

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРЕД-ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОЙ ФАЗЫ РОСТА В КУЛЬТУРЕ МИКРОВОДОРΟΣЛЕЙ

Тренкеншу Р.П., Ширияев А.В., Горбунова С.Ю.

ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»
ул. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РФ; e-mail: svetlana_8423@mail.ru
Поступила в редакцию: 12.07.2021

Аннотация. В данной статье рассмотрен рост микроводорослей в накопительной культуре до экспоненциальной фазы. Использована упрощённая модель для описания динамики ресурсной и структурной компонент. Математически модель представлена системой дифференциальных уравнений. Получены решения для данной системы. Представлены модельные кривые для различных начальных соотношений ресурсной и структурной компонент. Показано, что динамика биомассы существенно зависит не только от внешних условий культивирования микроводорослей, но и от начального соотношения компонент биомассы. При определенных начальных соотношениях компонент наблюдается также и отрицательная динамика роста на начальном этапе. Такое поведение обусловлено высоким относительным содержанием ресурсов в биомассе. Из решения уравнений следует, что необходимым условием перехода в экспоненциальную фазу является постоянство соотношения компонент во времени. Таким образом, пред-экспоненциальная фаза является переходным, или адаптационным, процессом периодической культуры. При этом удельные скорости биохимических процессов и биохимический состав в клетках микроводорослей постоянно изменяются. С течением времени должен сформироваться определенный биохимический состав, который соответствует заданным световым условиям.

Ключевые слова: микроводоросли, биохимический состав, скрытая фаза роста, адаптация, удельная скорость роста, экспоненциальный рост, моделирование.

Периодическая (накопительная) культура является наиболее распространенным способом культивирования и исследования роста микроводорослей, главным достоинством которых, как модельного объекта являются их высокая скорость размножения и малые размеры. Культура микроводорослей представляет собой популяцию клеток. Накопительная культура характеризуется последовательностью фаз роста, причём первая фаза – пред-экспоненциальная – наименее изученная. В этой фазе роста клетки микроводорослей адаптируются к новым заданным условиям среды [1]. Другими словами, при переводе микроводорослей из условий лимитирования по питательным веществам на свежую (полную по составу) питательную среду, они либо не размножаются, либо отстают по скорости размножения от обычного, свойственного данному виду темпу размножения. Детальное изучение переходных процессов в клетках микроводорослей, позволяет сделать количественную оценку адаптационных явлений. Количественное описание пред-экспоненциальной фазы позволит контролировать процесс адаптации или сводить его к минимуму. Для микроводорослей продолжительность этой фазы составляет от одного до нескольких дней, при этом длительность зависит от количества инокулята и фазы роста, на которой инокулят был взят для культивирования, а также внешних условий выращивания [2]. Далее, при заданных условиях минерального и светового обеспечения, культура растёт экспоненциально с максимальной удельной скоростью роста всех компонентов клеток и биомассы в целом. [3] Отметим, что экспоненциальный рост микроводорослей возможен и в случае лимитирования культуры питательными веществами или светом, но при условии их постоянства.

В рамках данной статьи рассмотрим биомассу микроводорослей, состоящую из двух компонент: ресурсной и структурной частей. Такой подход впервые был использован в работе [4] для количественного описания процессов трансформации макромолекулярных форм биомассы микроводорослей в темноте.

Цель работы – используя упрощённую математическую модель исследовать динамику структурной и резервной форм биомассы микроводорослей в период пред-экспоненциальной фазы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Представим биомассу в виде суммы двух компонент: структурная форма (B_{str}) и ресурсная (B_{res}):

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

Система уравнений, описывающая фотосинтез ресурсных форм и их переход в структурные формы биомассы [5] в упрощенном виде может быть представлена как:

$$\begin{cases} \frac{dB_{res}}{dt} = \mu_m i_o B_{str} - \mu_{mrs} B_{res} \\ \frac{dB_{str}}{dt} = \mu_{mrs} q_{rs} B_{res} - \mu_r B_{str} \end{cases}, \quad (1)$$

где μ_{mrs} – максимальная удельная скорость трансформации ресурсных веществ в структурные,
 μ_m – максимальная удельная скорость синтеза продуктов световой стадии,
 q_{rs} – экономический коэффициент этого перехода,
 μ_r – удельная скорость естественного распада структур.

