

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

Р.П. ТРЕНКЕНШУ Р.Г. ГЕВОРГИЗ

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СВЕТОЗАВИСИМОГО СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ
В МИКРОВОДОРОСЛЯХ.

Препринт

СЕВАСТОПОЛЬ, 1995

Предложен механизм, объясняющий зависимость содержания клеточных пигментов от интенсивности света в растениях. Основой механизма является представление о двух процессах определяющих концентрацию пигментов в клетке: синтез и разрушение пигментов под действием света.

Разработана математическая модель зависимости содержания пигментов в биомассе микроводорослей от интенсивности света. Получены уравнения, которые позволяют сделать оценку количества квантов света необходимых для разрушения пигментов (одно-, двух- или многоквантовый механизм).

Mechanism explaining dependence of cell pigment content on light intensity has been suggested. Pigment concentration in a cell is considered to be due to two processes that is synthesis and distruction of pigments under the light impact.

Mathematical model of dependence of pigments concentration in microalgae biomass on light intensity has been developed. Equation allowing to estimate quantity of light quants necessary for pigment distruction (one, two and many quant mechanism).

Тренкеншу Рудольф Павлович

335000, Крым, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2,

Институт биологии южных морей НАН Украины, т. 44-98-02

Геворгиз Руслан Георгиевич

335000, Крым, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2,

Институт биологии южных морей НАН Украины, т. 54-05-50

ВВЕДЕНИЕ

Содержание пигментов в растительных клетках является одной из важнейших характеристик, определяющих фотосинтетическую активность растений. Клеточные пигменты являются основными объектами на которые воздействует свет при фотосинтезе.

В многочисленных экспериментах показано, что изменение интенсивности света приводит к изменению количества пигментов в клетках любых растительных организмов. Это явление отмечено для микроводорослей в работах многих авторов [1,2,3,4]. С уменьшением интенсивности света, содержание пигментов увеличивается [5]. Методом микроспектрофотометрии установлено [1], что увеличение светового обеспечения культуры микроводорослей сопровождается уменьшением способности клеток к поглощению светового потока. Это достигается снижением относительного содержания пигментов в клетках. Эксперименты, проведенные с различными растениями указывают на разрушение части пигментов под действием света. [6,7]. Обнаружено также фотодеструктивное окисление пигментов в микроводорослях [5]. Конкретный механизм процесса фотодеструкции практически не изучен, существуют лишь отдельные попытки объяснения реакции пигментной системы на свет [5,8,9].

Таким образом, имеются предпосылки для объяснения опытных данных с помощью физиологического механизма, основанного на представлении о двух противоположных процессах: синтеза и фотодеструкции пигментов [5]. Удобным объектом для моделирования являются микроводоросли, которые можно быстро выращивать при стандартных условиях. Поэтому в качестве объекта в данной работе рассматриваются культуры микроводорослей.

Предполагая, что соотношение скоростей синтеза пигментов и других клеточных структур (биомассы) в условиях нелимитированного роста не зависит от интенсивности света, можно объяснить уменьшение количества пигментов разрушением пигментов под действием света.

ОБЩАЯ МОДЕЛЬ.

Основные понятия.

Определим характеристики зависимости содержания пигментов в биомассе клеток от интенсивности света в условиях непрерывного стационарного процесса культивирования водорослей. В таком про-

цессе измеряемыми величинами являются концентрация пигментов (π) и биомассы (x), выход пигментов (наблюдаемая скорость синтеза, V_{π}), продуктивность по биомассе (P), удельная скорость выхода пигментов (μ_{π}) и биомассы (μ_x).

