

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 1

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
№ 3 с/к

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1980

В. И. ХОЛОДОВ, А. А. КАЛУГИНА-ГУТНИК

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОСТА ПРОРОСТКОВ ULVA RIGIDA AG. В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Рост и развитие проростков *Ulva rigida* Ag. изучали ранее [1], в результате чего установили некоторые особенности прорастания зиготы и эмбриоспоры и последующего их развития на самых ранних стадиях онтогенеза. Во время этих исследований главное внимание обращали на изменение внутренней структуры и характер деления клеток, длину и ширину проростков и совершенно не учитывали образования общего числа клеток в различные сезоны года. Основная цель данной работы — определить количественные закономерности увеличения числа клеток проростков ульвы на начальных этапах роста по сезонам и в разных экспериментальных условиях.

В основу этой статьи положены материалы опытов по росту проростков ульвы в лабораторных условиях и в море, подробно изложенные в работе [2]. Для математического анализа скорости роста введен новый параметр — общее число клеток, рассчитанное на основе данных о числе клеток по длине и ширине проростка с учетом процента двуслойности таллома.

Из всей совокупности экспериментальных данных отобраны такие, которые позволяют проследить рост проростков до относительно больших размеров (200 клеток и более). Кроме того, разброс данных должен быть не слишком большим. Поэтому для математического анализа взяты данные только трех экспериментов: 1) зима, рост проростков на окне в морской воде; 2) осень, рост проростков на балконе в среде Гольдберга и 3) лето, рост проростков в море.

По экспериментальным данным кривые роста или зависимости числа клеток в проростке¹ от его возраста $N=f(t)$. Дальнейшая обработка кривых проводилась с целью поиска закономерностей (либо механизмов) в процессе увеличения числа клеток в растущем талломе. Методом графического дифференцирования [3] построены зависимости скорости деления от числа клеток в талломе, т. е. $\frac{dN}{dt}=f(N)$. Полученные зависимости позволяют сделать выводы о наличии торможения или ускорения (либо отсутствии того и другого) скорости деления клеток с увеличением их числа. Дополнительная информация получена при изучении зависимости интенсивности деления и числа клеток в талломе, т. е.

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = f(t) \text{ и } \frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = f(N).$$

Рост проростков *U. rigida* зимой на окне в морской воде. Проанализирован рост ульвы за три месяца эксперимента (рис. 1), причем более подробно рассмотрен начальный этап роста проростков (рис. 2). Как видно из этих рисунков, скорость роста, или (точнее) скорость образования клеток, увеличивается по мере роста таллома, что вполне понятно: с ростом числа клеток в талломе увеличивается и число делений в нем, что приводит к экспоненциальному росту числа клеток. Гораздо больший интерес представляет зависимость скорости деления от числа клеток. Эта зависимость для начальных стадий роста (первый месяц) имеет линейный вид (3), т. е. образующиеся клетки не влияют

¹ Перечень признаков см. в [2].

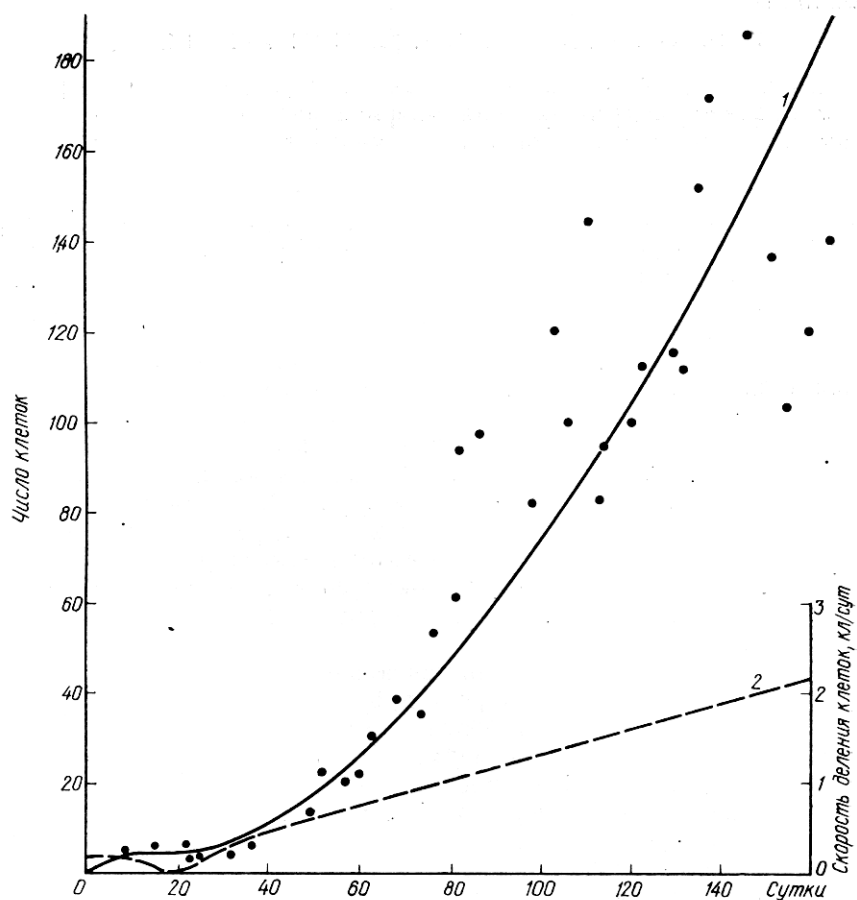


Рис. 1. Изменение числа (1) и скорости деления (2) клеток у проростков *U. rigida* в лабораторных условиях (зима, в морской воде).