Решение такого типа систем уравнений сводится к преобразованию системы в дифференциальное уравнение второго порядка через выражение одной переменной в другую путём подстановок.

$$\frac{d^2 B_{res}}{dt^2} + (\mu_{mrs} + \mu_r) \frac{dB_{res}}{dt} + \mu_{mrs} (\mu_r - i_0 \mu_m q_{rs}) B_{res} = 0 \quad (2)$$

где введены обозначения:

$$\mu_1 = -\frac{(\mu_r + \mu_{mrs})}{2} + \sqrt{\left(\frac{\mu_r + \mu_{mrs}}{2}\right)^2 + \mu_{mrs} \mu_m q_{rs} i_0}$$

$$\mu_2 = -\frac{(\mu_r + \mu_{mrs})}{2} - \sqrt{\left(\frac{\mu_r + \mu_{mrs}}{2}\right)^2 + \mu_{mrs} \mu_m q_{rs} i_0}$$

Введем величину для описания динамики структурной и резервной форм биомассы – отношение резервной формы к структурной:

$$\varepsilon = \frac{B_{res}}{B_{str}} \quad (3)$$

Решение системы уравнений будет иметь вид:

$$B_{res} = B_{0res} \frac{1}{\varepsilon_0} (k_1 e^{\mu_1 t} + k_2 e^{\mu_2 t}), \quad (4)$$

$$B_{str} = B_{0str} \frac{1}{\mu_m i_0} [(\mu_1 + \mu_{mrs}) k_1 e^{\mu_1 t} + (\mu_2 + \mu_{mrs}) k_2 e^{\mu_2 t}]$$

где $B_{res} = B_{0res}$, $B_{str} = B_{0str}$, $\varepsilon_0 = \frac{B_{0res}}{B_{0str}}$ – начальные условия при $t = 0$,

$$k_1 = \frac{\mu_m i_0 - \mu_2 \varepsilon_0 - \mu_{mrs} \varepsilon_0}{\mu_1 - \mu_2}, \quad k_2 = \varepsilon_0 - k_1 = \frac{\mu_1 \varepsilon_0 + \mu_{mrs} \varepsilon_0 - \mu_m i_0}{\mu_1 - \mu_2},$$

Концентрация биомассы в культуре представляет собой сумму концентраций резервных и структурных биохимических составляющих:

$$B = B_0 \frac{1}{\mu_m i_0 (\varepsilon_0 + 1)} [(\mu_1 + \mu_{mrs} + \mu_m i_0) k_1 e^{\mu_1 t} + (\mu_2 + \mu_{mrs} + \mu_m i_0) k_2 e^{\mu_2 t}] \quad (5)$$

Для отношения составляющих биомассы получим выражение:

$$\varepsilon = \mu_m i_0 \frac{k_1 e^{\mu_1 t} + k_2 e^{\mu_2 t}}{(\mu_1 + \mu_{mrs}) k_1 e^{\mu_1 t} + (\mu_2 + \mu_{mrs}) k_2 e^{\mu_2 t}} \quad (6)$$

Соотношение ресурсной/структурной форм биомассы имеет стационарную величину во времени ε_{ln} для всех начальных ε_0 . Это стационарное состояние обусловлено экспоненциальным ростом, когда наблюдаются постоянные соотношения компонентов клеток. Данное соотношение можно вычислить по формуле:

$$\varepsilon_{ln} = \lim_{t \rightarrow \infty} \mu_m i_0 \frac{k_1 e^{\mu_1 t} + k_2 e^{\mu_2 t}}{(\mu_1 + \mu_{mrs}) k_1 e^{\mu_1 t} + (\mu_2 + \mu_{mrs}) k_2 e^{\mu_2 t}} = \frac{\mu_m i_0}{\mu_1 + \mu_{mrs}} \quad (7)$$

Графическое представление.

Для построения всех кривых будем использовать коэффициенты из работы [4]:

