

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ И АКВАКУЛЬТУРА

УДК 579.24.043:519.6

DOI: [10.21072/eco.2025.10.4.08](https://doi.org/10.21072/eco.2025.10.4.08)

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ СВЕТА И ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ РОСТА
ИНТЕНСИВНОЙ КУЛЬТУРЫ *PORPHYRIDIDIUM PURPUREUM* *

Клочкова В. С., Лелеков А. С.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: vsklochkova@ibss-ras.ru, a.lelekov@ibss-ras.ru

Аннотация: В работе проведён анализ возможности применения линейных сплайнов при моделировании комплексного воздействия света и температуры на рост микроводоросли *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross. Культуру выращивали в накопительном режиме в плоскопараллельном фотобиореакторе при 27 °С и различной поверхностной облучённости — 3, 16 и 50 Вт м⁻², а также при фиксированной облучённости 16 Вт м⁻² и трёх значениях температуры — 15, 22 и 27 °С. При увеличении температуры с 15 до 27 °С максимальная продуктивность в линейной фазе возрастала в 1,5 раза, а с ростом интенсивности света с 3 до 50 Вт м⁻² — в 4,4 раза. Введено понятие приведённой облучённости, показывающей, какое количество поглощённой культурой энергии приходится на единицу концентрации хлорофилла *a*. Продемонстрирована возможность использования линейных сплайнов для количественного описания влияния света и температуры на рост культуры микроводорослей. Верификация модели позволила установить точку перехода от экспоненциального к линейному росту: при варьировании температуры насыщающая приведённая облучённость была одинаковой и составила 0,18 Вт (мг хл *a*)⁻¹, а при увеличении света возросла с 0,11 до 0,44 Вт (мг хл *a*)⁻¹. Минимальный приведённый световой поток, при котором возможен рост порфиридиума, составлял около 0,01 Вт (мг хл *a*)⁻¹. Показано, что тангенс угла наклона линии регрессии зависит от соотношения хлорофилла *a* и калорийности биомассы, а при лимитировании роста культуры температурой — от эффективности преобразования световой в химическую энергию биомассы. Применение линейных сплайнов позволило достичь оптимального сочетания точности описания экспериментальных точек и возможности расчёта коэффициентов модели, каждый из которых имеет биологический смысл.

Ключевые слова: микроводоросли, накопительная культура, лимитирующие факторы, приведённая облучённость, удельная скорость роста, моделирование, линейные сплайны

Введение

Микроводоросли являются низшими фотоавтотрофными организмами, которые способны к окисленному фотосинтезу, характеризуются разделением фотохимических и ферментативных процессов. В условиях интенсивной культуры рост микроводорослей зависит от множества факторов: световых условий, наличия биогенных элементов, pH, солёности и температуры [Loganathan, Valérie, Lefsrud, 2018]. Свет, являясь основным источником энергии для фото- и биосинтеза,

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1) и государственного задания «Комплексное исследование экологических и физиолого-биохимических особенностей микроводорослей различных таксономических групп при адаптации к меняющимся условиям среды» (№ гос. регистрации 124021300070-2).

определяет скорость протекания практически всех биохимических реакций в клетке. Интенсивность, спектральный состав и продолжительность освещения оказывают существенное воздействие на морфологию клеток, структуру фотосинтетического аппарата, накопление различных веществ в биомассе [Воронова и др., 2009; Ma et al., 2017]. Низкая интенсивность света ограничивает фотосинтетическую активность микроводорослей, в то время как высокая может привести к фотоингибированию роста культуры и повреждению фотосинтетического аппарата [Осипов и др., 2012; Yustinadiar, Manurung, Suantika, 2020]. Помимо световых условий, температура окружающей среды является важнейшим параметром, который определяет скорость роста культуры, влияет на все физиологические процессы в клетках [Макаров, Воскобойников, 2017; Шибзухова, Чивкунова, Лобакова, 2023], а также определяет стабильность конформации ферментов [Гололобов, Морозова, Степанов, 1991; Zheng et al., 2020]. При значительном отклонении от оптимальной температуры происходит замедление роста культуры, изменение биохимического состава биомассы и даже гибель клеток [Béchet et al., 2017; Соломонова, Акимов, 2021]. Для разных систематических групп микроводорослей характерны свои оптимальные значения температуры и интенсивности света [Singh S., Singh P., 2015; Huesemann et al., 2023].

