



УДК 519.876:582.26/27

Р. П. Тренкеншу, канд. биол. наук, зав. отд. **А. С. Лелеков**, канд. биол. наук, м. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПИГМЕНТОВ КУЛЬТУРЫ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ПЛОТНОСТАТЕ

Предлагаемая модель динамики относительного содержания пигментов в клетках культуры микроводорослей, находящейся в экспоненциальной фазе роста, основана на предположении, что наблюдаемая скорость изменения концентрации пигмента является алгебраической суммой скоростей синтеза, фотодеструкции и скорости восстановления части фотоокисленных пигментов. Выполнен анализ полученного уравнения при заданных начальных и граничных.

Ключевые слова: математическая модель, пигмент, фотодеструкция, микроводоросли.

В основе предложенных ранее простейших моделей роста микроводорослей лежат основные кинетические коэффициенты роста их культуры: удельная скорость роста, максимальная продуктивность, удельная скорость дыхания и истинная потребность [6, 8]. Используя данные характеристики нами получены модели, позволяющие описывать как динамику биомассы, так и изменение содержания некоторых биохимических компонентов (хлорофилл *a*, белок, фикоэритрин) клеток при квазинепрерывном культивировании микроводорослей [5]. Однако предложенные модели не могут объяснить многочисленные экспериментальные данные уменьшения относительного содержания пигментов в биомассе при увеличении плотности культуры микроводорослей, находящейся в экспоненциальной фазе роста, т. е. в области работы плотностата [9]. Это явление получило название фотоаклимация клеток микроводорослей к изменению внешней освещённости [2].

Большинство существующих моделей светозависимого содержания пигментов в биомассе микроводорослей построены для условий стационарного динамического равновесия, которое обеспечивается либо хемостат-

ным, либо плотностатным методом культивирования. В современной литературе большое внимание уделяется кинетическим моделям, описывающим влияние освещённости на величину относительного содержания пигментов в биомассе β [1, 4, 7, 12 – 15]. Постоянство условий культивирования обеспечивает возможность варьирования только одного фактора среды (например, освещённости), что позволяет существенно упростить математический аппарат модели, переходя от системы дифференциальных к системе алгебраических уравнений связи. Графически указанные модели представляются в виде гиперболической (или экспоненциальной) зависимости β от освещённости: при малых освещённостях величина β увеличивается до некоторого максимального значения β_m ; при увеличении интенсивности света уменьшается и в пределе достигает некоторого минимального значения β_{min} . Отметим, что каждая точка такой кривой является квазистационарным состоянием, которое определяется уровнем внешней освещённости. Однако это состояние достигается в течение некоторого времени, при этом динамика относительного содержания пигментов в биомассе от

времени носит сложный нелинейный характер.

Цель работы – построить модель динамики относительного содержания пигментов в клетках культуры микроводорослей, находящейся в экспоненциальной фазе роста, на примере хлорофилла *a* и В-фикоэритрина.

Математическая модель. Пусть культура микроводорослей находится в экспоненциальной фазе, т. е. рост культуры ничем не лимитирован и максимальная удельная скорость роста определяется только внешними световыми условиями. В этом случае динамика плотности культуры описывается экспоненциальной зависимостью [6]:

$$B = B_0 \cdot e^{\mu_m t}, \quad (1)$$

где B_0 – биомасса в начале экспоненциальной фазы; μ_m – максимальная удельная скорость роста.

Обозначим величину относительного содержания пигмента в биомассе через β [6]:

$$\beta = \frac{\pi}{B}, \quad (2)$$

где $\pi = \pi(t)$ – функция, описывающая динамику концентрации пигмента; $B = B(t)$ – функция, описывающая динамику плотности культуры (биомассы).

Таким образом, для достижения поставленной цели нам необходимо записать функциональную зависимость концентрации пигмента от времени.

Сделаем следующие предположения: клетки культуры микроводорослей не затеяют друг друга; таким образом, скорость роста определяется количеством поглощённой световой энергии, величина которой зависит от содержания пигментов в клетке. Будем считать, что пигмент, поглотивший квант света определённой энергии («летальной дозы»), переходит в неактивное состояние [3]. Далее возможен вариант окисления и распада данного пигмента, а также восстановления за счёт рассеяния поглощённой энергии в каком-либо виде [7]. Концентрация пигмента в произвольный момент времени t определяется скоростями синте-

