

СООТНОШЕНИЕ РЕЗЕРВНЫХ И СТРУКТУРНЫХ КОМПОНЕНТОВ БИОМАССЫ КАК КЛЮЧЕВОЙ ПАРАМЕТР РОСТА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Тренкеншу Р.П., Лелеков А.С.

Институт морских биологических исследований им. А.О.Ковалевского РАН
пр. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РФ; e-mail: a.lelekov@yandex.ru

Поступила в редакцию: 02.07.2018.

Аннотация. Работа посвящена анализу существующих математических моделей, описывающих зависимость продуктивности микроводорослей от различных факторов среды, и выявлению ключевых параметров, которые могут быть положены в основу теории роста культуры низших фотоавтотрофов. Показано, что максимальные скорости роста микроводорослей определяются содержанием ключевого фермента или переносчика в клетке, участвующего в реакциях энергообмена. Применение метода линейных сплайнов при описании зависимости продуктивности или удельной скорости роста от внешних параметров среды или внутренних параметров культуры позволяет чётко определить границы лимитированного роста, а также получить простые интегральные решения динамики плотности биомассы или её компонентов от времени. Для условий лимитированного роста продуктивность культуры линейно связана с величиной приведённой плотности потока субстрата или соотношением резервных и структурных компонентов биомассы.

Ключевые слова: продуктивность, удельная скорость роста, приведённая плотность потока, лимитирующий фактор, лимитирующее звено, метод линейных сплайнов.

Исследования зависимости скорости роста культуры микроводорослей от абиотических факторов среды занимают одно из центральных мест в современной альгологии. Полученные данные позволяют судить об общих тенденциях роста микроводорослей, их восприимчивости к различным условиям. Особое место занимают исследования субстратзависимого роста микроводорослей, проводимые на культурах. Главным достоинством использования культур является возможность получения воспроизводимых результатов, которые позволяют находить не только закономерности влияния экологических факторов среды на выращиваемые объекты, но и дать количественную оценку этого влияния. Без таких данных невозможно изучение метаболических процессов, происходящих на клеточном, организменном или популяционном уровнях. Количественная оценка экспериментальных результатов подразумевает расчёт или определение конкретных параметров роста. К основным ростовым параметрам можно отнести продуктивность культуры или скорость роста (валовая, средняя, максимальная), темп деления или удельная скорость роста, максимальная биомасса при накопительном культивировании, удельная скорость поддержания (эндогенного расхода), экономический коэффициент или потребность клеток в субстрате. Среди встречающихся в литературе биохимических параметров отметим концентрацию, содержание, продукцию (скорость синтеза) какого-либо компонента биомассы. К энергетическим отнесём эффективность преобразования энергии клетками (КПД фотобиосинтеза), интегральный коэффициент поглощения энергии и пр.

Количество исследований роста и биохимического состава микроводорослей в культуре огромно и составляет тысячи опубликованных экспериментальных работ. Большинство опытов проведено с периодической культурой микроводорослей и практически без использования математического анализа данных с помощью даже простейших моделей роста. Несмотря на относительно небольшое число экспериментальных работ с непрерывными культурами микроводорослей, основные успехи в области изучения роста микроводорослей достигнуты именно при работе в таких режимах выращивания. Особенностью непрерывных культур является возможность достижения динамически равновесного состояния. В этом случае стабилизируются все характеристики культуры, строго контролируется воспроизводимость результатов, любой анализ производится без вмешательства в процессы роста. Здесь появляется возможность определения удельной скорости роста с любой заданной точностью, а выполняющееся условие: все удельные скорости равны и равны удельной скорости потока, – позволяет находить зависимости биохимического состава клеток от условий внешней среды. Более сложная ситуация наблюдается в периодической культуре микроводорослей, когда вмешательство в процессы роста нежелательно, но без отбора проб невозможен анализ состояния культуры и приходится искать компромисс, который каждый исследователь находит произвольно. Это приводит к ограничению сопоставимости результатов.

Накопленные к настоящему моменту знания о росте и фотосинтезе микроводорослей, особенно в области управляемого фотобиосинтеза, вместе с уже устоявшимися представлениями и принципами биологии и биофизики, позволяют вплотную подойти к решению проблем, связанных с созданием теории роста микроводорослей в культуре. Разработка кинетической теории роста микроводорослей и появляющаяся при этом возможность математического моделирования очень важна не только с точки зрения практики, но и возможностей приложения в научных исследованиях.