В ходе многолетних экспериментальных исследований роста микроводорослей нами установлено, что на накопительной кривой присутствуют так называемые изломы — резкое изменение продуктивности, что можно объяснить только сменой лимитирующего фактора. Такие «изломы» могут наблюдаться как на собственно накопительной кривой роста, так и на отдельных составляющих биомассы. Различные лимитирующие факторы снижают продукцию тех или иных компонентов биомассы, что и приводит к изменению биохимического состава. Указанные обстоятельства вынуждают нас к разделению накопительной кривой на несколько фаз, участков, причём рост культуры на каждом участке описывается своим уравнением, что приводит к увеличению их количества и трудностям расчёта коэффициентов. В литературе при моделировании влияния конкретного лимитирующего фактора на продуктивность микроводорослей обычно применяют классические модели. Например, при описании кинетики светозависимого роста используют модели Михаэлиса — Ментен, Стила, гиперболический тангенс и др. [Krichen et al., 2021]. Общепринятой является концепция Друпса, позволяющая записать гиперболическую зависимость скорости роста от внутриклеточной квоты элемента [Droop, 1983]. Для учёта температурного эффекта используют уравнения Аррениуса, Вант-Гоффа и др. [Goldman, Carpenter, 1974; Bitaubé Pérez, Caro Pina, Pérez Rodríguez, 2008]. В некоторых работах, в связи с отсутствием чёткого разграничения областей действия различных лимитирующих факторов, предлагаются модели совместного действия света, азота или температуры [Flynn, 2001; Chang et al., 2017; Padmanabhan Yu., Padmanabhan P., 2021; Шоман, Акимов, 2022]. Хотя такой подход и используется для описания динамики накопления биомассы в искусственных фотобиореакторах, в большей степени он актуален для расчёта первичной продукции [Ковалева, Финенко, 2019]. На сегодняшний день вопрос о последовательном или совместном действии различных лимитирующих факторов остаётся дискуссионным.

Любая математическая модель является некоторой идеализацией, при этом основная задача исследователя состоит в нахождении баланса между точностью описания экспериментальных данных и адекватностью полученных коэффициентов уравнений. Ранее нами предложена модель светозависимого роста культуры микроводорослей [Лелеков, Ключкова, 2024]. Это позволило описать линейный рост накопительной культуры *Porphyridium purpureum*, определить видоспецифические коэффициенты, каждый из которых имеет чёткий биологический смысл. Красная морская микроводоросль *Porphyridium purpureum* была выбрана в качестве модельного объекта в связи с высокими скоростями роста (до $0,1 \text{ ч}^{-1}$) [Белянин, Сидько, Тренкеншу, 1980], а также способностью к биосинтезу В-фикоэритрина, применяемого в качестве пищевого красителя,

и полисахаридов [Castro-Varela, Sáez, Gómez, 2021; Yin et al., 2022; Schoeters et al., 2023]. В данной работе предпринята попытка количественного описания влияния двух основных параметров — интенсивности света и температуры на величину удельной скорости роста. Поэтому целью является анализ возможности применения линейных сплайнов при моделировании комплексного воздействия света и температуры на рост накопительной культуры *P. purpureum*.

Материал и методы

В качестве объекта исследования использовали культуру красной морской водоросли *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross (порфиридиум), полученную из коллекции ЦКП «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФИЦ ИнБЮМ). *P. purpureum* выращивали на питательной среде для морских водорослей [Терсков, Тренкеншу, Белянин, 1981] в условиях накопительной культуры. Клетки порфиридиума предварительно адаптировали к заданной облучённости в плотностате. Питательную среду готовили на стерилизованной морской воде. Для исключения влияния биогенных элементов на скорость роста порфиридиума концентрации азота, фосфора, железа были увеличены вдвое. Использовался плоскопараллельный фотобиореактор толщиной 2 см, площадью рабочей поверхности 0,05 м² и объёмом 1 л. В опытах в качестве источника освещения использовали холодные люминесцентные лампы Philips Daylight TL-D 54-765 6G мощностью 18 Вт.

