 357–364.
3. Минаков Д.В. Культивирование *Grifola frondosa* на субстрате с березовыми опилками // Техника и технология пищевых производств. 2016. Т. 40, № 1. С. 39–45.
4. Ma Y., Li X., Fu Z., Zhang L. Structural design and thermal performance simulation of shade roof of double-slope greenhouse for mushroom-vegetable cultivation // International Journal of Agricultural and Biological Engineering. 2019. Vol. 12, No. 3. P. 126–133.

5. Jung K.H., Yun J.W., Kang K.R., Lim J.Y., Lee J.H. Mathematical model for enzymatic production of fructo-oligosaccharides from sucrose // *Enzyme and microbial technology*. 1989. Vol. 11, No. 8. P. 491–494.
6. Mahomoodally M.F., Gurib-Fakim A., Subratty A.H. A kinetic model for in vitro intestinal uptake of L-tyrosine and D (+) glucose across rat everted gut sacs in the presence of *Momordica charantia*, a medicinal plant used in traditional medicine against diabetes mellitus // *Journal of Cell and Molecular Biology*. 2004. No. 3. P. 39–44.
7. Liang Y., Leonard J.J., Feddes J.J., McGill W.B. A simulation model of ammonia volatilization in composting // *Transactions of the ASAE*. 2004. Vol. 47, No. 5. P. 1667–1680.
8. Xiong Z., Liu W., Zhou L., Zou L., Chen J. Mushroom (*Agaricus bisporus*) polyphenoloxidase inhibited by apigenin: Multi-spectroscopic analyses and computational docking simulation // *Food Chemistry*. 2016. No. 203. P. 430–439.
9. Kemanian A.R., Stöckle C.O. C-Farm: A simple model to evaluate the carbon balance of soil profiles // *European Journal of Agronomy*. 2010. Vol. 32, No. 1. P. 22–29.
10. Spokas L.A., Veneman P.L.M., Simkins S.C., Long S.C. Performance Evaluation of a Constructed Wetland Treating High-Ammonium Primary Domestic Wastewater Effluent // *Water environment research*. 2010. Vol. 82, No. 7. P. 592–600.
11. Drake J.E., Darby B.A., Giasson M.-A., Kramer M.A., Phillips R.P., Finzi A.C. Stoichiometry constrains microbial response to root exudation—insights from a model and a field experiment in a temperate forest // *Biogeosciences*. 2013. Vol. 10, No. 2. P. 821–838.
12. Michel Jr, Grulke E.A., Reddy C.A. A kinetic model for the fungal pellet lifecycle // *AICHe journal*. 1992. Vol. 38, No. 9. P. 1449–1460.
13. Yu L., Ahrens B., Wutzler T., Schrumpf M., Zaehle S. Jena Soil Model (JSM v1. 0; revision 1934): a microbial soil organic carbon model integrated with nitrogen and phosphorus processes // *Geoscientific Model Development*. 2020. Vol. 13, No. 2. P. 783–803.
14. McGill W.B., Hunt H.W., Woodmansee R.G., Reuss J.O. Phoenix, a model of the dynamics of carbon and nitrogen in grassland soils // *Ecological Bulletins*. 1981. No. 33. P. 49–115.
15. Huang Y., Guenet B., Ciais P., Janssens I.A., Soong J.L., Wang Y., Goll D., Blagodatskaya E., Huang, Y. ORCHIMIC (v1. 0), a microbe-mediated model for soil organic matter decomposition // *Geoscientific Model Development*. 2018. Vol. 11, No. 6. P. 2111–2138.
16. Анненков Б.Г., Азарова В.А. Использование *Vacillus cereus* в создании качественных избирательных субстратов для интенсивного культивирования вешенки обыкновенной // *Дальневосточный аграрный вестник*. 2008. No. 2 (6). С. 10–18.
17. Довженко Л.В. Биотехнологический потенциал бактерий рода *Vacillus* // *Современные достижения фармацевтической науки и практики*. 2019. С. 179–181.
18. Мун Т.Х. Микробиологический метод агротехники. Хабаровск: Стат. управление, 2004.
19. Вигонт В.А., Миронычева Е.С., Топаж А.Г. Модификация модели роста грибов Чантера–Торнли и её анализ средствами многоподходного имитационного моделирования // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2015. Т. 7, № 2. С. 375–385.
20. Фурсова П.В., Надежина О.С., Лаврова А.И., Кадималиев Д.А., Ризниченко Г.Ю. Математическая модель функционирования лакказы внеклеточного лигнолитического комплекса гриба *Ranus Tigrinus*. PH зависимость работы фермента // *Математика. Компьютер. Образование. МКО*. 2007. Т. 2. С. 327–334.
21. Анненков Б.Г., Азарова В.А. Методика совмещения процессов интенсивного культивирования вешенок в стеклбанках и наработки субстратного инокулюма для экстенсивного грибоводства // *Дальневосточный аграрный вестник*. 2008. № 4(8). С. 10–15.