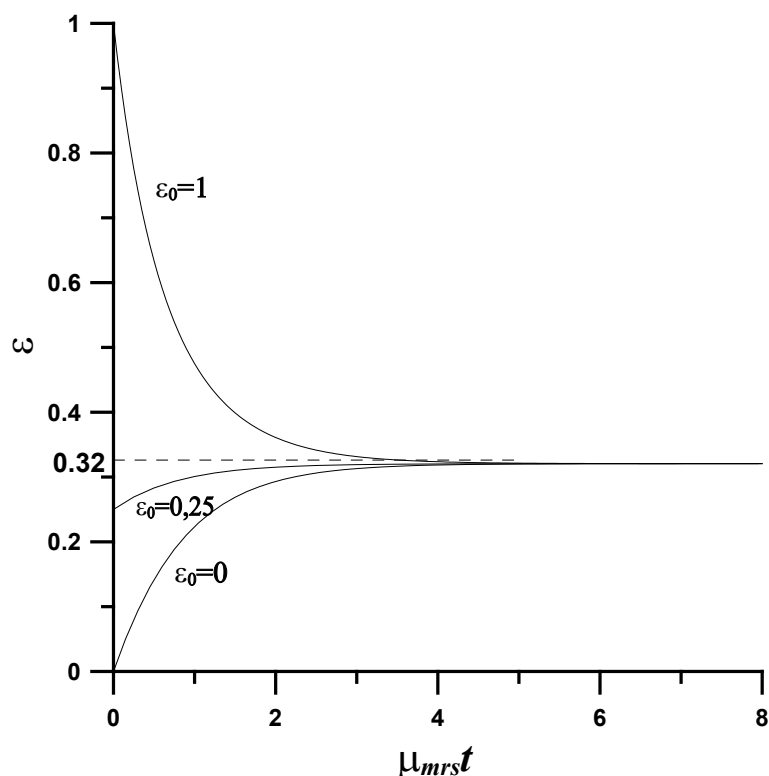


Рисунок 1. Динамика структурной и резервной форм биомассы микроводорослей в зависимости от начальной величины ε_0 : 0; 0,25; 1

$$\frac{\mu_r}{\mu_{mrs}} = 0,05; \quad \frac{\mu_m}{\mu_{mrs}} = 1,2; \quad q_{rs} = 0,4.$$

Заметим, что данные величины являются специфическими для культуры, а также зависят от внешних условий: освещение, температура и т.д.

Пусть интенсивность света будет составлять 30% от интенсивности насыщения. Такое значение рассчитано на основании заданных условий культивирования:

$$i_0 = 0,3$$

Динамика соотношения ресурсные/структурные формы биомассы представлена на рисунке (рис. 1). Кривые построены в зависимости от начальной величины ε_0 : 0; 0,25; 1.

Из рисунка видно, что это соотношение имеет стационарную величину во времени ε_{ln} для всех начальных ε_0 . Это стационарное состояние обусловлено экспоненциальным ростом, когда наблюдаются постоянные соотношения компонентов клеток. Данное соотношение можно вычислить по формуле:

$$\varepsilon_{ln} = \lim_{x \rightarrow \infty} \mu_m i_0 \frac{k_1 e^{\mu_1 t} + k_2 e^{\mu_2 t}}{(\mu_1 + \mu_{mrs}) k_1 e^{\mu_1 t} + (\mu_2 + \mu_{mrs}) k_2 e^{\mu_2 t}} = \frac{\mu_m i_0}{\mu_1 + \mu_{mrs}}$$

Для указанных выше значений коэффициентов и относительной освещённости $\varepsilon_{ln} \approx 0,32$.

Графическая иллюстрация динамики концентрации биомассы с нормированием относительно значения начальной биомассы B_0 представлена на рисунке (рис. 2). Кривые также построены в зависимости от начальной величины ε_0 .

Из представленного рисунка видно, что отличительной особенностью обладает кривая с начальным значением $\varepsilon_0=1$. Наблюдается падение биомассы на начальном участке. Это обусловлено интенсивным переходом ресурсной формы в структурную с потерей биомассы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная модель описывает период адаптации клеток микроводорослей. Суть адаптации заключается в переходе на стационарное состояние, при котором удельные скорости составляющих биомассы и соотношение ε постоянны.