В первой серии экспериментов накопительную культуру порфиридиума выращивали при фиксированной температуре 27 °С и различной поверхностной облучённости — 3, 16 и 50 Вт м⁻², во второй — при постоянном световом потоке 16 Вт м⁻² и трёх температурах — 15, 22 и 27 °С. Отметим, что 27 °С является оптимальной температурой для культивирования порфиридиума, а 16 Вт м⁻² — интенсивностью света, при которой наблюдается максимальное содержание основных фотосинтетических пигментов [Гудвилович и др., 2021; Лелеков, 2024].

Барботаж воздухом осуществляли аквариумным компрессором Hailea ACO-308 через распылитель со скоростью 1 л воздуха на литр культуры в минуту. Поддерживали оптимальное для порфиридиума значение рН = 8, что обеспечивало отсутствие лимитирования по углекислому газу.

Оптическую плотность культуры определяли на фотометре UNICO-2100 в 1-сантиметровых кюветах при длине волны 750 нм. При пересчёте единиц оптической плотности на сухое вещество (СВ) использовали эмпирический коэффициент 0,55, полученный в серии параллельных измерений оптической плотности и сухого веса (СВ) при 60 °С. Спектры поглощения регистрировали в 1-сантиметровых кюветах в диапазоне от 380 до 800 нм с шагом 1 нм на двухлучевом спектрофотометре Shimadzu UV-2600i, оснащённом интегрирующей сферой, на базе ЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ. Концентрацию хлорофилла *a* и интегральный (по всему спектру ФАР) коэффициент поглощения света рассчитывали по истинным спектрам поглощения [Чернышёв, Ключкова, Лелеков, 2024].

Результаты

Экспериментальные результаты. Накопительная кривая является одной из важнейших характеристик роста микроводорослей в заданных условиях, по форме которой можно определить лимитирующие факторы. На начальном этапе культивирования *P. purpureum* во всех опытных вариантах наблюдали экспоненциальную фазу роста, продолжительность которой составляла, как правило, около 2 суток (рис. 1), при температуре 15 °С — 4 суток. Аппроксимация данной фазы экспоненциальной зависимостью позволила рассчитать максимальную удельную скорость роста, величина которой возрастала с увеличением облучённости и температуры почти в 2 раза (см. табл. 1).