22. Pal S., Sinha P., Bose S. Production of Laccase from *Pleurotus sajor (caju)* in liquid state fermentation and study of degradation of Polycyclic Aromatic Hydrocarbon // *The journal of bioprocess technology*. 2014. No. 100. P. 462–487.
23. Chanter D.O., Thornley J.H. Mycelial M. Growth and the initiation and growth of sporophores in the mushroom crop: a mathematical model // *Microbiology*. 1978. Vol. 106, No. 1. P. 55–65.
24. Chanter D.O. Harvesting the mushroom crop: a mathematical model // *Microbiology*. 1979. Vol. 115, No. 1. P. 79–87.
25. Гагарина И.Н., Ботуз Н.И., Горьков А.А., Козина Н.С. Переработка соломы овса // *Теоретические и прикладные аспекты современной науки*. 2014. № 5-1. С. 173–175.
26. Canzano S., Iovino P., Leone V., Salvestrini S., Capasso S. Use and misuse of sorption kinetic data: A common mistake that should be avoided // *Adsorption Science & Technology*. 2012. Vol. 30, No. 3. P. 217–225.
27. Hubbe M.A., Azizian S., Douven S. Implications of apparent pseudo-second-order adsorption kinetics onto cellulosic materials: A review // *BioResources*. 2019. Vol. 14, No. 3. P. 7582–7626.
28. Володченкова Л.А., Гуц А.К. Анализ роста мицелия на основе модели Чантера–Торнли // *Математические структуры и моделирование*. 2020. № 1 (53). С. 77–81.

MODEL OF GROWTH OF LIGNIN-DEGRADING ORGANISMS DURING THEIR SYMBIOSIS: A INVESTIGATION BASED ON THE MATHEMATICAL THEORY OF BIFURCATIONS

A.S. Shumilov

Ph.D.(Agricultural Sciences), Senior Researcher,
e-mail: anatoliy.sergreevich.shumilov@gmail.com

Institute of Physico-Chemical and Biological Problems of Soil Science, Pushchino, Russia

Abstract. Available scientific works in the field of mycology have shown that it is economically profitable to work with wood processing waste and agricultural waste. Therefore, research in this area needs to be developed and strengthened with more complex models that work with lignin-degrading organisms. In this article, the author proposes a model for the microbiological and fungal decomposition of lignin, which allows working with several organisms, substrates, temperatures and acidity. This model is parameterized and verified for the growth of oyster mushroom *Pleurotus ostreatus* on woody substrates. As input, the model receives kinetic rate constants of biochemical reactions in the body, as well as diffusion constants. The order of flows in the model within one organism is as follows: synthesis of enzymes in the body; their diffusion into the compost, then the decomposition of compost polymers into monomers; then diffusion of monomers into the body occurs. At all stages, interaction between different organisms occurs (symbiosis or competition). The model is parameterized and verified. A new theoretical biotechnological method of working with oyster mushrooms, based on the manipulation of acidity and temperature, can be easily applied in practice and, if necessary, modified or supplemented, depending on the tasks, by biologists unfamiliar with programming and higher mathematics.

Keywords: fungal growth model, Thornley's model, lignin destructors, biotechnological model, oyster mushrooms *Pleurotus ostreatus*, organisms – lignin destructors.

Дата поступления в редакцию: 28.05.2024