

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



ИНБЮМ

38

1991

ОПТИМИЗАЦИЯ СОДЕРЖАНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В СРЕДЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МОРСКИХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КИНЕТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ИХ МИНЕРАЛЬНОГО ОБМЕНА

Приведено решение задачи оптимизации содержания биогенных элементов в культиваторе посредством теоретического анализа математической модели кинетики минерального обмена морских одноклеточных водорослей, учитывающей закономерности выведения биогенных элементов. Получены соотношения для расчета оптимального содержания биогенных элементов в проточной среде. Установлено, что влияние процессов метаболического выведения биогенных элементов имеет повышенную значимость в интервале низких удельных скоростей продуцирования одноклеточных водорослей в культиваторе.

Решение вопросов оптимизации минерального состава сред культивирования водорослей диктуется необходимостью получения урожая с наименьшими экономическими затратами. Исследования оптимальности содержания биогенных элементов важны также для оценки факторов химического лимитирования в морской воде.

В современных моделях кинетики минерального обмена особенности химического лимитирования продукционных процессов в первую очередь определяются соотношением между интенсивностью поглощения, затратами на рост, а также выведением биогенных элементов водорослями [2, 4—6]. Установлено, что зависимость между концентрацией биогенного элемента в воде и скоростью его поглощения одноклеточными водорослями имеет вид уравнения Михаэлиса—Ментен [10], а функция лимитирования скорости роста внутриклеточной концентрации биогенных элементов описывается уравнением Друпа [9]. В опытах с радионуклидами биогенных элементов показано, что их выведение одноклеточными водорослями может быть значительным [1, 2]. Показатели скорости выведения ^{32}P культурами одноклеточных водорослей, а также живой компонентой морских взвесей не зависят от изменения в широких пределах концентрации изотопного носителя в водной среде [3].

Анализ модели, базирующейся на трехкамерной интерпретации кинетики процессов превращения биогенных элементов на основе ферментативных реакций [7], позволил определить критерии оптимального управления урожаем одноклеточных водорослей при изменении потоков минерального питания в условиях, когда выведение биогенных элементов водорослями пренебрежимо мало. Цель нашего исследования — установление соотношений между скоростью клеточного деления и концентрацией лимитирующего элемента в одноклеточных водорослях и водной среде с учетом фактора выведения элементов в соответствии со скоростями метаболических реакций первого порядка.

Исследования велись на математической модели, прошедшей верификацию на примере экспериментального изучения кинетических закономерностей поглощения и выведения радиоактивной метки (^{32}P) минерального фосфора делящейся культурой морских одноклеточных водорослей *Skeletonema costatum* [2]. Реализующее модель балансовое равенство имело вид

$$\frac{dC_r}{dt} = \frac{V_m C_b}{K_m + C_b} - (p + \mu) C_r, \quad (1)$$

где C_r и C_b — концентрации биогенного элемента в водорослях и среде; V_m — максимальная удельная скорость поглощения элемента водорослями из водной среды; K_m — константа Михаэлиса—Ментен; p — показатель скорости выведения элемента водорослями; μ — показатель удельной скорости роста водорослей, рассчитываемый из уравнения Друпа

$$\mu = \mu_m \left(1 - \frac{q}{C_r}\right), \quad (2)$$

в котором q — минимальная внутриклеточная концентрация биогенного элемента, обеспечивающая жизнеспособность водорослей; μ_m — показатель максимальной скорости клеточного деления.

Задача нашего исследования конкретно свелась к анализу уравнений (1) и (2) с целью установления соотношений между содержанием биогенных элементов в среде и параметрами минерального обмена и темпа роста одноклеточных водорослей.