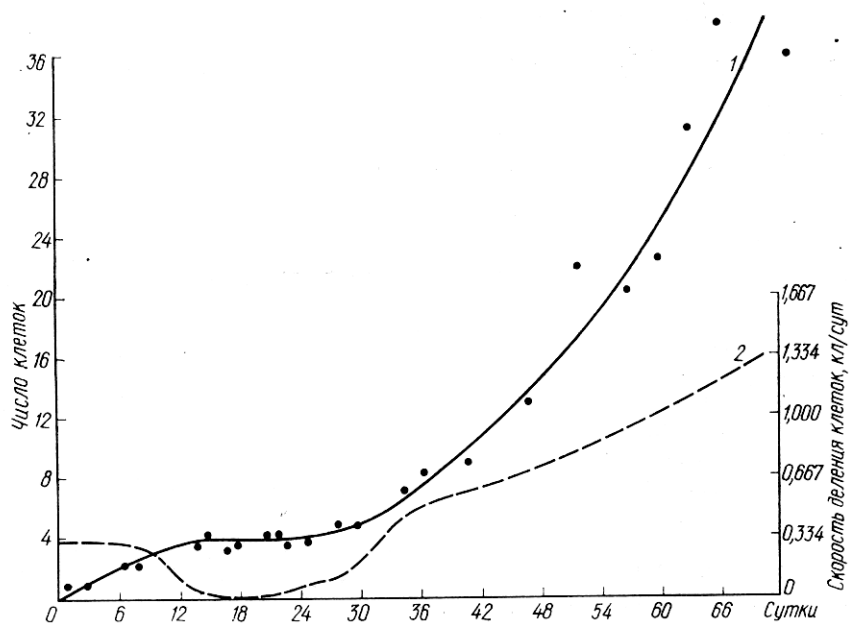


Рис. 2. Начальный период роста *U. rigida* зимой:
1 — число клеток, 2 — скорость их деления.

на скорость деления каждой клетки. Таким образом, скорость всей совокупности пропорциональна имеющемуся числу клеток:

$$\frac{dN}{dt} = kN + b, \quad (1)$$

где k — скорость деления дочерней клетки, а $k+b$ — скорость деления споры.

Проинтегрировав уравнение (1), найдем зависимость числа образовавшихся клеток от продолжительности жизни проростка:

$$N_t = \frac{1}{k} (e^{kt} - b). \quad (2)$$

Интересно проследить за изменением интенсивности деления клеток по мере увеличения их числа. Из (1) следует, что интенсивность деления клеток

$$\frac{dN}{Ndt} = \frac{kN+b}{N} = k + \frac{b}{N}. \quad (3)$$

Из уравнения (3) видно, что удельная скорость деления клеток плавно уменьшается от величины $k+b$ до k . Таким образом, в процессе роста проростков интенсивность деления клеток постепенно ослабевает.

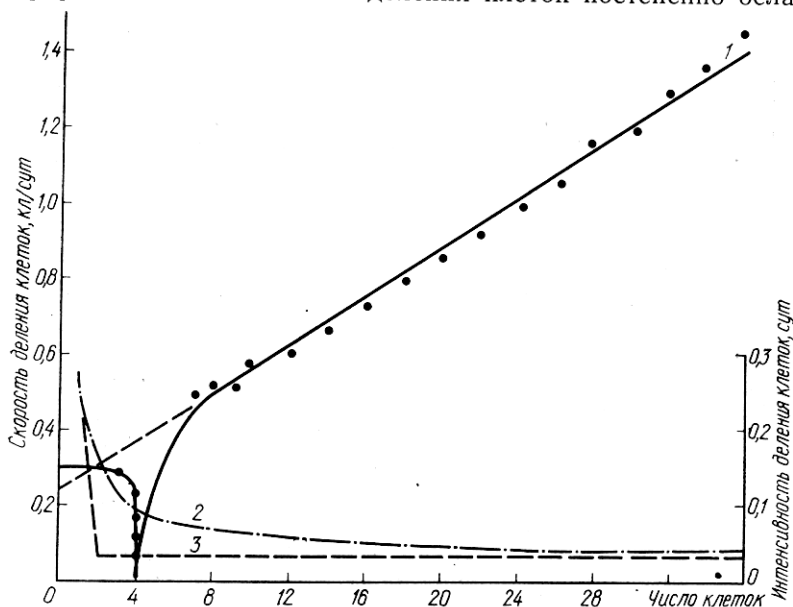


Рис. 3. Зависимость скорости деления клеток (1), средней интенсивности их деления (2) и интенсивности их деления после прорастания споры *U. rigida* (3) от числа клеток в проростке (зима, в морской воде).