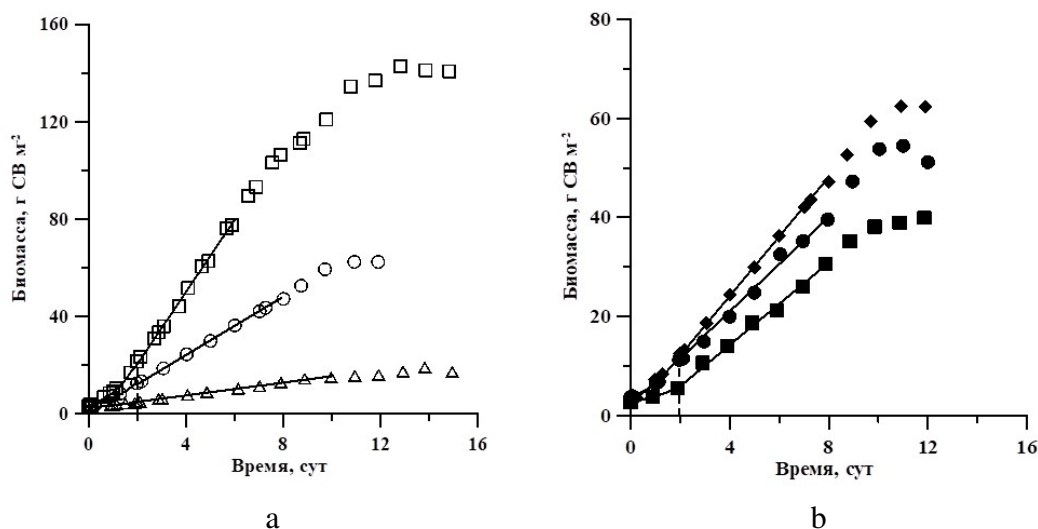


Рис. 1. Накопительные кривые роста культуры *P. purpureum* при различных поверхностных облучённостях (а): Δ — 3 Вт м⁻², \circ — 16 Вт м⁻², \square — 50 Вт м⁻² и температурах (б): \blacksquare — 15 °С, \bullet — 22 °С, \blacklozenge — 27 °С. Сплошная линия — аппроксимация экспоненциальной и линейной фаз роста

По окончании экспоненциального роста культура переходила в линейную фазу, продолжительность которой достигала 8 дней. На данном участке мы наблюдали постоянную продуктивность P_m . Можно утверждать, что именно световые условия в первую очередь определяли величину P_m . При увеличении температуры с 15 до 27 °С максимальная скорость роста возрастала в 1,5 раза, а с ростом интенсивности света с 3 до 50 Вт·м⁻² — в 4,4 раза. Верхней границей линейной фазы роста была принята та плотность культуры, которая соответствует максимальному содержанию фотосинтетических пигментов в биомассе *P. purpureum*. Из литературных источников [Yin et al., 2022] известно, что в условиях недостатка азота значительно снижается доля фикобилипротеинов, в частности В-фикоэритрина, что приводит к прекращению линейного роста культуры.

Таблица 1

Продукционные характеристики накопительной культуры *P. purpureum*

	Поверхностная облучённость, Вт·м ⁻²			Температура, °С		
	3	16	30	15	22	27
μ_m , сут ⁻¹	0,56	0,71	1,00	0,38	0,52	0,71
P_m , г СВ м ⁻² сут ⁻¹	3,72	6,23	16,38	4,15	4,76	6,23

Таким образом, на накопительной кривой роста мы можем выделить две точки смены лимитирующего фактора: 1. При переходе из экспоненциальной в линейную фазу, где происходит переключение с внутриклеточного на внешнее ограничение роста. 2. По окончании линейного участка следует смена светового на субстратное лимитирование. Учитывая это, можно сделать вывод, что наиболее удобным математическим инструментом, позволяющим объяснить влияние света и температуры на рост культуры и изменение её продукционных характеристик, являются линейные сплайны. Они позволяют не только чётко задать точку смены лимитирующего фактора, но и значительно упростить саму математическую модель роста культуры.

Обсуждения

Математическая модель. Базовые принципы моделирования светозависимого роста культуры микроводорослей изложены в предыдущих работах [Лелеков, Тренкеншу, 2023; Лелеков, Ключкова, 2024] и могут быть кратко сформулированы следующим образом:

1. В области лимитирования нормированная скорость синтеза биомассы микроводорослей определяется приведённой плотностью потока λ_i :

$$\frac{\mu_0}{\mu_{0m}} = \begin{cases} \lambda_i, & \lambda_i \leq 1 \\ 1, & \lambda_i \geq 1 \end{cases}, \quad (1)$$

где μ_0 — удельная скорость синтеза биомассы, сут⁻¹; μ_{0m} — максимальная удельная скорость синтеза биомассы, сут⁻¹; λ_i — приведённая плотность потока энергетического субстрата, которая может быть выражена через количество поглощённой световой энергии на единицу ключевого мультиферментного комплекса, на котором происходит сопряжение энергообменных реакций:

$$\lambda_i = \frac{\varphi_e \cdot \alpha \cdot I_0}{\mu_e \cdot F_0}, \quad (2)$$

где I_0 — поверхностная облучённость, Вт м⁻²; α — интегральный коэффициент поглощения света, рассчитываемый по всей ФАР; φ_e — количество макроэргов, восстанавливающихся за счёт одного кванта, мг·Дж⁻¹; F_0 и μ_e — концентрация и активность ключевого мультиферментного комплекса, регулирующего энергообмен в клетке.

