



УДК 582.232:546.23

Р. П. Тренкеншу, к.б.н., зав. отд., Т. М. Новикова, аспирант

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского, Севастополь, РФ

## ПРОСТЕЙШИЕ МОДЕЛИ РОСТА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ 10. ДИНАМИКА ОБЩЕГО БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА КЛЕТОК

Разработана динамическая математическая модель, связывающая процессы синтеза и превращения биохимических составляющих клеток микроводорослей, на основе явления изменения общего биохимического состава микроводорослей при смене свето-темновых условий роста в культуре и разделения углеводов и липидов на структурные и резервные формы. Полученная система дифференциальных уравнений позволяет описать динамику изменения биохимического состава: углеводов, белков и липидов микроводорослей в процессе их выращивания в зависимости от факторов внешней среды и внутренней организации фотобиосинтетических процессов.

**Ключевые слова:** микроводоросли, углеводы, белки, липиды, моделирование, управление биохимическим составом

В процессе роста микроводорослей в накопительной культуре из-за постоянных изменений условий среды их общий биохимический состав может изменяться в относительно широких пределах [10], поэтому исследователям довольно трудно оценить значение того или иного фактора. Стабилизировать условия, в которых растут клетки микроводорослей, позволяет процесс их непрерывного выращивания. Результаты подобных опытов показали, что биохимический состав клеток зависит не только от внешних условий, но и от способа управления процессом роста – регулированием плотности культуры или скорости протока среды [1], и тогда биохимический состав клеток может изменяться только в начале процесса культивирования, стабилизируясь в дальнейшем на определённом уровне.

Фактором изменения биохимического состава клеток микроводорослей являются также циркадные (свето-темновые) ритмы. Как известно, в течение светового периода в клетках происходит накопление запасных сахаров, которое и расходуется в темновой период. Это явление хорошо иллюстрирует пример динамики содержания белка и углеводов в клетках микроводоросли *Oscillatoria agardhii* при освещении клеток в течение 6 ч с последующим их содержанием в темноте в течение 18 ч (рис.1 и 2) [9].

Как видно из представленных данных, после длительного содержания в темноте концентрация углеводов находится на некотором минимальном уровне ( $3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ), при включении света она растёт линейно, увеличиваясь за 6 ч в 4 раза. В это же время содержание белков изменяется фактически на 20 %, т.е. в 1.2 раза (с 10 до  $12 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ). При отключении освещения в течение 18 ч содержание углеводов снижается до начального уровня. При этом наблюдается незначительное увеличение количества белка. Подобные процессы в темновой период наблюдаются и для культуры *Spirulina platensis*, количественно описанные нами с помощью математических моделей [7].

Биохимический состав микроводорослей значительно изменяется также при инокулировании в свежую питательную среду на яркий солнечный свет небольшого количества клеток, длительное время находящихся в темноте или плотной культуре [2]. Наиболее существенные изменения биохимического состава клеток происходят в первоначальный период времени роста культуры, т.е. во время лаг-периода (рис. 3). Причём в это время синтез других биохимических компонентов превалирует над синтезом белка в культуре, что приводит к резкому падению относительного содержания белка в биомассе микроводоросли (рис.4).

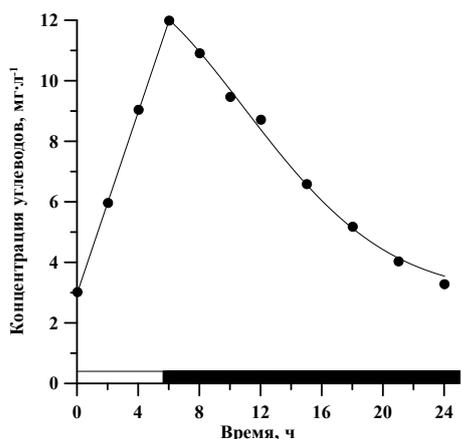


Рис. 1 Динамика концентрации углеводов при чередовании света (□) и темноты (■) в культуре *Oscillatoria agardhii* [9]

Fig. 1 Dynamics of carbohydrate concentrations in alternating light (□) and darkness (■) in the *Oscillatoria agardhii* culture [9]