Следовательно, с возрастом число делящихся клеток в талломе постепенно сокращается. Однако это противоречит линейной зависимости скорости деления от числа клеток в талломе (см. рис. 3 и уравнение (1)), из которой следует, что клетки делятся с постоянной скоростью, равной k . Это кажущееся противоречие легко разрешается, если принять во внимание, что развитие проростка начинается с одной клетки — споры. Вначале спора делится с большей скоростью, чем все последующие клетки, т. е. скорость деления споры равна $b+k$. Сразу после деления споры скорость деления образовавшихся клеток изменяется скачкообразно до k (рис. 3). Однако в начинающем расти проростке имеется базальная клетка, которая образует клетки таллома

с интенсивностью $b+k$. Дочерние клетки делятся с гораздо меньшей интенсивностью, равной k . Рост числа клеток в проростке подчиняется экспоненциальному закону, поэтому вклад базальной клетки в образование новых клеток в проростке быстро уменьшается с увеличением проростков, что и создает видимость снижения интенсивности деления клеток. Ухудшение условий роста может временно затормозить деление всех клеток, но при восстановлении благоприятных условий они снова начинают делиться с исходной интенсивностью. В дальнейшем вблизи

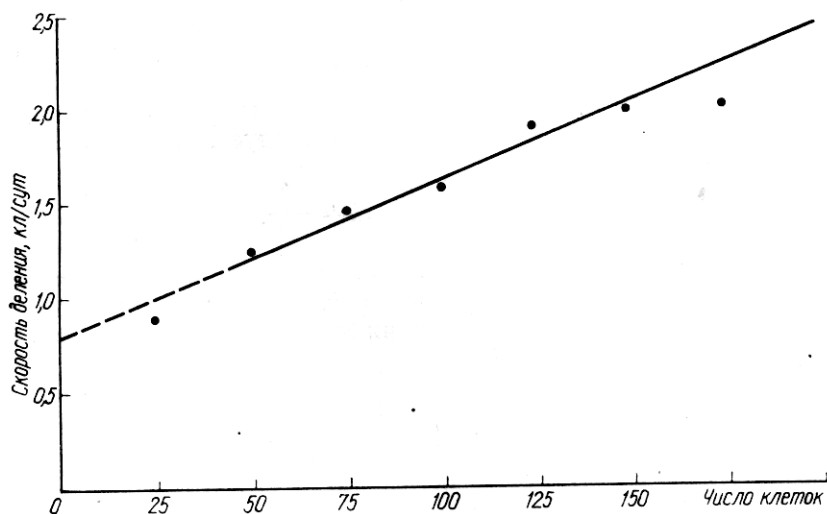


Рис. 4. Зависимость скорости деления клеток *U. rigida* от их числа в проростке (зима, в морской воде).

базальной клетки из группы клеток образуется меристематическая зона, размеры которой с возрастом увеличиваются.

С 13-тых по 30-тые сутки опыта рост проростков замедлился, в результате чего скорость деления клеток уменьшилась (см. рис. 2). В это время проростки находились на стадии развития 3—5 клеток. Снижение скорости деления клеток, вероятно, обусловлено падением температуры воды в аквариуме до 9—10° С, которое наблюдалось с 8 до 22 декабря. С повышением температуры до 14—15° скорость деления клеток возвращается к исходной величине k .

В численной форме образование клеток у проростков в начальной стадии роста описывается уравнением

$$N_t = \frac{1}{0,032} (e^{0,032t} - 0,25). \quad (4)$$

Это уравнение справедливо при допущении, что в ходе эксперимента не возникает сильных случайных отклонений среды от средних условий опыта.

Кривая, отражающая рост проростков в течение эксперимента, получена при довольно большом разбросе результатов наблюдения, причем с увеличением продолжительности опыта данные варьируют сильнее (см. рис. 1). В этом случае зависимость скорости деления клеток от их числа в талломе (рис. 4) можно описать линейной функцией $\frac{dN}{dt} = kN + b$. Так как начальная фаза роста описана уравнением (4), которое справедливо для продолжительности от 0 до 73 суток и числа клеток в талломе от 1 до 40, то для составления уравнения, описывающего остальной период роста, необходимо определить из рис. 4 пара-