2. При оптимальных внешних условиях скорость синтеза биомассы зависит от скорости энергообмена на ключевом мультиферментном комплексе F_0 , его доли в биомассе f_B и активности μ_e [Тренкеншу, Лелеков, 2017]:

$$\mu_{0m} = \frac{\varphi_0}{\theta} \cdot \varsigma \cdot f_B \cdot \mu_e, \quad (3)$$

где φ_0 — эффективность преобразования энергии макроэргов в химическую энергию биомассы, мг·Дж⁻¹; θ — калорийность биомассы, Дж; ς — свободная энергия одной молекулы макроэрга, Дж.

3. Все структурные компоненты биомассы пропорциональны между собой, что позволяет выразить неизвестную концентрацию F_0 , например, через легко измеряемый основной фотосинтетический пигмент — хлорофилл a :

$$F_0 = f_\pi \cdot \pi, \quad (4)$$

где f_π — коэффициент пропорциональности между концентрацией ключевого мультиферментного комплекса и хлорофилла a .

Наблюдаемая удельная скорость роста культуры микроводорослей по определению равна разности удельных скоростей синтеза μ_0 и эндогенного расхода биомассы μ_r , что можно записать следующим образом:

$$\mu = \mu_0 - \mu_r. \quad (5)$$

При $\lambda_i = 1$ интенсивность света достигает некоторой насыщающей I_{sat} , а удельная скорость роста — максимального значения. Это позволяет выразить приведённую плотность светового потока как $\lambda_i = I / I_{sat}$. С увеличением плотности культуры происходит снижение количества световой энергии, приходящейся на единицу биомассы. При $I < I_{sat}$ экспоненциальный рост культуры заканчивается, наступает фаза линейного роста. Таким образом, с учётом (5) система уравнений (1), задающая точку перехода от области неограниченного к лимитированному росту, может быть записана в виде:

$$\begin{cases} \mu = \mu_m, I_0 \geq I_{sat} \\ \mu = \mu_0 m \frac{\varphi_e \cdot \alpha \cdot I_0}{\mu_e \cdot f_\pi \cdot \pi} - m \mu_r, I_0 < I_{sat} \end{cases}. \quad (6)$$

Первое уравнение (6) описывает рост культуры в экспоненциальной фазе, когда клетки не затеяют друг друга. Величина μ_m будет увеличиваться с ростом внешней облучённости I_0 , пока не достигнет максимального значения, определяемого выражением (3). В текущем эксперименте в заданном диапазоне интенсивности света мы получили прямо пропорциональную зависимость μ_m от I_0 (см. табл. 1). В общем случае функция $\mu = f(I_0)$ нелинейная, она может быть получена на основании двухкомпонентной модели светозависимого роста [Лелеков, Тренкеншу, 2021].

Рассмотрим второе уравнение системы (6), описывающее рост культуры на линейном участке накопительной кривой. Для упрощения математических выкладок введём понятие «приведённая облучённость» — величина, показывающая, какое количество поглощённой культурой световой энергии приходится на единицу хлорофилла a :

$$i = \frac{\alpha \cdot I_0}{\pi} = I_0 \cdot \frac{1 - e^{-k_\pi \cdot \pi}}{\pi}, \quad (7)$$

где I_0 — поверхностная облучённость фотобиореактора, Вт м⁻²; π — концентрация хлорофилла a , мг м⁻²; α — интегральный коэффициент поглощения света; k_π — коэффициент удельного поглощения света хлорофиллом a , м² г⁻¹.

На рисунке 2 представлена зависимость α от концентрации хлорофилла a . В простейшем случае такие данные могут быть аппроксимированы классическим уравнением Бугера — Ламберта — Бера. В литературе использование закона Бугера при описании светопоглощения плотными культурами микроводорослей ставится под сомнение, разрабатываются альтернативные подходы [Zhou et al., 2024]. Тем не менее в нашем случае для всех опытных вариантов, с любой облучённостью и температурой, коэффициент k_π был одинаков и составил 0,017 м²·г⁻¹, что свидетельствует о его видоспецифичности.