Из уравнения (1) видно, что в условиях стационарности системы, когда $dC_r/dt = 0$, зависимость между C_r и C_b имеет вид

$$C_r = \frac{V_m C_b}{(K_m + C_b)(p + \mu)}. \quad (3)$$

Анализ выражения (3) показывает, что при изменении C_b величина C_r может изменяться в широких пределах. Если продукционные процессы лимитируются рассматриваемым биогенным элементом, то из соотношения (2) следует, что в отсутствие роста водорослей (при $\mu = 0$) минимальная величина $C_r = q$, а максимальное значение $C_r = C_{rm}$ рассчитывается по формуле (3) при $\mu \approx \mu_m$. Если концентрация биогенного элемента в среде значительно превышает по величине значение константы Михаэлиса—Ментен, т. е. $C_b \gg K_m$, то согласно соотношению (3) в предельном случае

$$C_{rm} = \frac{V_m}{p + \mu_m}. \quad (4)$$

Обратившись к уравнению (3) можно заметить, что C_r — положительно только при нулевом значении C_b . Следовательно, для обеспечения жизнедеятельности водорослей в водной среде должна быть некоторая минимальная концентрация биогенного элемента $C_b = C_{b \min}$, при которой $C_r = q$. Значение $C_{b \min}$ рассчитывается по формуле [2]

$$C_{b \min} = \frac{pqK_m}{V_m - pq}, \quad (5)$$

полученной подстановкой в выражение (3) $C_r = q$ и $\mu = 0$. В целом функция химического лимитирования продукционных процессов за счет изменения содержания биогенного элемента в воде с учетом соотношений (1) и (2) для стандартного состояния системы имеет вид

$$\mu = \mu_m \frac{V_m C_b - pq(K_m + C_b)}{V_m C_b - \mu_m q(K_m + C_b)}. \quad (6)$$

Анализ формулы (6) показывает, что реальная скорость роста одноклеточных водорослей μ всегда меньше максимально физиологически возможной μ_m , т. е. каждый биоген обуславливает свой уровень химического лимитирования, определяемый кинетическими закономерностями обмена элемента водорослями. Максимальная реальная удельная скорость клеточного деления (μ_{mp}) за счет исключения лимитирования

роста данным биогенным элементом может быть оценена по формуле (6) в условиях, когда

$$\mu_m p = \mu_m \frac{V_m - qp}{V_m + \mu_m p}. \quad (7)$$

Согласно выражению (6) обратная зависимость между C_B и μ имеет вид

$$C_B = \frac{K_m \mu_m q (p + \mu)}{V_m (\mu_m - \mu) - \mu_m q (p + \mu)}. \quad (8)$$

Если продукционные процессы лимитируются двумя биогенными элементами с концентрациями C_{B1} и C_{B2} соответственно, то их соотношение в среде при заданном μ описывается уравнением

$$\frac{C_{B1}}{C_{B2}} = \frac{q_1 K_{m1} (p_1 + \mu) [V_{m2} (\mu_m - \mu) - \mu_m q_2 (p_2 + \mu)]}{q_2 K_{m2} (p_2 + \mu) [V_{m1} (\mu_m - \mu) - \mu_m q_1 (p_1 + \mu)]}. \quad (9)$$

в котором индексы при параметрах соответствуют условным номерам биогенных элементов.

Для изучения характеристик открытой системы рассмотрим балансовое равенство скорости изменения содержания лимитирующего биогена в культиваторе непрерывного типа в результате жизнедеятельности одноклеточных водорослей, обменивающих элементы в соответствии с кинетическим уравнением вида (1) и испытывающих химическое лимитирование по формуле Друпа (2). Если раствор минерального питания замещает в культиваторе часть среды с элиминируемой из него продукцией водорослей, то можно записать

$$\frac{dA_B}{dt} = m_r p C_r - m_r \frac{V_m C_B}{K_m + C_B} - \Delta m_r C_r - \Delta v \cdot C_B + \Delta A, \quad (10)$$

где m_r — масса водорослей в культиваторе; A_B и ΔA — содержание и скорость поступления биогенного элемента в культиваторе; Δm_r — скорость элиминации массы с протоком объемом Δv . Учитывая, что $A_B = m_B \cdot C_B$, $\Delta C = \Delta A / m_B$ и $\Delta v = \Delta m_r m_B / m_r$, где v — объем среды в культиваторе, при $m_B = \text{const}$ получим

$$\frac{dC_B}{dt} = \frac{m_r}{m_B} \left(p C_r - \frac{V_m C_B}{K_m + C_B} \right) - \frac{\Delta m_r}{m_B} C_r - \frac{\Delta m_r}{m_B} C_B + \Delta C. \quad (11)$$

Первый член правой части уравнения (11) отражает кинетические закономерности поглощения и выведения биогенного элемента водорослями, а второй и третий члены равны потокам элемента, элиминируемым за счет протока водорослей и среды.