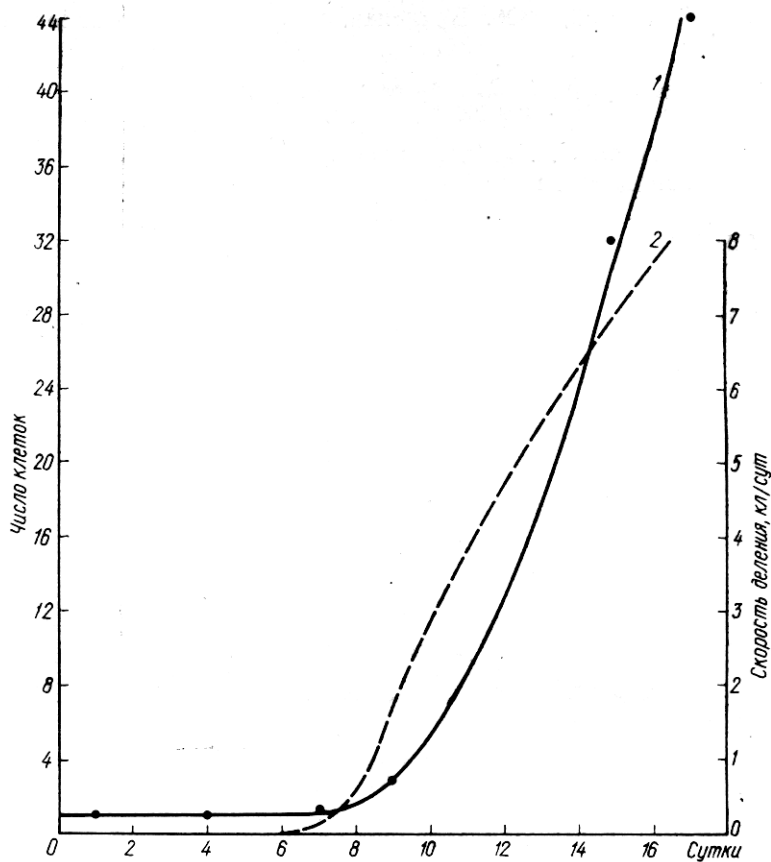


Рис. 5. Начальный период роста *U. rigida*:
1 — число клеток, 2 — скорость их деления (осень, в среде Гольдберга).

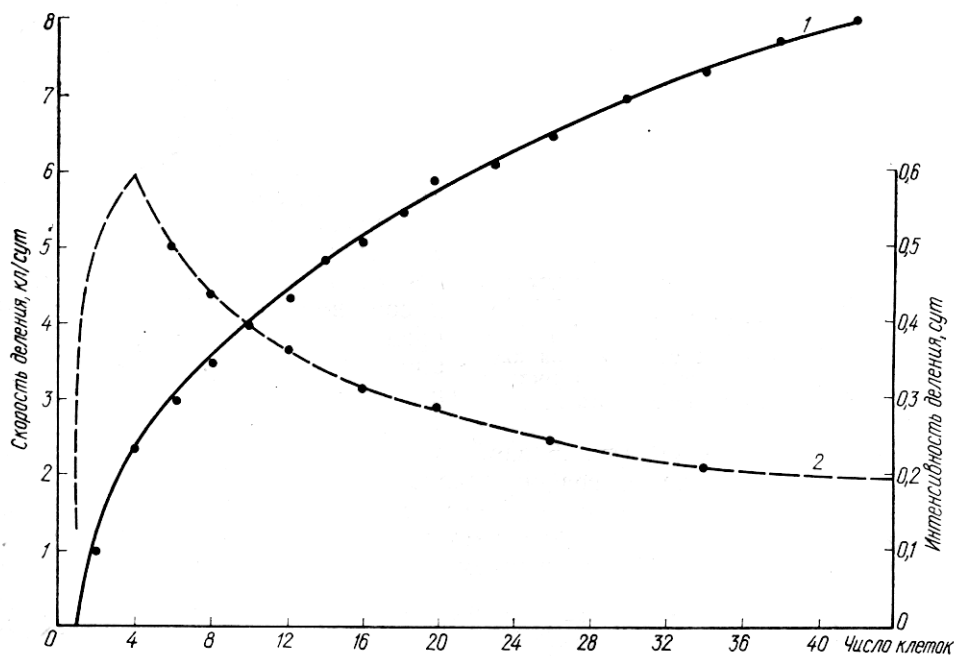


Рис. 6. Зависимость скорости (1) и интенсивности (2) деления клеток *U. rigida* от их числа в проростках (осень, в среде Гольдберга).