за $d\pi_s/dt$, окисления за счёт фотодеструкции $d\pi_d/dt$ и восстановления части окисленных пигментов $d\pi_r/dt$. Тогда для произвольного момента времени t будет справедливо равенство:

$$\pi = \pi_s - \pi_d + \pi_r. \quad (3)$$

Скорость синтеза пигмента определяется скоростью роста культуры водорослей в целом [4], где коэффициентом пропорциональности является максимальное содержание пигмента в биомассе β_m :

$$\frac{d\pi_s}{dt} = \beta_m \cdot \frac{dB}{dt}. \quad (4)$$

Учитывая, что биомасса растёт по экспоненциальному закону (1), при начальных условиях $t = 0$, $\pi_s = \pi_s^0$ получим:

$$\pi_s = \pi_s^0 \cdot e^{\mu_m t}. \quad (5)$$

Уравнение (5) показывает, что концентрация синтезированного пигмента экспоненциально увеличивается, причём показатель скорости роста равен максимальной удельной скорости роста биомассы в целом. Таким образом, если бы не было явления фотодеструктивного окисления пигментов, то относительное содержание пигмента в клетках с течением времени оставалось бы постоянным и равным β_m . Поэтому для описания реальных экспериментальных данных роста микроводорослей необходимо оценить скорость фотодеструкции. Данная величина будет зависеть от количества поглощённых квантов света [7]:

$$\frac{d\pi_d}{dt} = k_1 \cdot \alpha \cdot I_0, \quad (6)$$

где k_1 – коэффициент, показывающий долю квантов, которые вызывают фотодеструкцию; α – коэффициент поглощения, определяемый по формуле:

$$\alpha = 1 - 10^{-k_2 \cdot \pi} \cong k_2 \cdot \pi,$$

где k_2 – коэффициент пропорциональности, зависящий от спектральных свойств источника света и суспензии микроводорослей.

Учитывая последнее выражение, скорость распада пигмента за счёт фотодеструкции запишется в следующем виде:

$$\frac{d\pi_d}{dt} = k_1 \cdot k_2 \cdot I_0 \cdot \pi = K \cdot I_0 \cdot \pi, \quad (7)$$

где $K = k_1 \cdot k_2$.

В самом простом случае скорость восстановления части окисленных пигментов до нормально основного состояния будет пропорциональна количеству окисленных пигментов. Тогда для произвольного момента времени t можно записать:

$$\beta = \beta_m - \frac{\beta_m \cdot K \cdot I_0}{\mu_m^2 / (\mu_m - k_r) + K \cdot I_0} + \frac{\pi_s^0 - \beta_m \cdot B_0}{B_0} \cdot e^{-\mu_m t} - C2 \cdot \left(1 + \frac{k_r}{KI_0 + k_r}\right) \cdot e^{-(KI_0 + k_r + \mu_m)t}. \quad (9)$$

Анализ модели. Проанализируем уравнение (9). Рассмотрим граничное условие: при $t \rightarrow \infty$ экспоненты, содержащие отрицательные степени, обнуляются и величина β стремится к стационарному значению β_{st} :

$$\beta_{st} = \beta_m - \frac{\beta_m \cdot K \cdot I_0}{\mu_m^2 / (\mu_m - k_r) + K \cdot I_0}. \quad (10)$$

Данное уравнение отображает гиперболическую зависимость стационарного содержания пигмента от внешней освещённости I_0 . Подобные уравнения приводятся и в [3, 4, 14, 15]. К недостатку нашего уравнения следует

$$\beta_0 = \beta_m - \frac{\beta_m \cdot K \cdot I_0}{\mu_m^2 / (\mu_m - k_r) + K \cdot I_0} + \frac{\pi_s^0 - \beta_m \cdot B_0}{B_0} - C2 \cdot \left(1 + \frac{k_r}{KI_0 + k_r}\right).$$

Начальное содержание пигмента в клетке β_0 зависит от предистории культуры микроводорослей. Данная величина может быть и большой (если клетки содержались при низкой освещённости) и малой (в условиях высокой освещённости).

Последнее уравнение позволяет определить неизвестную константу интегрирования $C2$:

$$C2 = \frac{\beta_{st} + \frac{\pi_s^0 - \beta_m \cdot B_0}{B_0} - \beta_0}{\left(1 + \frac{k_r}{KI_0 + k_r}\right)}.$$

Введём следующие обозначения:

$$\beta_s^0 = \frac{\pi_s^0 - \beta_m \cdot B_0}{B_0}.$$

Смысл данного коэффициента до конца

$$\frac{d\pi_r}{dt} = k_r \cdot \pi_d, \quad (8)$$

где k_r – коэффициент восстановления.

Решая совместно уравнения (7) и (8) и подставляя полученный результат в (2), с учётом (5) и (1), получим выражение, описывающее динамику β от времени:

отнести нулевое значение β_{st} при больших внешних интенсивностях ($I_0 \rightarrow \infty$). Известно, что при экстремальном повышении интенсивности света в живых клетках растений полного разрушения пигментов не происходит [10, 11]. Величина β_{min} , как и β_m , реально недостижима и является видоспецифичным коэффициентом [13].