Рассмотрим стационарные по C_r и C_B режимы выращивания водорослей в культиваторе непрерывного типа. Из условий $dC_r/dt = 0$ и $dC_B/dt = 0$ следует, что в правой части уравнения (11) первый член (в скобках) тождественно равен нулю, а поток биогенного элемента ΔC рассчитывается по формуле

$$\Delta C = \mu (B_{уд} C_r + C_B), \quad (12)$$

где $B_{уд}$ — удельная биомасса водорослей в культиваторе, $B_{уд} = m_r / m_B$, $\mu = \Delta m_r / m_r$. Из соотношений (11) и (12) видно, что при отсутствии продукции ($\mu = 0$) величина $\Delta C = 0$, а минимальная концентрация биогенного элемента, обеспечивающая жизнеспособность водорослей, рассчитывается по формуле (5). В общем случае связь между C_B и μ в культиваторе непрерывного типа описывается уравнением (8), а соотношение концентраций биогенных элементов при одинаковой степени лимитирования ими продукционных процессов рассчитывается по формуле

(9). Поток минерального питания по отношению к каждому биогенному элементу ΔC определяется из соотношения (12) с учетом (3):

$$\Delta C = \frac{\mu B_{уд} V_m C_B}{(K_m + C_B)(\rho + \mu)} + \mu C_B, \quad (13)$$

в котором первый член численно равен части потока элемента, элиминированной с водорослями, а второй — части, выносимой со средой.

Таким образом, использование балансового подхода, основывающегося на уравнениях кинетики обмена биогенных элементов одноклеточными водорослями, позволило получить соотношения для определения оптимальных потоков их минерального питания при заданном уровне химического лимитирования продукционных процессов. Из уравнения (9) следует, что оптимальное соотношение концентрации биогенных элементов в среде культивирования водорослей не является постоянным, а зависит от интенсивности продукционных процессов. При отсутствии роста водорослей ($\mu = 0$) это соотношение рассчитывается по формуле вида (5), учитывающей показатели скорости выведения биогенных элементов (10). В условиях максимальной скорости продуцирования (при $\mu \approx \mu_m$) оптимальное соотношение концентраций биогенных элементов имеет вид

$$\frac{C_{B1}}{C_{B2}} = \frac{K_{m1}}{K_{m2}} \quad (14)$$

и не зависит от кинетических параметров минерального обмена водорослей. Перечисленные соображения свидетельствуют, что влияние фактора выведения биогенных элементов водорослями в большей степени сказывается в области низких значений относительных уровней продуцирования в культиваторе (при $\mu \ll \mu_m$). Необходимо отметить, что если не учитывать фактор выведения (при $\mu = 0$), то в условиях полного лимитирования роста (когда $\mu = 0$) согласно уравнению (1), которое в данном случае совпадает с моделью Бурмастера и Чизхольма [8], значения внутриклеточных концентраций всех биогенных элементов в водоросли будут стремиться во времени к бесконечно большой величине, что не отмечено в наблюдениях. Таким образом, влияние процессов метаболического выведения биогенных элементов гидробактериями на кинетику минерального обмена также сказывается в большей степени в интервале низких скоростей продуцирования. Поэтому можно заключить, что по сравнению с существующей теорией [7] учет кинетических закономерностей обмена биогенных элементов позволил уточнить оптимальные потоки минерального питания среды культивирования одноклеточных водорослей при разных уровнях их продуктивности.