метры $b=0,86$ и $k=0,00806$. В численной форме это уравнение имеет вид

$$N_t = \frac{1}{0,00806} [e^{0,00806(t-73)} - 0,82]. \quad (5)$$

Рост проростков *U. rigida* осенью на балконе в среде Гольдберга. Начальный период роста изображен на рис. 5, а зависимость скорости

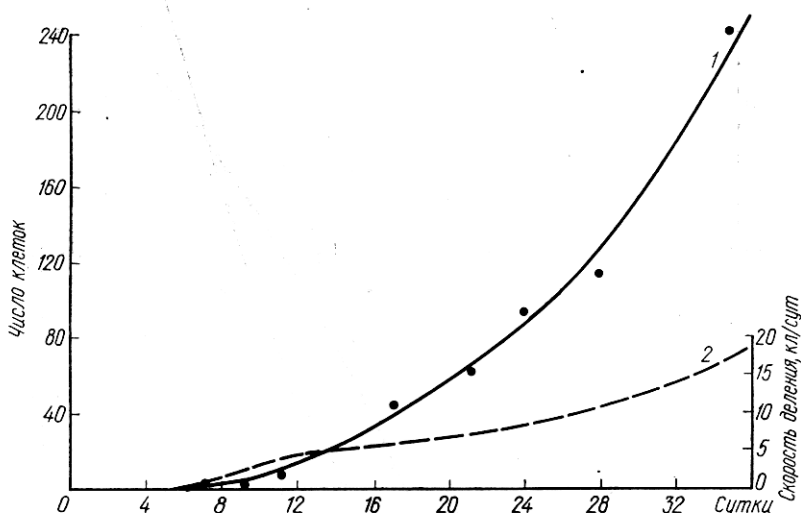


Рис. 7. Изменение числа (1) и скорости деления (2) клеток в проростках *U. rigida* (осень, в среде Гольдберга).

и интенсивности деления клеток от их числа — на рис. 6. В этом эксперименте споры начали делиться только на восьмые сутки опыта.

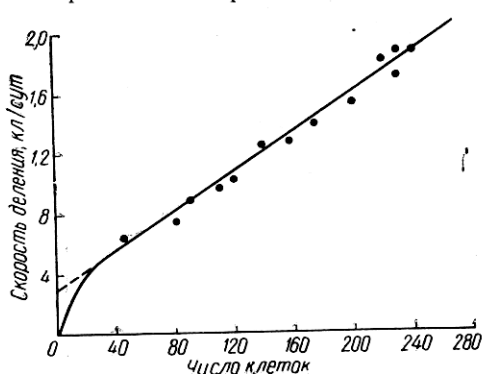


Рис. 8. Зависимость скорости деления клеток *U. rigida* от их числа у проростков (осень, в среде Гольдберга).

Однако такой продолжительный период деления споры как бы компенсируется быстрым увеличением интенсивности деления дочерних клеток (рис. 6). Интенсивность деления достигала максимума — $0,6 \text{ сут}^{-1}$ у проростков, состоящих из четырех клеток. Затем последовало плавное снижение интенсивности деления клеток, которая в дальнейшем установилась на постоянном уровне и составила $0,067 \text{ сут}^{-1}$. Можно предположить, что начальный период роста продолжался 16 дней и к этому времени образовалось 40 клеток. В дальнейшем рост

подчиняется экспоненциальной зависимости (рис. 7 и 8). Параметры уравнения определяли по графику зависимости скорости деления клеток от их числа (рис. 8), из которого следует, что $b=3$, $k=0,0666$. Уравнение образования клеток у растущих проростков осенью в среде Гольдберга описывается выражением, аналогичным (5):

$$N_t = \frac{-1}{0,0666} [e^{0,0666(t-16)} - 3]. \quad (6)$$

Из сравнения (5) и (6) видно, что в обоих случаях рост ульвы подчиняется одной и той же закономерности, но отличается по интен-

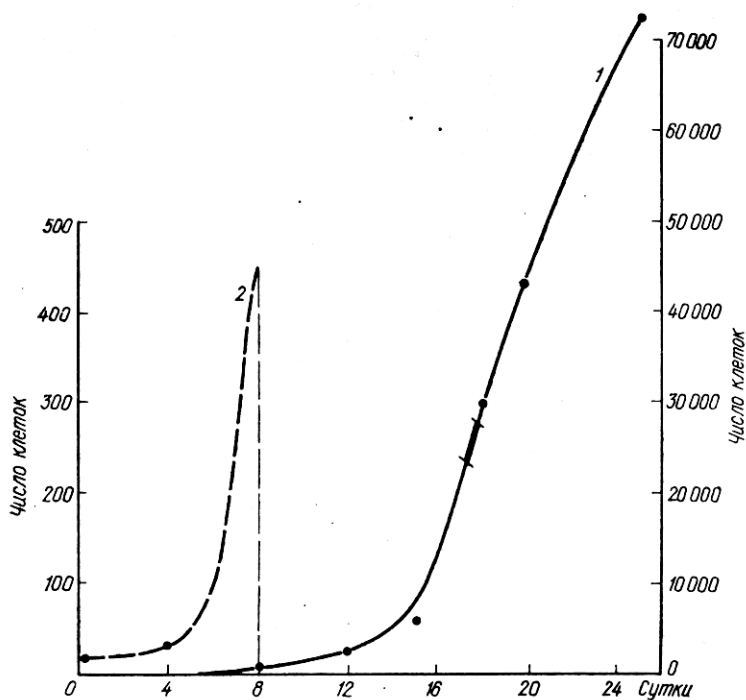


Рис. 9. Изменение числа клеток у проростков *U. rigida* летом в море:

1 — за весь период наблюдения, 2 — в начале опыта. Утолщенным отрезком показан момент нарушения экспоненциальной зависимости.