В стационарном процессе величина относительного содержания пигмента в биомассе клеток определяется отношением установившихся концентраций данного пигмента и биомассы:

$$\beta = \pi / x$$

Аналитическое выражение для выхода пигмента получим путем умножения удельной скорости на стационарную концентрацию:

$$V_{\pi} = \mu_{\pi} \cdot \pi \quad (1)$$

Аналогично для продуктивности:

$$P = \mu_x \cdot x \quad (2)$$

Разделив (1) на (2) имеем:

$$V_{\pi}/P = \mu_{\pi} \cdot \pi / \mu_x x = \beta \cdot \mu_{\pi} / \mu_x$$

В стационарном непрерывном процессе $\mu_{\pi} = \mu_x$. Тогда выражение для β будет:

$$\beta = V_{\pi} / P \quad (3)$$

т.е. содержание пигмента в биомассе определяется отношением выхода пигмента к продуктивности клеток.

Общий механизм

Выход пигмента определяется двумя процессами - синтезом и разрушением. Обозначив скорость синтеза пигмента V_T , а скорость разрушения V_P , запишем выражение для выхода пигмента:

$$V_{\pi} = V_T - V_P$$

Отношение скорости синтеза пигмента к продуктивности показывает величину максимального содержания пигментов в биомассе (β_T):

$$\beta_T = V_T / P \quad (4)$$

Введем безразмерную величину β' :

$$\beta' = \beta / \beta_T \quad (5)$$

Исходя из (3) и (4) получим:

$$\beta' = V_{\pi} / V_T \quad (6)$$

Записав для V_T :

$$V_T = \mu_{\pi} \cdot \pi_T \quad (7)$$

и подставляя (1) и (7) в (6) получаем выражение β' :

$$\beta' = \pi / \pi_T$$

где $\pi_T = \pi + \pi_r$ - общая концентрация пигмента.

π_r - концентрация разрушенного пигмента.

Таким образом, задача сводится к определению отношения стационарной концентрации пигмента, наблюдаемой в процессе выращивания, к общей концентрации пигмента, синтезируемого в клетках.

МОДЕЛЬ ФОТОДЕСТРУКЦИИ.

Для описания процесса фотодеструктивного окисления пигментов необходимо рассматривать единичные акты воздействия квантов света на пигмент, который имеет статистический характер. Задачи, решаемые при рассмотрении этого процесса могут быть сформулированы в терминах одного из хорошо развитых разделов теории вероятностей - теории массового обслуживания. Для этого подробно рассмотрим понятия, употребляемые при изучении процесса фотодеструкции. Сформулируем задачу количественного представления этого процесса в терминах теории массового обслуживания.

Фотодеструктивное окисление - это разрушение пигментов под воздействием кванта света в присутствии кислорода. Поток квантов света представляет собой простейший пуассоновский поток, т.е. он удовлетворяет следующим трем свойствам:

1. Ординарность - это условие говорит о том, что кванты света приходят поодиночке, а не парами, тройками и т.д.;

2. Марковость - это условие отсутствия последствия, т.е. кванты света поступают в систему независимо друг от друга;

3. Стационарность - независимость вероятностных характеристик (математическое ожидание и дисперсия) от времени. Поэтому описание реальных процессов справедливо лишь при неизменных интенсивностях действующего на пигменты света.

Так как мы не знаем сколько квантов света необходимо для фотодеструктивного окисления пигмента, то будем решать задачу в общем виде.

Введем понятия и величины, которыми мы будем пользоваться в дальнейшем. Обозначим $\pi_0(t)$ - текущее значение поверхностной концентрации пигментов в основном состоянии. При поглощении кванта света происходит переход пигментов в возбужденное состояние $\pi_1(t)$. В возбужденном состоянии пигмент может находиться некоторое время, которое назовем временем жизни пигмента в возбужденном состоянии. Тогда схему перехода пигмента в возбужденное состояние

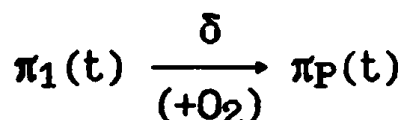
можно представить в следующем виде:

$$\pi_0(t) \xrightleftharpoons[\nu_1]{\lambda} \pi_1(t)$$

где λ - интенсивность потоков квантов, поглощаемых одной молекулой пигмента;

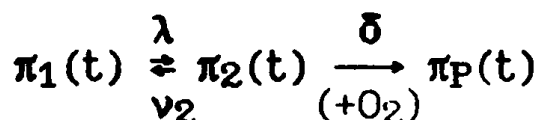
ν_1 - интенсивность перехода пигмента из возбужденного состояния в основное (величина обратная времени жизни в возбужденном состоянии).