Основная цель настоящей работы – анализ существующих подходов и разработка новых представлений, которые могут быть положены в основу кинетической теории роста микроводорослей в культуре.

Классические математические модели роста микроводорослей в накопительной культуре.

Математическое моделирование роста микроводорослей в накопительной культуре основывается на представлениях субстрат-зависимого роста по аналогии с ферментативной кинетикой: модель Моно, логистическая функция Ферхюльста-Пирля, либо их производные [1]. Указанные математические модели широко применяются при исследовании влияния различных факторов среды на скорость роста, а также используются при математическом описании накопления биологически ценных веществ. Для проточных культур микроводорослей использование уравнения Моно позволяет описать данные с высокой точностью, но применение его для накопительной культуры требует некоторых оговорок. В процессе накопительного роста культуры (особенно для плотных культур) клетки микроводорослей постоянно адаптируются к изменяющимся условиям, при этом биохимический состав биомассы может варьировать в широких пределах. С ростом величины биомассы обычно происходит смена лимитирующего фактора, ограничивающего скорость роста микроводорослей. Следовательно, уравнения, основанные на представлениях Моно, не применимы для описания всей накопительной кривой.

Довольно ограниченное количество теоретических работ, посвящённых моделированию динамики роста накопительной культуры, связано с тем, что решения дифференциальных уравнений для нестационарного процесса трудно представить в элементарных аналитических функциях. Так как при накопительном культивировании происходит смена лимитирующего фактора, накопительную кривую нельзя описать одним уравнением. Кривую следует разбивать на несколько участков, величина которых может варьировать в зависимости от внешних условий среды и индивидуальных особенностей клеток: 1. Можно выделить область, где рост ограничен внутренней организацией "узкого места" метаболизма, при этом удельная скорость роста постоянна и максимальна, а мы имеем дело с экспоненциальным ростом; 2. Можно выделить область, где скорость роста зависит от внешней концентрации лимитирующего субстрата. Возможно разделение накопительной кривой и на большее количество фаз роста. Так в [2] показано, что при культивировании микроводорослей в плоскопараллельных фотореакторах наблюдается линейная фаза роста, обусловленная гиперболическим снижением средней пространственной облучённости. Для культур микроводорослей линейный рост также может быть связан с газовым обеспечением [3]. Любая накопительная кривая характеризуется наличием стационарной фазы роста, которая мало изучена, поскольку для биотехнологии не представляет интерес с точки зрения реализации максимальных продуктивностей. В стационарной фазе наблюдаемая продуктивность равна нулю, при этом клетки микроводорослей способны накапливать ценные биологически активные вещества: углеводы, липиды, экзометаболиты и т. д. Исследование динамики биомассы накопительной культуры микроводорослей показало, что в стационарной фазе роста возможны колебания [4]. Остается невыясненным вопрос о природе подобных процессов, являются ли периодические изменения плотности вынужденными или автоколебаниями.

Таким образом, оперируя классическими параметрами биомассы, концентрацией лимитирующего субстрата и его потребностью и др., по-видимому, невозможно предложить модель, которая объясняет рост накопительной культуры микроводорослей. Для построения такой модели необходимо введение новых параметров, которые учитывают современные представления об организации узкого места метаболизма, о потоках лимитирующего субстрата в узкое место метаболизма и т. д.

Максимальные скорости синтеза биомассы. Основой метаболизма микроводорослей является фотосинтез. В процессе фотосинтеза выделяют две стадии: световую и темновую. Световая стадия включает этапы от поглощения света пигментами до фосфорилирования, при котором низкоэнергетические формы аденозинфосфатов (АДФ) и никотинамидадениндинуклеотидфосфатов (НАДФ⁺) восстанавливаются до высокоэнергетических форм (АТФ и НАДФ·Н). Темновая стадия представляет собой цикл Кальвина, при котором за счёт энергии окисления АТФ и НАДФ·Н до АДФ и НАДФ⁺ из минерального углерода синтезируется органический углерод. Синтез биомассы из биогенных элементов представляет собой разветвленную цепь ферментативных и транспортных реакций и происходит также с участием энергии окисления АТФ и НАДФ·Н [5-7].