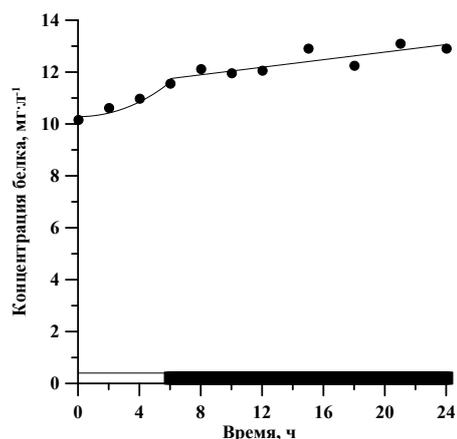


Рис. 2 Динамика концентрации белка при чередовании света (□) и темноты (■) в культуре *Oscillatoria agardhii* [9]

Fig. 2 The dynamics of protein concentration in alternation of light (□) and darkness (■) in the *Oscillatoria agardhii* culture [9]

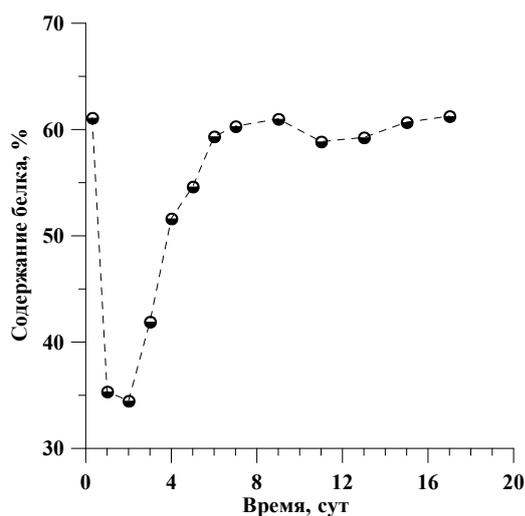


Рис. 3 Изменение относительного содержания белка в биомассе квазинепрерывной культуры спирулины [2]

Fig. 3 The variation of relative protein contents in biomass semicontinuous culture of spirulina [2]

Со временем скорость синтеза белка увеличивается, и доля белка повышается, переходя к временному стабильному состоянию в экспоненциальной фазе роста. Обычно объяснения данных такого рода сводятся к общим представлениям о стрессе, адаптациях или акклимации, но без объяснения сути происходящих процессов и без каких-либо количественных оценок на основе механизмов трансформации биохимических составляющих клеток микроводорослей.

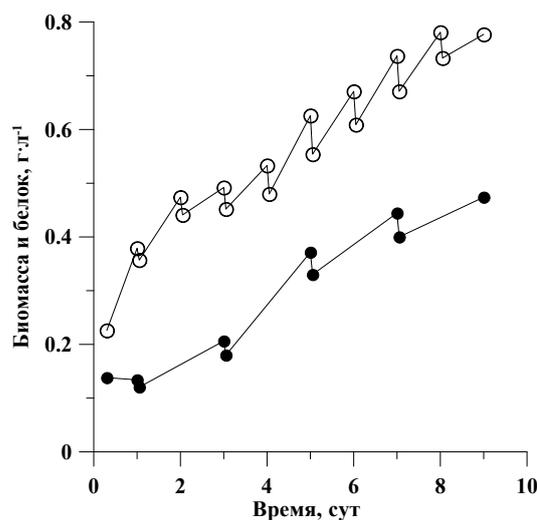


Рис. 4 Накопительные кривые содержания биомассы и белка в квазинепрерывной культуре спирулины: (○) – белок, (●) – биомасса [2]

Fig. 4 The batch curves of biomass and protein contents in the semicontinuous culture of spirulina: (○) – protein, (●) – biomass [2]

Заметим, что приведённые примеры относятся к пресноводным микроводорослям. Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению биохимического состава морских микроводорослей, работы по моделированию процессов управления их липидным составом практически отсутствуют.

Мы попытались количественно описать изменения биохимического состава клеток в различных условиях роста культуры микроводорослей с

учётом световых стадий ассимиляции углерода (синтез углеводов) и темновых стадий (синтеза структурных компонентов клеток из углеродных скелетов).