Пигмент, поглотив квант света в присутствии кислорода (порядок реакции по кислороду будем считать нулевым, т.е. для того, чтобы пигмент разрушился, главное условие - это присутствие кислорода, независимо какой концентрации) может разрушиться, тогда схема перехода пигмента в разрушенное состояние будет иметь вид:



где δ - интенсивность перехода пигмента в разрушенное состояние. Но разрушенное состояние пигмента при поглощении одного кванта света может не наступить. Здесь возможен механизм фотодеструкции, при котором разрушение происходит только при поглощении двух, трех и более квантов света.

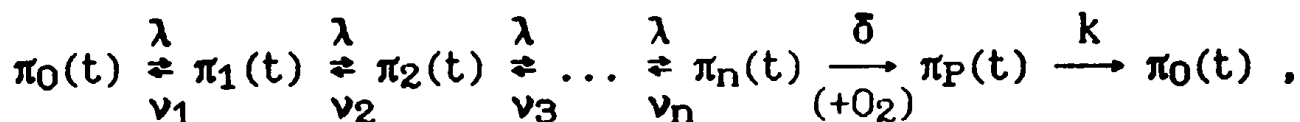
При поглощении второго кванта света возбужденный пигмент $\pi_1(t)$ переходит в дважды возбужденное состояние $\pi_2(t)$, в котором он может находиться некоторое время. Но, просуществовав какой-то промежуток времени, пигмент из состояния $\pi_2(t)$ может либо перейти в состояние $\pi_1(t)$, либо разрушиться. Тогда схему перехода $\pi_2(t)$ в эти состояния можно представить в виде:



где λ имеет тот же смысл, что и в предыдущей схеме.

ν_2 - интенсивность перехода пигмента из дважды возбужденного состояния в одновозбужденное.

Аналогичные схемы можно составить и для трех, четырех и т.д. квантов света. Мы запишем схему для n квантов при условии, что реакция фотодеструктивного окисления может быть обратимой, т.е. через некоторое время окисленный (разрушенный) пигмент $\pi_p(t)$ может вернуться в основное состояние $\pi_0(t)$. Общая схема запишется в следующем виде:



где k - интенсивность перехода пигмента из разрушенного состояния в основное (восстановление).

ВЕРОЯТНОСТНАЯ МОДЕЛЬ.

Наша основная задача состоит в определении зависимости содержания клеточного пигмента от интенсивности света, при котором осуществляется рост клеток.

Нахождение пигмента в основном, возбужденном или разрушенном состоянии носит вероятностный характер. Введем эти вероятности. Пусть:

$P_0(t)$ - вероятность нахождения пигмента в основном состоянии в момент времени t ;

$P_1(t)$ - вероятность нахождения пигмента в возбужденном состоянии в момент времени t ;

... ..

$P_n(t)$ - вероятность нахождения пигмента в n -возбужденном состоянии в момент времени t ;

$P_P(t)$ - вероятность нахождения пигмента в разрушенном состоянии в момент времени t .

Эти вероятности можно определить следующим образом: вероятность нахождения пигмента в основном состоянии есть отношение концентрации этого пигмента в основном состоянии к общей концентрации пигмента (π_T)

$\pi_T = \sum_{i=0}^n \pi_i(t) + \pi_P(t)$ - общая концентрация пигмента, $\pi_P(t)$ - концентрация разрушенного пигмента. Тогда $P_0(t)$, $P_1(t)$, $P_P(t)$ запишем следующим образом:

$$P_0(t) = \frac{\pi_0(t)}{\pi_T(t)}, \quad P_1(t) = \frac{\pi_1(t)}{\pi_T(t)}, \quad P_P(t) = \frac{\pi_P(t)}{\pi_T(t)}. \quad (8)$$