Многие виды микроводорослей являются облигатными фототрофами (особенно ярко это выражено у некоторых видов синезелёных водорослей), для них характерно разделение процессов энергетического и конструктивного метаболизма, а единственным источником энергии для синтеза биомассы являются макроэрги АТФ и НАДФ·Н. Базируясь на такой простейшей обобщённой модели, рост микроводорослей можно представить как процесс биосинтеза химических структур клетки из минеральных веществ за счёт энергии высокопотенциальных форм макроэргов (E_+), т.е., рост микроводорослей можно рассматривать как совокупность энергообменных реакций. Соответственно, понятия скорости роста и скорости энергообмена являются эквивалентными, а предельные скорости энергообмена будут определять предельные скорости роста. Максимальные скорости энергообмена могут реализовываться только при всех благоприятных физико-химических условиях среды (температура, pH, полное минеральное и световое обеспечение и т.д.). В этом случае максимальная скорость синтеза биомассы будет пропорциональна общему количеству ключевого фермента (или переносчика) и максимальной эффективности преобразования энергии макроэргов в химическую энергию, запасённую в биомассе. Если биомасса (B) содержит ключевой комплекс (F_0) в количестве f на единицу биомассы ($f = F_0/B$), а максимальная эффективность преобразования энергии макроэргов в химическую энергию биомассы – φ^0 , то для максимальной скорости синтеза биомассы можно записать:

$$P_{max}^0 = \frac{\varphi^0}{\theta^0} \zeta \left(\frac{dE_+}{dt} \right)_{max} = \frac{\varphi^0}{\theta^0} \zeta \mu^e F_0 = \frac{\varphi^0}{\theta^0} \zeta f \mu^e B. \quad (1)$$

где θ^0 – коэффициент перевода энергетических единиц в единицы биомассы, который обычно называют калорийностью биомассы; ζ – свободная энергия одной молекулы макроэрга; μ^e – активность ключевого фермента.

Величина максимальной скорости синтеза биомассы не может являться независимым параметром для характеристики роста, т. к. зависит от количества фермента или биомассы. Разделив максимальную скорость синтеза на биомассу, получим максимальную удельную скорость роста:

$$\mu_{max} = \frac{P_{max}^0}{B} = \frac{\varphi^0}{\theta^0} \zeta f \mu^e. \quad (2)$$

По сути, определяемая таким образом максимальная удельная скорость роста не зависит от внешних потоков минерального и энергетического (светового) питания микроводорослей. Из формулы видно, что максимальная удельная скорость роста определяется содержанием ключевого фермента или переносчика в клетке, участвующего в реакциях энергообмена. Количественно это содержание отражает величина f . В кинетическом смысле данная характеристика количественно отражает понятие, называемое в биокинетике лимитирующим звеном или узким местом метаболизма.

Метод линейных сплайнов (метод касательных).

В случае лимитированного роста продуктивность культуры, в соответствии с принципами минимума и "узкого места", определяется потоком лимитирующего субстрата (количество молекул, приходящее на единицу площади в единицу времени), а также количеством и активностью ключевого фермента, который перерабатывает данный субстрат. Обозначим через (λ) величину приведённой плотности потока лимитирующего субстрата в "узкое место" метаболизма:

$$\lambda_i = \frac{\varphi_e \cdot I_n}{\mu_e \cdot F_0}, \quad \lambda_s = \frac{\varphi_e \cdot I_s}{\mu_e \cdot F_0},$$

где I_n – плотность потока квантов фотосинтетически активной радиации (ФАР), поглощаемых культурой, квант/(м²·с); φ_e – число молекулы макроэрга, восстанавливающихся за счёт одного кванта, мол./квант; μ_e – активность ключевого комплекса, регулирующего энергообмен в клетке, 1/с; F_0 – число ключевых регуляторов энергообмена, приходящееся на единицу освещаемой поверхности культуры, мол./м² (для λ_s – аналогично).

Идеализированная модель взаимосвязи скорости или удельной скорости синтеза биомассы с λ для светового или минерального ограничения будет иметь вид:

$$\mu_{norm} = P_{norm} = \begin{cases} \lambda_s; \lambda_s \leq \lambda_i \\ \lambda_i; \lambda_s \geq \lambda_i \\ I; \lambda_i \geq I, \lambda_s \geq I \end{cases}, \quad (3)$$

где μ_{norm} , P_{norm} – нормированная (на максимальную) продуктивность и удельная скорость синтеза биомассы.