Общий биохимический состав. Рассмотрим биомассу микроводорослей ( $\mathcal{B}$ ), как совокупность её составляющих. Наиболее общий биохимический состав обычно характеризуют суммой белков ( $\mathcal{P}$ ), углеводов ( $\mathcal{C}$ ) и липидов ( $\mathcal{L}$ ):

$$\mathcal{B} = \mathcal{P} + \mathcal{L} + \mathcal{C}.$$

Аналогично для скоростей синтеза:

$$\frac{d\mathcal{B}}{dt} = \frac{d\mathcal{P}}{dt} + \frac{d\mathcal{L}}{dt} + \frac{d\mathcal{C}}{dt}.$$

Чтобы найти скорость синтеза биомассы, необходимо знать скорость синтеза всех её составляющих: белков, углеводов и липидов. Кроме того, необходимо учесть, что эти составляющие представлены в клетке не только как структурные формы, но и в виде резервных или запасных веществ. Особенно это касается углеводов – первичных продуктов фотосинтеза и поставщиков углеродных скелетов, и липидов, которые представлены в клетке, как в виде структурных компонентов, так и в виде резервных.

Учтём это, представив углеводную часть биомассы как сумму структурно связанных ( $\mathcal{C}^{str}$ ) и запасных форм ( $\mathcal{C}^r$ ). Аналогично липидную – как сумму структурно связанных ( $\mathcal{L}^{str}$ ) и запасных веществ ( $\mathcal{L}^r$ ).

$$\mathcal{C} = \mathcal{C}^{str} + \mathcal{C}^r, \mathcal{L} = \mathcal{L}^{str} + \mathcal{L}^r,$$

$$\mathcal{B}^{str} = \mathcal{P} + \mathcal{L}^{str} + \mathcal{C}^{str},$$

$$\mathcal{B} = \mathcal{P} + \mathcal{L}^{str} + \mathcal{L}^r + \mathcal{C}^{str} + \mathcal{C}^r = \mathcal{B}^{str} + \mathcal{C}^r + \mathcal{L}^r.$$

Для оценки состава клеток микроводорослей воспользуемся понятиями относительного содержания биохимических составляющих в биомассе. Введём понятия относительно содержания белка ( $\beta_{\mathcal{P}}$ ), липидов ( $\beta_{\mathcal{L}}$ ) и углеводов ( $\beta_{\mathcal{C}}$ ) в биомассе:

$$\beta_{\mathcal{P}} = \frac{\mathcal{P}}{\mathcal{B}}, \beta_{\mathcal{L}} = \frac{\mathcal{L}}{\mathcal{B}}, \beta_{\mathcal{C}} = \frac{\mathcal{C}}{\mathcal{B}}.$$

Величиной, характеризующей физиологическое состояние клеток микроводорослей, может служить соотношение накопленных резервных углеводов к белку:

$$\varepsilon = \frac{\mathcal{C}^r}{\mathcal{P}} = \frac{\beta_{\mathcal{C}^r}}{\beta_{\mathcal{P}}}.$$

Кинетика синтеза структурных составляющих биомассы. Скорость роста биомассы в культуре микроводорослей можно записать в виде суммы скоростей синтеза органических составляющих клеток микроводорослей:

$$\frac{d\mathcal{B}}{dt} = \frac{d\mathcal{P}}{dt} + \frac{d\mathcal{L}^{str}}{dt} + \frac{d\mathcal{L}^r}{dt} + \frac{d\mathcal{C}^{str}}{dt} + \frac{d\mathcal{C}^r}{dt},$$

$$\frac{d\mathcal{B}^r}{dt} = \frac{d\mathcal{C}^r}{dt} + \frac{d\mathcal{L}^r}{dt},$$

$$\frac{d\mathcal{B}}{dt} = \frac{d\mathcal{B}^{str}}{dt} + \frac{d\mathcal{B}^r}{dt}.$$

Выделив структурные составляющие клетки, необходимо констатировать, что нормальный рост клеток может наблюдаться только при определённом соотношении скоростей синтеза всех структурных биохимических составляющих: белков, углеводов и липидов.

Обозначим эти соотношения:

$$\frac{d\mathcal{C}^{str}}{dt} = \gamma_{\mathcal{P}}^{\mathcal{C}} \cdot \frac{d\mathcal{P}}{dt}, \frac{d\mathcal{L}^{str}}{dt} = \gamma_{\mathcal{P}}^{\mathcal{L}} \cdot \frac{d\mathcal{P}}{dt}.$$

При динамически равновесном процессе соотношения концентраций можно выразить через эти же коэффициенты:

$$\gamma_{\mathcal{P}}^{\mathcal{C}} = \frac{\mathcal{C}^{str}}{\mathcal{P}}, \gamma_{\mathcal{P}}^{\mathcal{L}} = \frac{\mathcal{L}^{str}}{\mathcal{P}}, \mathcal{C}^{str} = \gamma_{\mathcal{C}}^{\mathcal{P}} \mathcal{P}, \mathcal{L}^{str} = \gamma_{\mathcal{L}}^{\mathcal{P}} \mathcal{P}.$$