Относительное содержание пигмента β' определяется состоянием:

$$\beta'(t) = \frac{\pi(t)}{\pi_T(t)} = \frac{\pi_0(t) + \pi_1(t) + \dots + \pi_n(t)}{\pi_0(t) + \pi_1(t) + \dots + \pi_n(t) + \pi_P(t)}.$$

Тогда, используя соотношения (8) получим выражение для $\beta'(t)$:

$$b'(t) = \frac{P_0(t) + P_1(t) + \dots + P_n(t)}{P_0(t) + P_1(t) + \dots + P_n(t) + P_p(t)}. \quad (9)$$

Причем $P_0(t) + P_1(t) + \dots + P_n(t) + P_p(t) = 1$.

ВЫВОД УРАВНЕНИЙ.

Теперь наша задача состоит в том, чтобы определить $P_0(t)$, $P_1(t)$, ..., $P_n(t)$, $P_p(t)$ учитывая все состояния, в которых может находиться пигмент и величины, которые характеризуют каждый переход из одного состояния в другое.

Таким образом, задача математически сформулирована. Решение задачи может быть получено различными математическими методами. Мы используем наиболее простой метод, который получен при решении задач теории массового обслуживания.

Несмотря на то, что в процессе решения задачи будут использованы некоторые допущения, конечные уравнения будут справедливы для любых видов распределения времени жизни возбужденных состояний. Это следует из эргодической теоремы, доказанной Севастьяновым для систем массового обслуживания [10]. Единственным требованием для корректного применения этих методов является требование к интенсивности потока квантов как к простейшему потоку. Это свойство следует из физической природы света и является общепринятым.

На основании схемы фотодеструктивного окисления пигментов, составленной ранее получим систему уравнений, описывающих этот процесс. Мы ранее сказали, что поток квантов света, поглощенного пигментами, является простейшим потоком. При простейшем потоке интенсивности λ вероятности P_n того, что за время t появится ровно n молекул, определяется законом Пуассона [11]:

$$P_n = \frac{(\lambda t)^n}{n!} \exp(-\lambda t)$$

где t - время, λ - параметр потока, равный математическому ожиданию потока.

Предположим, что время перехода пигмента из одного состояния в другое - показательное с параметрами: $\nu_1, \nu_2, \dots, \nu_n, \delta, k$.

$G_1(t) = \nu_1 \exp(-\nu_1 t)$ - распределение времени перехода из одного возбужденного состояния пигмента в другое;

$i = 1.2. \dots n$

$G_{\delta}(t) = \delta \exp(-\delta t)$ - распределение времени перехода из
какого-либо возбужденного состоя-
ния в разрушенное;

$G_k(t) = k \exp(-kt)$ - распределение времени перехода из
разрушенного состояния в основное.

Допущение о показательном распределении введены для удобс-
тва, так как в этом случае процесс фотодеструктивного окисления
можно рассматривать как марковский процесс, что упрощает матема-
тические выкладки.

Для $P_0(t)$ получаем дифференциальное уравнение :

$$\frac{dP_0(t)}{dt} = -\lambda P_0(t) + \nu_1 P_1(t) + k P_P(t).$$

Для $P_1(t)$ получаем дифференциальное уравнение :

$$\frac{dP_1(t)}{dt} = \lambda P_0(t) - (\nu_1 + \lambda) P_1(t) + \nu_2 P_2(t).$$

Аналогичные дифференциальные уравнения могут быть составлены
и для других вероятностей состояний. Возьмем любое $m(1 \leq m < n)$.
Получаем для $P_m(t)$:

$$\frac{dP_m(t)}{dt} = \lambda P_{m-1}(t) - (\nu_m + \lambda) P_m(t) + \nu_{m+1} P_{m+1}(t).$$