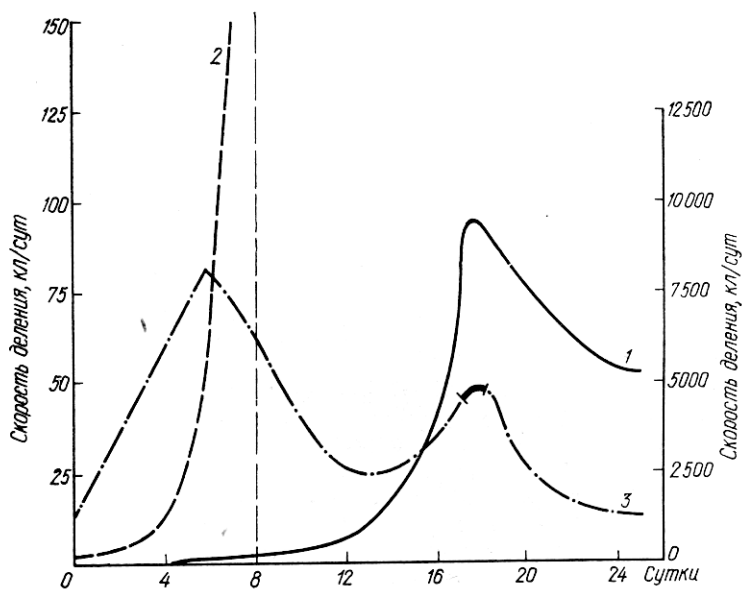


Рис. 10. Изменение скорости деления клеток (1 — за весь период наблюдения, 2 — в начале опыта) и интенсивности их деления (3) у проростков *U. rigida* летом в море. Утолщенным отрезком показан момент нарушения экспоненциальной зависимости.

сивности деления клеток проростков, а следовательно, и по продолжительности начального периода роста.

Рост проростков *U. rigida* летом в море. Опыты по изучению роста начали с проростков, состоящих в среднем из 21 клетки, т. е. наблюдения в море начались не с момента деления споры, а несколько позже. Вся кривая роста ульвы имеет S-образный вид и к концу эксперимента, продолжавшегося 25 дней, талломы достигли величины

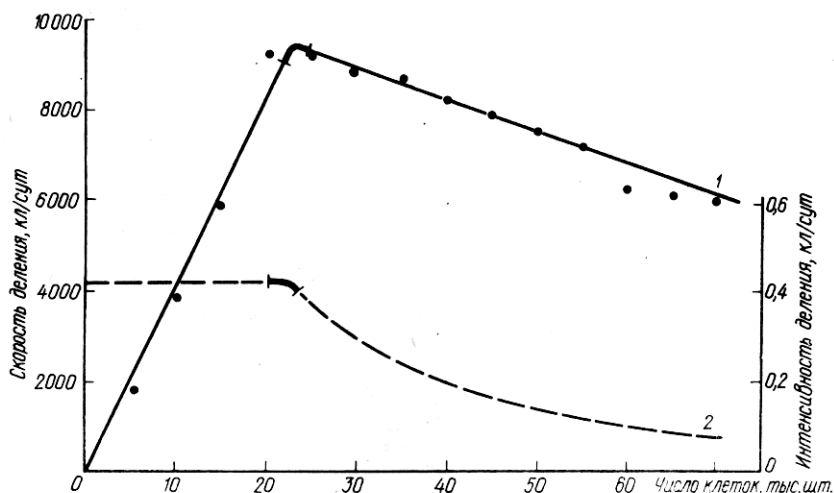


Рис. 11. Зависимость скорости (1) и интенсивности (2) деления клеток *U. rigida* от их числа в проростках летом в море.

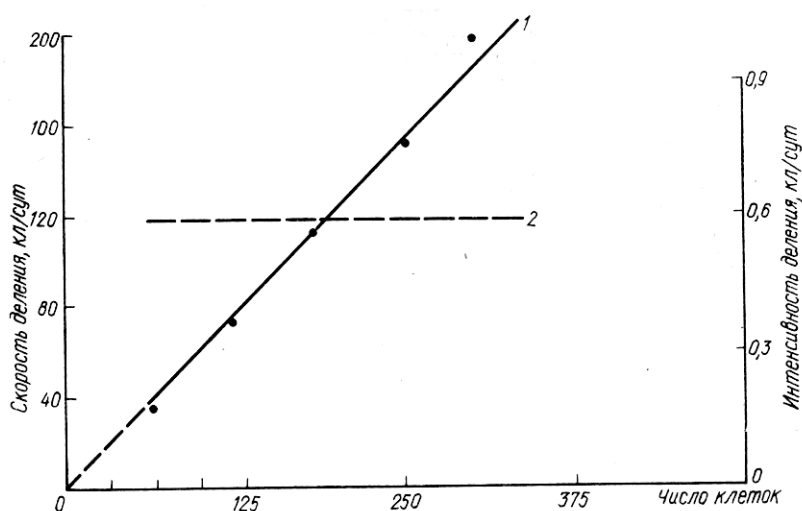


Рис. 12. Зависимость скорости (1) и интенсивности (2) деления клеток *U. rigida* от их числа в проростках на начальном этапе роста летом в море.