Иными словами, общую скорость синтеза структурных компонентов клеток и количество биомассы микроводорослей можно выразить через скорость синтеза и концентрацию белка:

$$\frac{d\mathcal{B}^{str}}{dt} = \frac{d\mathcal{P}}{dt} + \frac{d\mathcal{L}^{str}}{dt} + \frac{d\mathcal{C}^{str}}{dt} = (1 + \gamma_{\mathcal{P}}^{\mathcal{C}} + \gamma_{\mathcal{P}}^{\mathcal{L}}) \cdot \frac{d\mathcal{P}}{dt} = \gamma \frac{d\mathcal{P}}{dt}.$$

Механизм ассимиляции и трансформации углерода. Известно, что у микроводорослей, как и других растений, энергия и углерод запасаются в форме фосфорилированных саха-

ров (цикл Кальвина-Бенсона), из которых затем синтезируются углеродные скелеты всех прочих соединений [3].

Таким образом, предшественники сахаров, образующиеся в процессе фотосинтеза из углекислоты, — это основные органические вещества, которые обеспечивают энергией и пластическим материалом последующие темновые реакции в клетке, уже не зависящие от света. Из такого механизма ассимиляции углерода клетками следует, что скорость изменения содержания первичных (резервных) углеводов в клетках микроводорослей будет определяться разностью скоростей их образования (фотосинтез) и скоростью расхода на синтез других составляющих клетки (биосинтез):

$$\frac{dC^r}{dt} = \left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{фотосинтез}} - \left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{биосинтез}}$$

Чтобы определить скорость расхода резервных углеводов, необходимо учесть их потери, связанные с темновыми процессами, при которых часть запасных углеводов используется в качестве углеродных скелетов, а часть окисляется, выделяя энергию, необходимую для темновых стадий процесса образования белка, структурных липидов и углеводов.

**Фотосинтез.** В современной сложившейся терминологии суммарный процесс световой стадии фотосинтеза и дыхания называют валовым фотосинтезом. Разность валового фотосинтеза и дыхания называют чистым фотосинтезом. В нашем случае для чистого фотосинтеза применим термин фотобиосинтез (=чистый фотобиосинтез), подчеркивающий совокупность процессов фотосинтеза и дыхания. Причем количественно под скоростью валового фотосинтеза будем понимать скорость образования первичных (=резервных или запасных) углеводов.

Если рост культуры микроводорослей рассматривать как изменение биомассы во времени, то после длительного содержания клеток в темноте прирост культуры будет происходить только за счет синтеза первичных углеводов, хотя и на небольшом промежутке времени. В

этом случае понятия чистого и наблюдаемого фотосинтеза (или фотобиосинтеза) совпадают. Для такого случая нами предложены простейшие уравнения [5, 6]. Согласно которым скорость образования углеводов в процессе фотосинтеза (при всех прочих оптимальных условиях внешней среды) зависит от обеспеченности клеток светом и неорганическим углеродом. В простейшем виде эту зависимость можно представить уравнением [6]:

$$\mu_{\text{норм}} = \frac{\mu}{\mu_m} = \frac{\left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{фотосинтез}}}{\left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{фотосинтез}}^{\text{max}}} = \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ 1; \lambda_i \geq 1, \lambda_s \geq 1 \end{cases},$$

$$\left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{фотосинтез}} = \left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{фотосинтез}}^{\text{max}} \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ 1; \lambda_i \geq 1, \lambda_s \geq 1 \end{cases}.$$

Необходимо заметить, что величина приведённой плотности потока фотонов на один реакционный центр (за время его оборота) фотосистемы зависит как от поверхностной освещённости культуры, так и от её плотности. Фактически эта величина отражает световые условия, в которых находятся клетки, включая их самозатенение.

Записанное в таком виде уравнение показывает, что скорость фотосинтеза прямолинейно зависит или от  $\lambda_i$  (количества квантов света, поступающих на одну молекулу ключевого комплекса за время его оборота), или от  $\lambda_s$  (количества молекул углерода, поступающих на одну молекулу ключевого комплекса за время его оборота). В то же время нормированные значения скоростей не могут превышать единицу, скорость фотосинтеза увеличивается с ростом освещённости и подачи углерода до некоторого предела, который определяется внутренней структурой клеток микроводорослей (узким местом). В данном случае узким местом будет являться место сопряжения энергетического потока (в виде макроэргов АТФ и НАДФ·Н) и потока углерода, т.е. цикл Кальвина.