Достоинством (3) является чёткое определение точки смены лимитирующего фактора или звена, если рассмотреть поток субстрата внутри клетки. В окрестностях этой точки возможны отклонения экспериментальных данных от идеализированной ломаной (3). Для повышения точности описания экспериментальных данных мы можем разбить кривую на большее количество участков, каждый из которых опишем линейным сплайном. Метод линейных сплайнов или метод касательных широко применяется во многих науках, позволяя описать сложные процессы простыми уравнениями. Применительно к биокинетике, ранее показано [8], что внутренняя организация "узкого места" метаболизма определяет характер зависимости скорости процесса от приведённой плотности потока: чем лучше организована система, тем ближе эта зависимость к ломаной (3); самой низкопродуктивной организации соответствует гиперболическая зависимость, выражаемая уравнением Михаэлис-Ментен.

Общее уравнение (3) может быть записано как для внешних потоков, так и для потоков лимитирующего субстрата на ключевой фермент внутри клетки. Вычленим в общей биомассе (B) клетки две основные макромолекулярные формы – структурную (B_{str}) и резервную (B_{res}):

$$B = B_{str} + B_{res}.$$

В процессе метаболизма микроводорослей скорость синтеза биомассы будет определяться суммой скоростей синтеза структурных и накопления или расхода ресурсных составляющих:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{dB_{str}}{dt} + \frac{dB_{res}}{dt}.$$

Скорость синтеза структуры определяется количеством ресурсной биомассы, а также активностью ключевого фермента. Скорость образования ресурсных составляющих определяется приведенной плотностью потока внешнего субстрата. Если скорость синтеза некоторых промежуточных соединений (интермедиатов) выше скорости образования структуры, то в клетке будут накапливаться резервные соединения, в противном случае, количество интермедиатов будет уменьшаться. Обозначим через ε величину соотношения структурной и резервной биомассы:

$$\varepsilon = \frac{B_{res}}{B_{str}}.$$

Таким образом, если соотношение ε больше либо равно некоторому насыщающему значению $\varepsilon \geq \varepsilon_{sat}$, скорость синтеза структуры будет максимальна, при $\varepsilon < \varepsilon_{sat}$, скорость будет линейно зависеть от ε :

$$\mu_{str}^{norm} = P_{str}^{norm} = \frac{q_{rs}}{\varepsilon_{sat}} \begin{cases} \varepsilon; \varepsilon < \varepsilon_{sat} \\ \varepsilon_{sat}; \varepsilon \geq \varepsilon_{sat} \end{cases}, \quad (4)$$

где q_{rs} – экономический коэффициент преобразования резервной в структурную биомассу.

Скорость образования резервной составляющей биомассы будет определяться приведённой плотностью потока субстрата λ_s согласно (3). Отметим, что уравнения (3) и (4) эквивалентны. Величина приведённой плотности потока λ в (3) – неизмеряемый параметр. В свою очередь в (4) скорости выражены через измеряемую величину ε , которую можно определить биохимически. Приведём некоторые примеры использования (4) для описания роста культуры микроводорослей в тех или иных условиях.

Светозависимый рост.

Рассматривая влияние света на синтез биомассы микроводорослей в фотоавтотрофной культуре необходимо учитывать последовательность световых и темновых реакций, при которых ассимилируется минеральный углерод и за счет световой энергии в цикле Кальвина преобразуется в полисахариды (B_{res}). В свою очередь, эти первичные углеводы служат источником энергии и углеродных скелетов для всех последующих процессов биосинтеза клеточных структур (B_{str}). Систему уравнений, описывающую динамику трансформации структурных и ресурсных форм биомассы микроводорослей при фотоавтотрофном росте:

$$\begin{cases} \frac{dB_{str}}{dt} = \frac{\mu_{mrs} q_{rs}}{\varepsilon_{sat}} B_{str} \begin{cases} \varepsilon; \varepsilon < \varepsilon_{sat} \\ \varepsilon_{sat}; \varepsilon \geq \varepsilon_{sat} \end{cases} - \mu_r B_{str} \\ \frac{dB_{res}}{dt} = \frac{\mu_m B_{str}}{I_{0sat}} \begin{cases} I_0; I_0 < I_{0sat} \\ I_{0sat}; I_0 \geq I_{0sat} \end{cases} - \frac{\mu_{mrs}}{\varepsilon_{sat}} B_{str} \begin{cases} \varepsilon; \varepsilon < \varepsilon_{sat} \\ \varepsilon_{sat}; \varepsilon \geq \varepsilon_{sat} \end{cases} \end{cases},$$

где μ_{mrs} – удельная скорость трансформации ресурсных веществ в структурные; μ_r – удельная скорость естественного распада структур; I_0 – внешняя облучённость

Таким образом, если рассматривать влияние света на роста культуры микроводорослей, можно сделать вывод, что продуктивность в целом зависит как от условий освещения (I_0), так и от соотношения ресурсных и структурных составляющих биомассы клеток (ε).