1. Баринов Г. В. Энергетическая мощность обмена веществ между клеткой и средой // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1965. — 4. — С. 504—508.
2. Егоров В. Н., Зесенко А. Я., Пархоменко А. В., Финенко З. З. Математическое описание кинетики обмена минерального фосфора одноклеточными водорослями // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, вып. 4. — С. 345.
3. Егоров В. Н. Динамические закономерности радиохемотропических процессов в морской среде: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 1987. — 33 с.
4. Здобин В. С. Основы прогнозирования первичной продуктивности фотического слоя. — Мурманск: Кн. изд-во, 1972. — 516 с.
5. Леонов А. В. Математическое моделирование трансформации соединений фосфора в пресноводных экосистемах. — М.: Наука, 1986. — 151 с.
6. Меншуткин В. В., Финенко З. З. Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1975. — 102. — С. 175—183.
7. Силкин В. А., Белянин В. Н. Количественное описание роста микроводорослей, лимитируемого минеральным питанием // Теория и практика управляемого культивирования микроорганизмов. — Киев: Наук. думка, 1981. — Ч. 2. — С. 156—157.
8. Burmaster D. E., Chisholm S. W. A comparison of two methods for measuring phosphate uptake by *monochrysis lutheri* Droop grown in continuous culture // J. Exp. Ecol. — 1979. — 39. — P. 187—202.

9. Droop M. R. The nutrient status of algae cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1974. — 55, N 2. — P. 541—555.
10. Dugdale R. C. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification and significance // Limnol. Oceanogr. — 1967. — 12. — P. 685—695.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Севастополь

Получено 02.10.89

V. N. EGOROV

**OPTIMIZATION OF THE CONTENT OF BIOGENIC ELEMENTS
IN THE MEDIUM OF CULTIVATION OF MARINE UNICELLULAR ALGAE
WITH THE USE OF KINETIC MODEL OF THEIR MINERAL METABOLISM**

Summary

The paper deals with the decision of the problem of optimization biogenic elements content in the medium of cultivation of marine unicellular algae with regard for kinetic regularities of algae removal of elements limiting the intensity of production processes.

УДК 591.85:597.585.1:551.463.6

А. А. СОЛДАТОВ

**КИСЛОРОДСВЯЗУЮЩАЯ
ФУНКЦИЯ КРОВИ БЫЧКА-МАРТОВИКА
GOBIUS BATRACHOCEPHALUS PALLAS
И ФАКТОРЫ ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ ПРИ АДАПТАЦИИ
К ТЕМПЕРАТУРНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ**

Длительное пребывание особей бычка-мартовика в новых температурных условиях среды приводит к восстановлению ранее измененного сродства крови к кислороду. Этот процесс связан с перестройкой гемоглобиновой системы и протекает тем эффективнее, чем меньше новые температурные условия отличаются от исходных. Снижение адаптивных возможностей данного вида связано с ограничением функциональной активности кровеносной ткани.

Участие кислородтранспортных систем в адаптации организма рыб к условиям водной среды рассматривается в работах многих авторов [10—12]. Большое внимание уделяется дыхательной функции крови и факторам ее регуляции [8, 9]. Собственными исследованиями установлено, что при длительном пребывании рыб в новых температурных условиях среды возможно частичное восстановление ранее измененного сродства крови к кислороду [4]. Этот процесс связан с количественной перестройкой гемоглобиновой системы и протекает на уровне кровеносной ткани [5]. Однако эти результаты были получены для ограниченного температурного интервала. В данной статье рассматривается роль эритропоэза, фракционного состава гемоглобина и ряда факторов внутриэритроцитарной среды в регуляции кислородсвязывающей функции крови бычка-мартовика в условиях широкого диапазона экспериментальных температур.

Материал и методы. Особей бычка-мартовика (*Gobius batrachecephalus* P.) отлавливали в апреле — мае в Керченском проливе при температуре воды 9—12 °С. Рыбу выпускали в аквариумы, имеющие централизованные системы проточности, воздушной аэрации и терморегуляции. Плотность посадки составляла 50—80 л на одну особь. Температура воды в аквариумах поддерживалась на уровне $10,0 \pm 0,5$ °С. Период адаптации к условиям искусственного содержания длился 15 сут. Эту группу особей рассматривали как контрольную. Затем температуру воды повышали со скоростью 0,05 °С/ч от 10 до 25 °С, оставляя в про-

© А. А. Солдатов, 1991