Для вероятности $P_n(t)$. Имеем:

$$\frac{dP_n(t)}{dt} = \lambda P_{n-1}(t) - (\nu_n + \delta) P_n(t).$$

Для последней вероятности $P_P(t)$, когда пигмент находится в
разрушенном состоянии:

$$\frac{dP_P(t)}{dt} = \delta P_n(t) - k P_P(t).$$

Таким образом, получается система дифференциальных уравнений
для вероятностей $P_0(t)$, $P_1(t)$, $P_n(t)$, $P_P(t)$:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dP_0(t)}{dt} = -\lambda P_0(t) + \nu_1 P_1(t) + k P_P(t) \\ \frac{dP_m(t)}{dt} = \lambda P_{m-1}(t) - (\nu_m + \lambda) P_m(t) + \nu_{m+1} P_{m+1}(t) \\ \frac{dP_n(t)}{dt} = \lambda P_{n-1}(t) - (\nu_n + \delta) P_n(t) \\ \frac{dP_P(t)}{dt} = \delta P_n(t) - k P_P(t) \end{array} \right. \quad (10)$$

$m = 1.2.3. \dots n-1$

Начальные условия: $P_0(0)=P_{0н}, \dots, P_n(0)=P_{нн}, P_P(0)=P_{Pн}$

Условия нормировки: $\sum_{m=0}^n P_m(t) + P_P(t) = 1.$

Полученная система дифференциальных уравнений (10) с условием нормировки полностью описывает процесс фотодеструктивного окисления пигментов в любой момент времени. Решив эту систему, мы определим зависимость содержания пигментов $\beta'(t)$ от интенсивности света при различном количестве квантов, приводящих к фотодеструкции пигментов.

РЕШЕНИЕ УРАВНЕНИЙ ДЛЯ СТАЦИОНАРНОГО ПРОЦЕССА.

Выше мы получили систему уравнений, которая описывает процесс фотодеструктивного окисления пигментов. Интегрируя полученную систему уравнений при начальных условиях, можно найти вероятности состояний для любого момента времени.

В данной работе мы не будем рассматривать решения системы для нестационарного случая, остановимся лишь на установившемся процессе. Очевидно, что в начале, сразу после включения пигментной системы в работу, протекающий в ней процесс еще не будет стационарным - это так называемый "переходный", нестационарный процесс. Однако спустя некоторое время, этот переходный процесс затухает, и система перейдет в стационарный, так называемый "установившийся режим", вероятностные характеристики которого уже не будут зависеть от времени. Значит, процесс установившийся, если $t \rightarrow \infty$, то $\lambda \rightarrow \text{const}$. Стационарный режим реакции означает, что производные вероятностей состояния системы по времени равны нулю, а сами вероятности будут равны их пределам:

$$\frac{dP_0(t)}{dt} = 0, \quad \frac{dP_1(t)}{dt} = 0, \dots, \quad P_0 = \lim_{t \rightarrow \infty} P_0(t), \quad P_1 = \lim_{t \rightarrow \infty} P_1(t) \dots$$

Тогда система дифференциальных уравнений превращается в алгебраическую, что значительно упрощает задачу.

$$\begin{cases} -\lambda P_0 + v_1 P_1 + k P_P = 0 \\ \lambda P_{m-1} - (v_m + \lambda) P_m + v_{m+1} P_{m+1} = 0 \\ \lambda P_{n-1} - (v_n + \delta) P_n = 0 \\ \delta P_n - k P_P = 0 \\ \sum_{m=0}^n P_m + P_P = 1 \end{cases} \quad m = 1, 2, 3, \dots, n-1$$

Решив эту систему относительно неизвестных $P_0, P_1, \dots, P_n$ и используя формулу (9), получено уравнение для β'_n :

$$\beta'_n = \frac{1 + \left[\frac{\delta \sum_{i=1}^{m+1} \prod_{j=i}^{n+i-(m+2)} v_j + \prod_{i=m+1}^n v_i}{(v_n + \delta) \prod_{i=1}^{n-1} v_i} \right] \lambda^m + \frac{(n\delta + v_n)}{(v_n + \delta) \prod_{i=1}^{n-1} v_i} \lambda^{n-1} + \frac{\lambda^n}{(v_n + \delta) \prod_{i=1}^{n-1} v_i}}{1 + \left[\frac{\delta \sum_{i=1}^{m+1} \prod_{j=i}^{n+i-(m+2)} v_j + \prod_{i=m+1}^n v_i}{(v_n + \delta) \prod_{i=1}^{n-1} v_i} \right] \lambda^m + \frac{(n\delta + v_n)}{(v_n + \delta) \prod_{i=1}^{n-1} v_i} \lambda^{n-1} + \frac{(k + \delta) \lambda^n}{k (v_n + \delta) \prod_{i=1}^{n-1} v_i}}$$