Максимальная скорость фотосинтеза будет равна произведению активности ( $\mu_m$ ) на количество ключевого фермента ( $F_0$ ) в цикле Кальвина, ограничивающего общую скорость фотосинтеза. С учетом коэффициента, согласующего единицы измерения ( $\varphi_m^c$ ), получим:

$$\left(\frac{dC^r}{dt}\right)_{\text{фото-синтез}}^{\text{max}} = \varphi_m^c \mu_m F_0$$

$$\left(\frac{dC^r}{dt}\right)_{\text{фото-синтез}} = \varphi_m^c \mu_m F_0 \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ 1; \lambda_i \geq 1, \lambda_s \geq 1 \end{cases}.$$

Как известно, ферменты имеют белковую природу; следовательно, количество фермента можно выразить через его содержание в общем белке ( $f_p$ ):

$$f_p = \frac{F_0}{P},$$

тогда для скорости синтеза углеводов получим:

$$\left(\frac{dC^r}{dt}\right)_{\text{фото-синтез}} = \varphi_m^c \mu_m f_p P \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ 1; \lambda_i \geq 1, \lambda_s \geq 1 \end{cases}.$$

Упростим запись уравнения, подразумеваемая под величиной  $\lambda$  один из факторов, который лимитирует фотосинтез (свет или углерод):

$$\left(\frac{dC^r}{dt}\right)_{\text{фото-синтез}} = \varphi_m^c \mu_m f_p P \lambda.$$

*Биосинтез (дыхание).* Чтобы определить скорость изменения резервных углеводов, необходимо учесть их потери, связанные с темновыми процессами, при которых часть запасных углеводов окисляется, выделяя энергию, необходимую для темновых стадий процесса образования белков, липидов и структурных углеводов. Скорость этого процесса можно выразить через скорости синтеза структурных компонентов. Если долю используемых на такой синтез запасных углеводов учитывать коэффициентом  $\delta$ , то скорость темнового дыхания запишется в виде:

$$\left(\frac{dC^r}{dt}\right)_{\text{синтез структур}} = -\delta \frac{dB^{\text{str}}}{dt} = -\delta \gamma \left(\frac{dP}{dt}\right)_{\text{синтез}}.$$

Учитывая постоянство соотношения скоростей для структурных компонентов клетки, достаточно определить скорость для одного из них. В нашем случае удобно выбрать белок, через концентрацию которого можно выразить концентрацию ключевого фермента. Если доля фермента в белке ( $f_N$ ), то концентрация фермента:

$$F_N = f_N P.$$

Скорость синтеза белков можно выразить через нормализованные формулы [4], связывающие скорость с приведённой плотностью потока субстрата (в данном случае – фотосинтетических углеводов,  $\lambda_c$ ):

$$\mu_{\text{norm}} = \frac{\mu}{\mu_m^p} = \frac{\left(\frac{dP}{dt}\right)_{\text{синтез}}}{\left(\frac{dP}{dt}\right)_{\text{синтез}}^{\text{max}}} = \begin{cases} \lambda_{cP}; \lambda_{cP} \leq 1, \\ 1; \lambda_{cP} \geq 1 \end{cases}.$$

Максимальная скорость будет определяться активностью ( $\mu_N$ ) ключевого фермента (или комплекса), его количеством ( $F_N$ ) и выходом реакции (размерный множитель,  $\varphi_m^p$ ):

$$\left(\frac{dP}{dt}\right)_{\text{синтез}}^{\text{max}} = \varphi_m^p F_N \mu_N = \varphi_m^p f_N \mu_N P,$$

$$\left(\frac{dP}{dt}\right)_{\text{синтез}} = \varphi_m^p f_N \mu_N P \begin{cases} \lambda_{cP}; \lambda_{cP} \leq 1, \\ 1; \lambda_{cP} \geq 1 \end{cases}.$$

*Расходы на синтез свободных липидов.* Часть резервных углеводов также будет расходоваться на синтез запасных липидов. Скорость их синтеза будет определять скорость поступления (расхода) резервных углеводов в область ферментных комплексов или иных образований, в которых происходит процесс трансформации углеводов в запасные липиды. Обозначим эту скорость:

$$\left(\frac{dC^r}{dt}\right)_{\text{синтез запасных липидов}} = -\delta_L \frac{dL^r}{dt}.$$