Субстратзависимый рост.

Рассмотрим рост культуры микроводорослей в условиях недостатка азота. Азотистые соединения, находящиеся в клетках N_{cell} , представим в виде двух основных частей: структурные и резервные формы. К структурной части относим азот, связанный в структуре клеточной массы N_{str} . Эта часть биомассы в основном представлена белками. Резервная часть азота в клетках N_{res} представлена той частью, которая еще не вошла в структурные формы и рассматривается как субстрат в последовательности метаболических реакций (интермедиаты) [9]. Обозначим через $\varepsilon_{r/s}$ и $\varepsilon_{N/s}$ отношение концентрации резервного азота и концентрации внеклеточного азота к структурному:

$$\varepsilon_{r/s} = \frac{N_{res}}{N_{str}}, \varepsilon_{N/s} = \frac{N}{N_{str}}.$$

Систему дифференциальных уравнений, описывающих изменение форм азота микроводорослей в культуре можно представить в виде:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_{str}}{dt} = \mu_m N_{str} \frac{1}{\varepsilon_{r/s}^{sat}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon_{r/s}, \varepsilon_{r/s} \leq \varepsilon_{r/s}^{sat} \\ \varepsilon_{r/s}, \varepsilon_{r/s} \geq \varepsilon_{r/s}^{sat} \end{array} \right. \\ \frac{dN_{res}}{dt} = \mu_{Nm} N_{str} \frac{1}{\varepsilon_{N/s}^{sat}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon_{N/s}, \varepsilon_{N/s} \leq \varepsilon_{N/s}^{sat} \\ \varepsilon_{N/s}, \varepsilon_{N/s} \geq \varepsilon_{N/s}^{sat} \end{array} \right. - \mu_m N_{str} \frac{1}{\varepsilon_{r/s}^{sat}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon_{r/s}, \varepsilon_{r/s} \leq \varepsilon_{r/s}^{sat} \\ \varepsilon_{r/s}, \varepsilon_{r/s} \geq \varepsilon_{r/s}^{sat} \end{array} \right. \end{array} \right.$$

где μ – удельная скорость роста культуры, сут⁻¹; N – концентрация азота в среде, г/л; N_{res} , N_l – насыщающие концентрации резервного и азота в среде, при которых скорость достигает максимального значения; μ_{Nm} – максимальная удельная скорость поступления азота в клетки, сут⁻¹; μ_m – максимальная удельная скорость включения азота в структуру клетки (или синтеза структурных компонентов), сут⁻¹.

Форма зависимости макромолекулярного состава биомассы микроводорослей от азота определяется соотношением значений притока азота извне и синтеза структурных компонентов клеток. Достоинством предложенного подхода является возможность получения простых интегральных решений системы в конкретных условиях.

Заключение.

Предложенная в работе модель зависимости скорости от приведённой плотности потока лимитирующего субстрата λ в виде линейных сплайнов есть идеализация, которая позволяет получить простые уравнения связи ключевых видоспецифических параметров микроводорослей, а также определить точку переключения лимитирующих факторов. В точных науках линейная идеализация позволяет сформулировать законы, которые в дальнейшем приводят к возникновению теории. В данной работе показано, что описание линейными сплайнами зависимости скорости роста от соотношения резервных и структурных компонентов биомассы ε имеет не только фундаментальное, но и прикладное значение, так как ε , в отличие от λ , есть измеряемая величина. Интегрируя (4) для условий накопительной культуры, можно получить простые аналитические формулы динамики изменения биомассы или её компонентов во времени, верификация которых не представляет трудности.

Работа выполнена в рамках госзадания по НИР «Разработка научных основ решения гидробиологических и биотехнологических проблем интегрированного управления прибрежными зонами» № АААА-А18-118021350003-6.