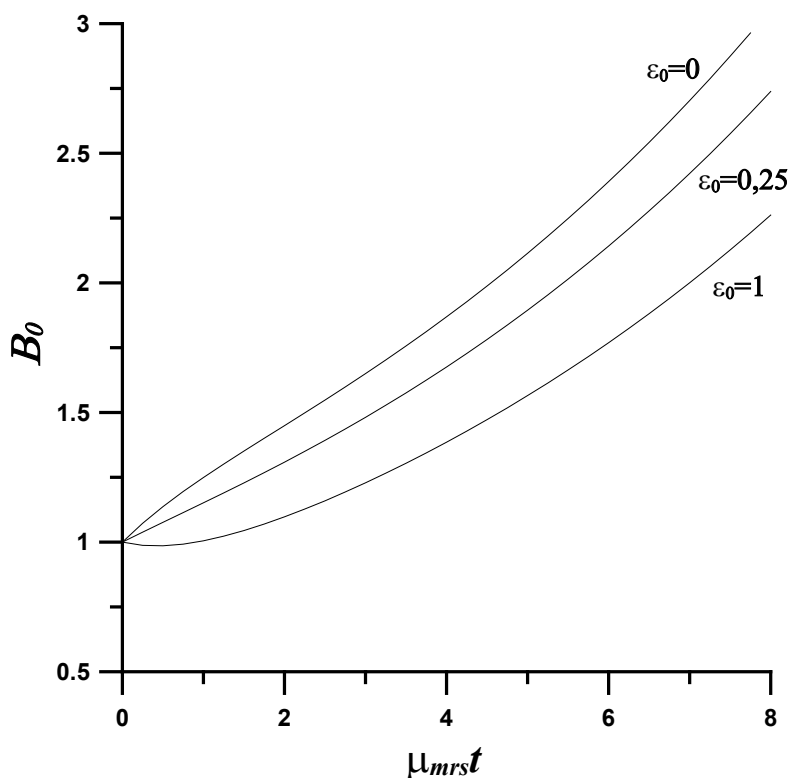


Рисунок 2. Динамика концентрации биомассы микроводорослей в зависимости от начальной величины ε_0

Показано, что динамика биомассы существенно зависит не только от внешних условий культивирования микроводорослей, но и от начального соотношения компонент биомассы. Из решения уравнений следует, что необходимым условием перехода в экспоненциальную фазу является постоянство соотношения компонент во времени. Таким образом, пред-экспоненциальная фаза является переходным, или адаптационным, процессом периодической культуры. При этом удельные скорости биохимических процессов и биохимический состав в клетках микроводорослей постоянно изменяются. С течением времени должен сформироваться определенный биохимический состав, который соответствует заданным световым условиям выращивания.

При определенных начальных соотношениях компонент наблюдается также и отрицательная динамика роста на начальном этапе выращивания, что обусловлено высоким относительным содержанием ресурсов в биомассе.

Исследования выполнены в рамках Госзадания ФИЦ ИнБЮМ № гос. регистрации 121030300149-0.

Список литературы / References:

1. Anning T., MacIntyre H.L., Pratt S.M., Sammes P.J., Gibb S., Geider R.J. Photoacclimation in the marine diatom *Skeletonema costatum*. *Limnology & Oceanography*, 2000, vol. 45, pp. 1807-1817.
2. Pirt S. John *Principles of microbe and cell cultivation*. Halsted Press, Division of John Wiley and Sons, New York, 274 p.
3. Тренкеншу Р.П. Культура микроводорослей как модельный объект в гидроэкологии. *Морской экологический журнал*, 2009, № 8, вып. 4, с. 41-52. [Trenkenshu R.P. Microalgae culture as a model object in hydroecology. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, no. 8, iss. 4, pp. 41-52. (In Russ.)]
4. Тренкеншу Р.П. Модификация уравнений динамики макромолекулярного состава микроводорослей. *Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Севастополь: Экоги-гидрофизика*, 2016, с. 448-451. [Trenkenshu R.P. Modification of the equations of dynamics of the macromolecular composition of microalgae. *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy. Sevastopol': Ekosi-gidrofizika*, 2016, pp. 448-451. (In Russ.)]
5. Тренкеншу Р.П. Влияние света на макромолекулярный состав микроводорослей в непрерывной культуре невысокой плотности (Часть 1). *Вопросы современной альгологии*, 2017, № 2 (14). [Trenkenshu R.P. The effect of light on the macromolecular composition of microalgae in a continuous culture of low density (Part 1). *Voprosy sovremennoj al'gologii*, 2017, no. 2 (14). (In Russ.)]

MODELING THE PRE-EXPONENTIAL GROWTH PHASE IN MICROALGAE CULTURE PIGMENTS

Trenkenshu R.P., Shiryayev A.V., Gorbunova S.Yu.

Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences
av. Nahimova 2, Sevastopol, 299011, Russia; e-mail: svetlana_8423@mail.com

Abstract. This article discusses the growth of microalgae in a batch culture before reaching the exponential phase. A simplified model is used to describe the dynamics of the reserve and structure. The model is represented by a system of differential equations. Solutions for this system have been obtained. Model curves for various initial ratios of the resource and structural components have been presented. It was shown that the biomass dynamics significantly depends not only on the external microalgae cultivation conditions but also on the initial reserve/structure ratio. At certain initial ratios, negative growth dynamics is also observed at the initial phase. This behavior is due to the high relative quantity of reserve in the biomass. It is shown that the reserve/structure ratio constancy is a necessary condition for the transition to the exponential phase. Thus, the pre-exponential phase is a transitional stage or adaptation process. During this stage, the specific rates of biochemical processes and the biochemical composition are constantly changing. Over time, a certain biochemical composition should be formed, which corresponds to the given light conditions.

Key words: *microalgae; biochemical composition; latent growth phase; adaptation; specific growth rate; exponential growth; modeling.*