Если синтез запасных липидов из резервных

углеводов является ферментативным процессом, то количество ключевого фермента ( $F_L$ ), на котором происходит синтез липидов, можно выразить через его содержание в общем количестве белка ( $f_L$ ):

$$F_L = f_L \mathcal{P}.$$

Скорость синтеза липидов можно выразить через те же нормализованные формулы [4], связывающие скорость с приведённой плотностью потока субстрата (в данном случае – фотосинтетических углеводов,  $\lambda_C$ ):

$$\mu_{norm} = \frac{\mu}{\mu_m^L} = \frac{\left(\frac{dL}{dt}\right)_{\text{синтез}}}{\left(\frac{dL}{dt}\right)_{\text{max}}} = \begin{cases} \lambda_{CL}; \lambda_{CL} \leq 1, \\ 1; \lambda_{CL} \geq 1 \end{cases}.$$

Максимальная скорость будет определяться активностью ( $\mu_m^L$ ) ключевого фермента (или комплекса), его количеством ( $F_L$ ), и выходом реакции (размерный множитель,  $\varphi_m^L$ ):

$$\left(\frac{dL}{dt}\right)_{\text{синтез}}^{\text{max}} = \varphi_m^L F_L \mu_m^L = \varphi_m^L f_L \mu_m^L \mathcal{P}.$$

В результате имеем формулу для скорости синтеза запасных липидов:

$$\frac{dL}{dt} = \varphi_m^L f_L \mu_m^L \mathcal{P} \begin{cases} \lambda_{CL}; \lambda_{CL} \leq 1, \\ 1; \lambda_{CL} \geq 1 \end{cases}.$$

*Расходы на поддержание структуры.* Известно, что часть энергии, запасенная в виде биомассы клеток микроводорослей, тратится на функцию поддержания структуры клеток. Корректных сведений о механизме поддержания структуры клеток у микроводорослей в литературе найти не удалось, однако общепринятым считается наличие у микроводорослей эндогенного дыхания, связанного с потерей биомассы клеток в относительно длительных темновых процессах [7].

Выделив структурные и резервные формы компонентов биомассы, необходимо определить, какие из них расходуются на функцию поддержания. Если этот расход связан только с резервными углеводами и запас-

ными липидами, то при их полном исчерпании в длительном темновом промежутке расходы на поддержание станут равными нулю и темновое дыхание прекратится. Это противоречит многочисленным экспериментальным данным, проведённым с фитопланктоном и культурами микроводорослей. Например, динамика интенсивности дыхания фитопланктона характеризуется наивысшей скоростью в момент перехода в темновой режим, со временем скорость уменьшается, стабилизируясь через 8-12 ч на минимальном уровне – около  $0.04 \text{ ч}^{-1}$  [8, 11-14].

Формально можно принять, что расходы на поддержание будут пропорциональны структурной составляющей биомассы, причём их долю нельзя считать пренебрежимо малой. Скорость расхода структурных компонентов клетки, необходимого на поддержание структуры, будет пропорциональна массе структурных составляющих клетки, которую также можно выразить через содержание белков:

$$\left(\frac{d\mathcal{B}^{str}}{dt}\right)_{\text{под-держание}} = \mu_r \mathcal{B}^{str}, \left(\frac{d\mathcal{P}}{dt}\right)_{\text{под-держание}} = \mu_r \mathcal{P}.$$

Динамика биохимических составляющих микроводорослей в культуре. С учётом потери части белков на поддержание структуры можно записать систему уравнений для динамики изменения содержания белков в культуре микроводорослей:

$$\frac{d\mathcal{P}}{dt} = \left(\frac{d\mathcal{P}}{dt}\right)_{\text{синтез}} - \left(\frac{d\mathcal{P}}{dt}\right)_{\text{поддержание}},$$

$$\begin{cases} \frac{d\mathcal{P}}{dt} = \varphi_m^P f_N \mu_N \mathcal{P} \lambda_C - \mu_r \mathcal{P}; \lambda_C \leq 1, \\ \frac{d\mathcal{P}}{dt} = \varphi_m^P f_N \mu_N \mathcal{P} - \mu_r \mathcal{P}; \lambda_C \geq 1 \end{cases}.$$