Рассмотрим начальное условие: при $t = 0$ значение β будет равняться β_0 , т. е. содержанию пигмента в инокуляте:

неясен, однако эта величина по размерности совпадает с β . Теперь уравнение для константы интегрирования запишется в следующем виде:

$$C2 = \frac{\beta_{st} + \beta_s^0 - \beta_0}{\left(1 + \frac{k_r}{KI_0 + k_r}\right)},$$

а уравнение для β окончательно будет выглядеть следующим образом:

$$\beta = \beta_{st} + \beta_s^0 \cdot e^{-\mu_m t} - (\beta_{st} + \beta_s^0 - \beta_0) \cdot e^{-(KI_0 + k_r + \mu_m)t}. \quad (11)$$

Уравнение (11) позволяет описывать экспериментальные данные фотоакклимации культур микроводорослей к изменению внешней освещённости как при переносе клеток с низкой освещённости на высокую, так и наоборот.

Выводы. На основе известных представлений о процессах синтеза и фотодеструктивного окисления пигментов получена модель, описывающая изменение относительного содержания светозависимого пигмента клеток микроводорослей при условии её экспоненциального роста. Предлагаемую модель можно использовать для прогнозирования динамики содержания светозависимых пигментов при культивировании микроводорослей с заданной внешней освещённостью, но при этом необходимо рассчитать значения неизвестных

видоспецифичных коэффициентов. При использовании данной модели необходимо соблюдать условие экспоненциального роста плотности накопительной культуры микроводорослей. В противном случае возможны отклонения экспериментальных данных от теоретической кривой (11), которые связаны с наличием ограничения роста культуры микроводорослей либо по свету, либо по газовому обеспечению, либо по минеральному питанию.

1. *Белянин В. Н., Ковров Б. Г.* К математической модели биосинтеза в светолимитированной культуре микроводорослей. // ДАН СССР. – 1968. – **179**, № 6. – С. 1463 - 1466.
2. *Биологический энциклопедический словарь* – М.: Сов. Энциклопедия, 1986. – 864 с.
3. *Боровков А. Б.* Динамика пигментов и роста микроводорослей в хемостате на примере *Dunaliella salina* Teod.: автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь, 2008. – 28 с.
4. *Геворгиз Р. Г., Тренкеншу Р. П.* Светозависимое содержание пигментов в микроводорослях. Стационарный процесс. // Альгология. – 1998. – **8**, № 3. – С. 273 - 277.
5. *Лелеков А. С.* Моделирование роста и биосинтеза морских микроводорослей в квазинепрерывной культуре: автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь, 2009. – 26 с.
6. *Тренкеншу Р. П.* Простейшие модели роста микроводорослей. 1. Периодическая культура // Экология моря. – 2005. – **67**. – С. 89 - 97.
7. *Тренкеншу Р. П.* Ростовые и фотоэнергетические характеристики морских микроводорослей в плотной культуре: дисс. канд. биол. наук. – Красноярск, 1984. – 170 с.
8. *Тренкеншу Р. П., Лелеков А. С.* Простейшие модели роста микроводорослей. 3. Потребность микроводорослей в элементах минерального питания // Экология моря. – 2005. – **70**. – С. 53 - 61.
9. *Тренкеншу Р. П., Терсков И. А., Сидько Ф. Я.* Плотные культуры морских микроводорослей // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1981. – **1**, № 19. – С. 75 – 82.
10. Физиология растений / под ред. И. П. Ермакова. – М.: Издат. центр "Академия", 2005. – 640 с.
11. *Хол Д., Пао К.* Фотосинтез. – М.: Мир, 1983. – 134 с.
12. *Cloern J. E., Grenz C., Vidergar-Lucas L.* An empirical model of the phytoplankton chlorophyll : carbon ratio the conversion between productivity and growth // Limnol. Oceanogr. – 1995. – **7**. – P. 1310 – 1313.
13. *Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R. et al.* Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Морск. экол. журн. – 2003. – **2**, 2. – P. 40 – 59.
14. *Flynn K. J.* Do we need complex mechanistic photoacclimation models for phytoplankton? // Limn. Ocean. – 2003. – **48**, № 6. – P. 2243 - 2249.
15. *Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M.* A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton // Limnol. Oceanogr. – 1996. – **41**, № 1. – P. 1 - 15.

Поступила 27 мая 2010 г.

После доработки 17 сентября 2010 г.

Модель динаміки пігментів культури мікроводоростей у щільності. Р. П. Тренкеншу, О. С. Лелеков. Запропонована модель динаміки відносного вмісту пігментів в клітинах культури мікроводоростей заснована на припущенні, що спостережувана швидкість зміни концентрації пігменту є алгебраїчною сумою швидкостей синтезу, фотодеструкції та швидкості відновлення частини фотоокислених пігментів. Проведено аналіз отриманого рівняння при заданих початкових і граничних умовах.

Ключові слова: математична модель, пігмент, фотодеструкція, мікроводорості.

Dynamic model of pigment in a microalgae culture for turbidostat. R. P. Trenkenshu, A. S. Lelekov. A model of the dynamics of the relative content of pigments in cells of microalgae culture is based on the assumption that the observed rate of change of concentration of pigment is the algebraic sum of the rates of synthesis, photodestruction and the rate of recovery of the photo-oxidation pigments. The analysis of obtained equation for given initial and boundary conditions is performed.

Key words: mathematical model, pigment, photodestruction, microalgae.