72 000 клеток. В течение первых 18 дней рост ульвы был экспоненциальным (рис. 9) и проростки к этому времени достигли 25 000 клеток. График зависимости образования клеток от времени для периода до 18 суток также имеет экспоненциальный вид, что подтверждает такой же характер роста ульвы. Однако в дальнейшем указанная зависимость нарушается: кривая роста меняет знак кривизны, причем точка перегиба находится между 17-м и 18-м днем эксперимента. Этот момент четко прослеживается на графике изменения скорости образования клеток во времени, из которого следует, что к 17-тым суткам экспери-

мента скорость образования клеток, достигнув максимальной величины в 9375 кл/суток, начинает снижаться и через 7 суток, т. е. к концу эксперимента, становится равной 5300 кл/суток (рис. 10).

Особенно четко изменение скорости деления клеток обнаруживается на графике зависимости скорости деления от числа клеток в талломе (рис. 11 и 12). Эта скорость линейно возрастает с увеличением числа клеток до момента, когда таллом достигает 22—25 тыс. клеток, т. е. интенсивность деления клеток не зависит от их числа в талломе. Именно последний эффект и является причиной экспоненциального роста ульвы в течение первой части опыта.

В дальнейшем скорость деления линейно снижается. Какими факторами вызвано столь резкое изменение скорости деления клеток через 17—18 дней опыта, когда проростки состояли из 22—25 тыс. клеток? К этому периоду у проростков начинается дифференциация функций клеток на различных участках таллома. На границе зоны ризоидально вытянутых клеток формируется меристематическая зона, от деятельности которой в дальнейшем зависит рост всего слоевища. Клетки, расположенные выше меристематической зоны, делятся менее интенсивно и чем дальше они находятся от меристематической зоны, тем слабее участвуют в процессе роста таллома. Вот почему с возрастом скорость роста зависит не от общего количества клеток в талломе, а от размеров и степени развития меристематической зоны.

Анализ изменения удельных скоростей деления клеток во времени (рис. 10) свидетельствует о том, что в течение опыта интенсивность деления клеток изменялась не столь четко, как это следует из соответствующих зависимостей от числа клеток. Полученная кривая имеет вид затухающих колебаний. Как было сказано выше, высаженные в море проростки состояли в среднем из 21 клетки. В течение первых 6 дней удельная скорость деления клеток увеличивалась с 0,12 до 0,66 суток⁻¹, что, вероятно, связано с адаптацией проростков к новым условиям, но за последующие 8 дней она уменьшилась до 0,2 суток⁻¹. Однако за 14 суток опыта таллом возрос лишь до 5000 клеток, что составляет 7% числа клеток в талломе в конце опыта. Поэтому рассматриваемые изменения удельных скоростей во времени не проявляются при анализе этих изменений в процессе образования клеток (слишком мал период процесса — 7%).

На рис. 12 показано линейное увеличение скорости деления клеток с возрастанием их числа в талломе для начального этапа опыта, что также подтверждает независимость интенсивности деления клеток от их числа в данный момент. Рост удельной скорости в первые сутки опыта не отражается на данном графике, так как за первые 5 суток талломы достигли величины всего 50 клеток, т. е. величины, слишком малой для того, чтобы этот этап мог влиять на характер зависимости скоростей деления от числа клеток.

Таким образом, результаты анализа процесса роста ульвы в море во время летних опытов свидетельствуют о независимости интенсивности деления клеток от их числа в талломе на ранних этапах онтогенеза растений. Однако в дальнейшем (при образовании в талломе примерно 25 000 клеток) интенсивность их деления снижается. Изложенное представим в виде системы двух уравнений, одно из которых описывает начальный (экспоненциальный) этап роста, а другое, описывающее последующий этап роста, — отражает отклонение роста от экспоненциального закона:

$$\begin{cases} \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = k_1 \text{ при } 0 < t < 18, \\ \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \frac{b - k_2 N}{N} = \frac{b}{N} - k_2 \text{ при } 18 < t \leq 25. \end{cases} \quad (7)$$

Проинтегрировав систему (7), получим

$$\begin{cases} N_t = N'_0 e^{k_1 t}, \\ N_t = \frac{1}{k_2} (b - N_0^{11} e^{-k_2 t}). \end{cases} \quad (8)$$

Коэффициенты k_1 и k_2 определены из рис. 11 и 12, постоянные интегрирования N'_0 и N_0^{11} — из начальных условий.