Рассмотрим балансовые уравнения для динамики резервных углеводов. Изменение содержания этих углеводов будет определяться разностью скоростей их синтеза (фотосинтез) и суммарного расхода на синтез структурных составляющих и запасных липидов. Разность скоростей синтеза и расхода даёт скорость изменения содержания запасных углеводов:

$$\frac{dC^r}{dt} = \left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{фото-синтез}} - \delta\gamma \left( \frac{dP}{dt} \right)_{\text{синтез}} - \left( \frac{dC^r}{dt} \right)_{\text{синтез свободных липидов}}.$$

Подставляя ранее полученные выражения для членов правой части уравнения, имеем:

$$\frac{dC^r}{dt} = \varphi_m^c \mu_m f_P P \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ 1; \lambda_i \geq 1, \lambda_s \geq 1 \end{cases} - \delta\gamma \varphi_m^p f_N \mu_N P \begin{cases} \lambda_{CP}; \lambda_{CP} \leq 1, \\ 1; \lambda_{CP} \geq 1 \end{cases} - \delta_L \varphi_m^L f_L \mu_L P \begin{cases} \lambda_{CL}; \lambda_{CL} \leq 1, \\ 1; \lambda_{CL} \geq 1 \end{cases}.$$

В результате динамика биохимических составляющих клеток микроводорослей будет описываться системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = \varphi_m^p f_N \mu_N P \begin{cases} \lambda_{CP}; \lambda_{CP} \leq 1, \\ 1; \lambda_{CP} \geq 1 \end{cases} - \mu_r P, \\ \frac{dL^r}{dt} = \varphi_m^L f_L \mu_L P \begin{cases} \lambda_{CL}; \lambda_{CL} \leq 1 \\ 1; \lambda_{CL} \geq 1 \end{cases}, \\ \frac{dC^r}{dt} = \varphi_m^c \mu_m f_P P \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ 1; \lambda_i \geq 1, \lambda_s \geq 1 \end{cases} - \delta\gamma \varphi_m^p f_N \mu_N P \begin{cases} \lambda_{CP}; \lambda_{CP} \leq 1, \\ 1; \lambda_{CP} \geq 1 \end{cases} - \delta_L \varphi_m^L f_L \mu_L P \begin{cases} \lambda_{CL}; \lambda_{CL} \leq 1 \\ 1; \lambda_{CL} \geq 1 \end{cases}. \end{cases}$$

Скорость синтеза биомассы представляет собой сумму скоростей всех её биохимических составляющих:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{dB^{str}}{dt} + \frac{dB^r}{dt} = \gamma \frac{dP}{dt} + \frac{dC^r}{dt} + \frac{dL^r}{dt}.$$

Последнее уравнение фактически является условием нормировки для полученной системы уравнений.

Решение полученной системы уравнений вместе с условием нормировки позволяет описать изменение биохимического состава микроводорослей (для всех выбранных нами биохимических составляющих) при их выращивании в зависимости от факторов внешней среды и внутренней организации фотобиосинтетических процессов. Как видно из уравнений, эти изменения будут зависеть от потоков света ( $\lambda_i$ ), элементов питания ( $\lambda_s$ ), от активности фермента ( $\mu$ ) и его доли в белке ( $f$ ), а также выхода ферментативной реакции ( $\varphi_m$ ).

**Заключение.** В основу предлагаемой математической модели положено разделение биомассы микроводоросли на биохимические составляющие: белки, углеводы и липиды. Углеводы и липиды, в свою очередь, разделены на структурные и резервные формы. В то же время белки рассматриваются только как структурные составляющие клетки, при этом ключевые ферменты количественно предполагаются пропорциональными белкам. Такие положения позволили нам создать динамическую математическую модель, описывающую синтез и расход биохимических составляющих в реакциях метаболизма клеток микроводорослей. В результате принятое нами разделение биохимических составляющих привело к относительно сложной математической модели, и дальнейшее разделение структурных составляющих приведёт к ещё большему усложнению систем уравнений и бессмысленности моделирования в целом. Однако подобная модель пригодна для использования в тех случаях, когда ставится задача

управления синтезом каких-либо веществ в культуре микроводорослей.

Полученная нами математическая модель позволяет при определенных условиях (выбор лимитирующего фактора) редуцировать систему уравнений до небольшого числа и найти интегральные решения, т.е. количественно описать динамику изменения каждого биохимического компонента и их соотношение в клетках микроводорослей.