Список литературы / References:

1. Лелеков А.С., Геворгиз Р.Г., Гаврилов П.Е. Динамическая модель субстратзависимого роста накопительной культуры микроводорослей. *Вопросы современной альгологии*, 2016, № 2 (12), URL: <http://algology.ru/970>. [Lelekov A.S., Gevorgiz R.G., Gavrilov P.E. Dynamic model of substrate-dependent growth of microalgae batch culture. *Voprosy sovremennoj al'gologii*, 2016, no. 2 (12), URL: <http://algology.ru/970>. (In Russ.)]
2. Тренкеншу Р.П., Лелеков А.С., Новикова Т.М. Линейный рост морских микроводорослей в культуре. *Морской биологический журнал*, 2018, т. 3, № 1, с. 53-60, DOI: 10.21072/mbj.2018.03.1.06. [Trenkenshu R.P., Lelekov A.S., Novikova T.M. Linear growth of marine microalgae in culture. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 53-60, DOI: 10.21072/mbj.2018.03.1.06. (In Russ.)]
3. Тренкеншу Р.П., Лелеков А.С. *Моделирование роста микроводорослей в культуре*. Севастополь: ООО "Константа-Принт", 2017, 152 с. [Trenkenshu R.P., Lelekov A.S. *Modeling of microalgae growth in culture*. Sevastopol: ООО "Konstanta-Print", 2017, 152 p. (In Russ.)]
4. Лелеков А.С., Геворгиз Р.Г. Динамика плотности культуры микроводорослей в стационарной фазе роста. *Бюллетень Государственного Никитского Ботанического Сада*, 2013, 108, с. 39-44, URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23916885>. [Lelekov A.S., Gevorgiz R.G. Dynamics of microalgae culture density in the stationary growth phase. *Bulletin Of The State Nikitsky Botanical Garden*, 2013, 108, pp. 39-44, URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23916885>. (In Russ.)]
5. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кернер К. *Ботаника. Том 2. Физиология растений*. М: Академия, 2008, 496 с. [Zitte P., Weiler E.W., Kadereit V., Bresinsky A., Koerner K. *Botany. Volume 2. Plant physiology*. М: Academia, 2008, 496 p. (In Russ.)]
6. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. *Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты*. М: Академия, 2006, 448 с. [Mokronosov A.T., Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. *Photosynthesis. Physiological, ecological and biochemical aspects*. М: Academia, 2006, 448 p. (In Russ.)]
7. Рубин А.Б., Кренделева Т.Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза. *Успехи биологической химии*, 2003, 43, с. 225-266. [Rubin A.B., Krendeleva T.E. regulation of primary processes of photosynthesis. *Uspekhi biologicheskoy himii*, 2003, 43, pp. 225-266. (In Russ.)]
8. Тренкеншу Р.П. *Кинетика субстратзависимых реакций при различной организации метаболических систем*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005, 89 с. [Trenkenshu R.P. *Kinetics of substrate-dependent reactions in different organization of metabolic systems*. Sevastopol: ENKOSI-Gidrofizika, 2005, 89 p. (In Russ.)]
9. Тренкеншу Р.П., Лелеков А.С. Модель трансформации форм азотистых соединений клетками. *Вопросы современной альгологии*, 2018, № 1 (16), URL: <http://algology.ru/1247>. [Trenkenshu R.P., Lelekov A.S. Model of

transformation of the nitrogen compounds by microalgae cells. *Voprosy sovremennoj al'gologii*, 2018, no. 1 (16), URL: <http://algology.ru/1247>. (In Russ.)]

THE RESERVE AND STRUCTURAL COMPOUNDS OF BIOMASS RATIO AS A KEY PARAMETER FOR THE MICROALGAE GROWTH

Trenkenshu R.P., Lelekov A.S.

Institute of Marine Biological Research. A.O. Kovalevsky
Nachimov av., 2, Sevastopol, 299011, Russia; e-mail: a.lelekov@yandex.ru

Abstract. The work is devoted to the analysis of existing mathematical models describing the dependence of the microalgae productivity on environmental factors, and the identification of key parameters that can be the basis of the theory lower photoautotrophs culture growth. It is shown that the maximum growth rates of microalgae are determined by the content of the key enzyme or carrier in the cell involved in energy exchange reactions. The use of the linear spline method in describing the dependence of productivity or specific growth rate on the external environmental parameters or internal parameters of the culture allows to clearly define the limits of limited growth, as well as to obtain simple integrated solutions of the dynamics of biomass density or its components. For conditions of limited growth, the productivity of culture is linearly related to the value of the reduced flux density of the substrate flow or the ratio of reserve and structural biomass compounds.

Key words: *productivity, specific growth rate, reduced flux density, limiting factor, limiting link, linear splines.*