В численной форме уравнение, описывающее начальный этап увеличения числа клеток в талломе, имеет вид

$$N_t = 20e^{0,42t} \quad \text{при } 0 < t \leq 18. \quad (9)$$

Последующий этап

$$N_t = \frac{1}{0,0701} (11200 - 33670e^{-0,0701t}) \quad \text{при } 18 < t \leq 25.$$

Обсуждение результатов. Аналитическое изучение процесса роста проростков ульвы показало, что интенсивность деления клеток варьирует в зависимости от экспериментальных условий в широких пределах. Так, зимой в лабораторных экспериментах интенсивность деления клеток ульвы в морской воде в среднем составляла $0,008-0,32$ суток $^{-1}$, осенью в среде Гольдберга — $0,067$ суток $^{-1}$, а летом в море — $0,1-0,5$ суток $^{-1}$. Однако, несмотря на то что крайние значения интенсивности деления клеток различаются на два порядка, характер увеличения числа клеток в талломе всегда одинаков: он подчиняется экспоненциальному закону. По-видимому, это свидетельствует о двух тенденциях в росте и развитии ульвы: 1) о лабильной зависимости интенсивности деления клеток от условий произрастания растения; 2) о консервативном механизме контроля интенсивности деления клеток целым слоевищем. Этот механизм проявляется в том, что на ранних этапах роста растения клетки делятся с постоянной интенсивностью. Затем, после достижения талломом определенной величины (например, $22-25$ тыс. клеток в летнее время), интенсивность деления клеток плавно снижается за счет дифференциации функции клеток, что отмечалось раньше.

Процесс роста проростков, вероятно, обуславливается влиянием внешней среды и биологической природой самого растения. Внешняя среда влияет на динамические параметры: скорость роста и интенсивность деления клеток. Однако динамические параметры в растущем талломе координируются, по-видимому, генетическими факторами.

Следует отметить, что внешняя среда сильно влияет на самые начальные стадии роста: прорастание споры и образование первых трех-четырех десятков клеток. В таких малых проростках контроль интенсивности деления клеток в зависимости от их числа зависит от среды, в то время как на более поздних стадиях это сказывается в меньшей мере.

В связи с тем, что механизм увеличения числа клеток в растущем талломе не зависит ни от сезона, в течение которого проводились наблюдения, ни от экспериментальных условий, уравнение для описания увеличения числа клеток от продолжительности эксперимента для всех случаев имеет вид

$$N_t = \frac{1}{k} [N_0 e^{k(t-t_0)} - b].$$

Параметры же этого уравнения тесно связаны с экспериментальными условиями.

Таким образом, анализ процесса проростков ульвы при различных экспериментальных условиях позволяет сделать вывод: принцип роста

определяется биологической природой растения (внутренними факторами), а скорость роста — окружающей средой (внешними факторами).

1. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
2. Калугина-Гутник А. А., Холодов В. И., Иванова И. К. Морфометрическая характеристика роста проростков *Ulva rigida* Ag. в различные сезоны года в Севастопольской бухте. — Экология моря, 1980, вып. 1, с. 47—58.
3. Кожевников С. Н. Теория механизмов и машин. — М.: Машиностроение, 1973. — 591 с.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
27.11.78

V. I. KHOLODOV, A. A. KALUGINA-GUTNIK
**MATHEMATICAL ANALYSIS OF THE GROWTH
OF *ULVA RIGIDA* AG. GERMS UNDER DIFFERENT
LIVING CONDITIONS**

Summary

A comparative mathematical analysis of the process of cells growth in the *Ulva rigida* Ag. germs is presented depending on the season, experiment conditions and cells quantity in the thallus. The reasons are shown which determine the mechanism of the cells member increase in the thallus and germs growth rate and which are induced by the internal and external factors. An equation is composed describing the process of germs growth in *U. rigida*.

УДК 517.9.487

В. И. БЕЛЯЕВ, А. А. КАЛУГИНА-ГУТНИК,
К. М. ХАЙЛОВ

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА
ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ МАКРОФИТОВ, ПОДВЕРЖЕННОГО
ЭВТРОФИКАЦИИ ОТ БЕРЕГОВОГО СТОКА**

В работе [1] предложена обобщенная математическая модель прибрежной экосистемы, включающей макрофиты. Интегродифференциальные уравнения модели получены на основе использования функций распределения численности особей макрофитов по их возрасту и пространственным координатам. Анализ модели выполнен на примере частного ее варианта, составленного для пространственно однородной экосистемы, прототипом которой была прибрежная экосистема Баренцева моря, содержащая три вида доминирующих макрофитов — аскофиллум, родимениум и эктокарпус. Для этого частного варианта исследованы стационарные состояния сообщества, а также устойчивость попарных сочетаний видов.

Основная цель моделирования прибрежных морских экосистем — это предсказание возможных изменений их состояния в результате воздействия антропогенных факторов. В дальнейшем опыт моделирования естественных экосистем предполагается использовать при конструировании искусственных морских экосистем для предприятий марикультуры.

Выбор для изучения прибрежных морских экосистем на основе математического моделирования обусловлен следующими соображе-