Применение этих интегральных решений особенно актуально при культивировании микроводорослей в непрерывных режимах в случае естественного светотемнового цикла для получения требуемого биохимического состава клеток.

1. *Белянин В. Н.* Светозависимый рост низших фототрофов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 92 с.
2. *Дробецкая И. В.* Влияние условий минерального питания на рост и химический состав *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitler: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 2005. – 26 с.
3. *Медведев С. С.* Физиология растений. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.
4. *Тренкеншу Р. П.* Влияние организации «узкого места» метаболизма на кинетику ферментативного превращения субстрата // Молекуляр. биол. – 1988. – **22**, Вып. 6. – С. 1464 – 1472.
5. *Тренкеншу Р. П.* Простейшие модели роста микроводорослей 5. Скорость энергообмена // Экология моря. – 2010. – Вып. 80. – С. 79 – 84.
6. *Тренкеншу Р. П.* Простейшие модели роста микроводорослей 6. Предельные скорости роста // Экология моря. – 2010. – Вып. 80. – С. 85 – 91.
7. *Тренкеншу Р. П., Авсиян А. Л., Новикова Т. М.* Простейшие модели роста микроводорослей. 9. Темновые процессы // Морской экологический журнал. – 2013. – **12**, Вып. 2. – С. 69 – 77.
8. *Brown A. H., Webster G. C.* The influence of light on the rate of respiration of the blue-green alga *Anabaena* // Amer. J. Bot. – 1953. – **40**, 10. – P. 753 – 758.
9. *Foy R. H., Smith R. V.* The role of carbohydrate accumulation in the growth of planktonic *Oscillatoria* species // British Phycological Journal. – 1980. – **15**, 2. – P.139 – 150.
10. *Gibson C. E.* Growth rate, maintenance energy and pigmentation of planktonic Cyanophyta during one-hour light: Dark cycles // British Phycological Journal. – 1985. – **20**, 2. – P.155 – 161.
11. *Grobbelaar J. U., Soeder C. J.* Respiration losses in planktonic green algae cultivated in raceway ponds // J. Plankt. Res. – 1985. – **7**, 4. – P. 497 – 506.
12. *Handa N.* Carbohydrate metabolism in the marine diatom *Skeletonema costatum* // Mar. Biol. – 1969. – **4**, 3. – P. 208 – 214.
13. *Markager S., Jespersen A.-M., Madsen T. V., Berdalet E., Weisburd R.* Diel changes in dark respiration in a plankton community // Hydrobiologia. – 1992. – **238**, 1. – P. 119 – 130.
14. *Markager S., Sand-Jensen K.* Patterns of night-time respiration in a dense phytoplankton community under a natural light regime // J. Ecol. – 1989. – **77**, 1. – P. 49 – 61.

Поступила 15 июля 2014 г.

После доработки 29 сентября 2014 г.

**Найпростіші моделі росту микроводорослей. 10. Динаміка загального біохімічного складу клітин микроводорослей. Р. П. Тренкеншу, Т. М. Новікова.** Розроблена динамічна математична модель, котра зв'язує процеси синтезу та перетворення біохімічних складових клітин микроводорослей, на основі явища зміни загального біохімічного складу микроводорослей при зміні світло-темнових умов росту в культурі та поділу вуглеводів і ліпідів на структурні та резервні форми. Отримана система диференціальних рівнянь дозволяє описати динаміку зміни біохімічного складу: вуглеводів, білків і ліпідів микроводорослей в процесі їх вирощування в залежності від факторів зовнішнього середовища та внутрішньої організації фотобіосинтетичних процесів

**Ключові слова:** микроводорості, вуглеводи, білки, ліпіди, моделювання, управління біохімічним складом

**The simplest models of microalgae growth. 10. General dynamics biochemical composition cells. R. P. Trenkenshu, T. M. Novikova.** The dynamic mathematical model was developed that relates the processes of synthesis and transformation of biochemical composition of cell microalgae, based on the phenomenon changes the total biochemical composition of microalgae by changing the light-dark growth conditions in culture and division of carbohydrates and lipids in the structural and reserve forms. The obtained system of differential equations can describe the dynamics of changes biochemical composition: carbohydrates, proteins and lipids in microalgae during their growth in culture, depending on environmental factors and internal organization photo-biosynthesis processes.

**Key words:** microalgae, carbohydrates, proteins, lipids, modeling, biochemical composition control.