АНАЛИЗ УРАВНЕНИЯ

Анализ выражения для β_n ($\beta'_n = \beta_n / \beta_T$) показывает, что при $\lambda \rightarrow 0$ $\beta_n = \beta_T$. Значит при низких значениях потока квантов, близких к нулевым ($\lambda \rightarrow 0$), содержание пигмента максимально и близко к величине β_T ($\beta \rightarrow \beta_T$). Уравнения справедливы лишь для потока квантов света, то есть облученностей света, превышающих компенсационный пункт фотосинтеза, так как они выведены для стационарных условий, которые не выполняются для облученностей ниже компенсационного пункта.

При $\lambda \rightarrow \infty$ $\beta_n = \beta_T k / (k + \delta)$.

Таким образом, с ростом значения потока квантов света содержание пигментов в биомассе клеток падает до минимальной величины, равной $\beta_{min} = \beta_T (k / (k + \delta))$ при $\lambda \rightarrow \infty$. Это справедливо для любых значений n , так как из уравнения видно, что при $\lambda \rightarrow \infty$ β определяется отношением коэффициентов, стоящем перед λ . β_{min} определяется постоянными k, δ .

ВЫВОДЫ

1. Предложен механизм фотодеструктивного окисления пигментов, объясняющий форму зависимости содержания клеточных пигментов от интенсивности света.

2. Разработана математическая модель зависимости содержания клеточных пигментов от интенсивности света для многоквантового механизма фотодеструкции пигментов.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Фуряев Е.А., Терсков И.А.** О распределении пигментов в клетках Платимонас виридис в различных световых режимах культивирования. Параметрическое управление биосинтезом микроводорослей. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. - С. 21-27.
2. **Экологическая физиология морских планктонных водорослей** (в условиях культур) / Под. ред. К.М. Хайлова. - Киев: Наук. думка, 1971. - 207 с.
3. **Levy I., Gantt E.** Develepment of photosyntethic activity in Porphyridium purpureum (Rhodophyta). // J. Phycol. - 1990. - 26, N1. - P. 62-68.
4. **Millie D.F., Ingram D.A., Dionigi C.P.** Oscillatoria agardhii (Cyanophyta). Pigment and photosynthetic respnses of Oscillatoria agardhii to photon flux density and spectral quality. // J. Phycol. - 1990. - 26, N4. - P. 660-666.
5. **Рабинович Е.** Фотосинтез. М.: Из-во Иностр. лит., 1953-1959. - Т. 1-3.
6. **Тиморязев К.А.** Космическая роль растения. // Солнце, жизнь и хлорофилл. - М.: Сельхозгиз, 1956. - С. 309-367.
7. **Сидорин М.И.** О выцветании хлорофилла в отмерших органах и тканях растений. // Тр. Ин-та физиол. растений. - 1950. - 7, N1, - С. 115-132.
8. **Белянин В.Н.** Светозависимый рост низших фототрофов. - Новосибирск: Наука, 1984. - 96 с.
9. **Тренкеншу Р.П., Вопилова Л.В.** Модель светозависимого содержания хлорофилла **a** в микроводорослях. // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. Биол. наук. - 1984. - Вып. 2. - С. 3-7.
10. **Севастьянов Б.А.** Предельная теорема для марковских процессов и ее приложения к телефонным системам с отказами. // Теория вероятностей и ее применение. - 1957. - 2. N1. - С. 106-116.
11. **Вентцель Е.С.** Теория вероятностей. - М.: Наука, 1969, - 576 с.