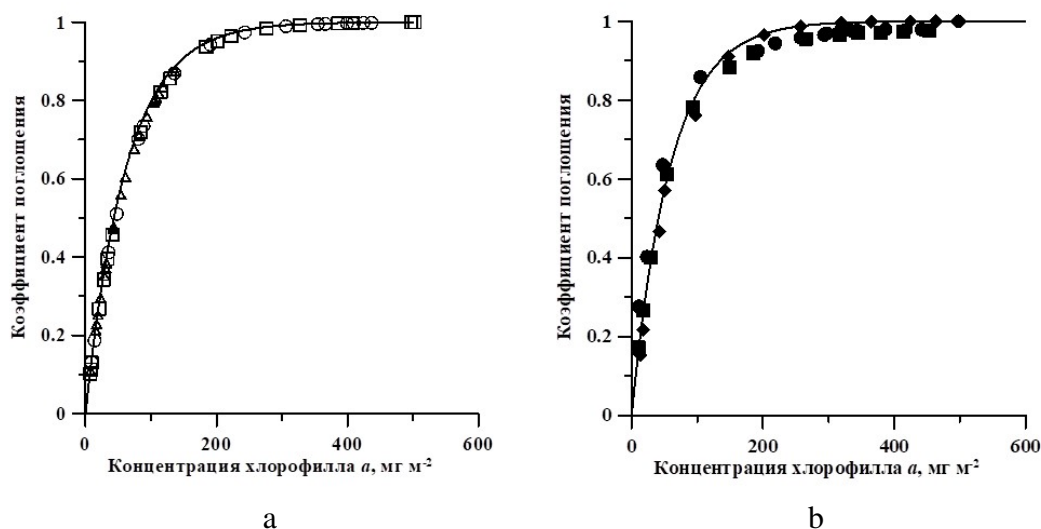


Рис. 2. Зависимость интегрального коэффициента поглощения света культурой *P. purpureum* от концентрации хлорофилла *a* при различных облучённостях (*a*): Δ — 3 Вт м⁻², \circ — 16 Вт м⁻², \square — 50 Вт м⁻² и температурах (*b*): \blacksquare — 15 °С, \bullet — 22 °С, \blacklozenge — 27 °С. Чёрная линия — аппроксимация моделью Бугера — Ламберта — Бера

Таким образом, учитывая (7), запишем зависимость удельной скорости роста культуры микроводорослей от световых условий, в которых находятся клетки, в виде линейных сплайнов:

$$\begin{cases} \mu = \mu_m, i \geq i_{sat} \\ \mu = k \cdot i - \mu_r, i < i_{sat} \end{cases}, \quad (8)$$

где i — приведённая облучённость, Вт (мг хл *a*)⁻¹; i_{sat} — насыщающая приведённая облучённость, при которой скорость достигает максимума, Вт (мг хл *a*)⁻¹; k — обобщённый коэффициент, тангенс угла наклона.

Верификация модели. На рисунке 3 представлена аппроксимация экспериментальных данных зависимости удельной скорости роста культуры *P. purpureum* от приведённой облучённости линейными сплайнами (8).

Проанализируем полученные значения коэффициентов (см. табл. 2). Во всех опытных вариантах при приведённой облучённости выше насыщающего значения ($i > i_{sat}$) максимальные удельные скорости роста оставались постоянными. Для световых кривых величина μ_m определяется структурой фотосинтетического аппарата клеток, их степенью адаптации к заданным световым условиям [Лелеков, Клочкова, 2024] и поверхностной облучённостью. В свою очередь, при уменьшении температуры μ_m снижалась из-за подавления активности ключевого мультиферментного комплекса μ_e (см. выражение (3)). Известно, что активность ферментов в общем случае зависит от различных факторов: положения молекулы субстрата относительно каталитического центра в момент их взаимодействия, локальных физико-химических условий [Варфоломеев, Гуревич, 1999].

Находя точку пересечения линейных сплайнов (8) и соответствующую насыщающую облучённость i_{sat} , мы можем определить момент, когда происходит смена лимитирующего фактора. Параметр i_{sat} представляет собой тот приведённый энергетический поток, при котором заканчивается экспоненциальный и начинается линейный рост культуры. Расчёты показали, что при варьировании температуры насыщающая приведённая облучённость была одинаковой на всех ломаных,

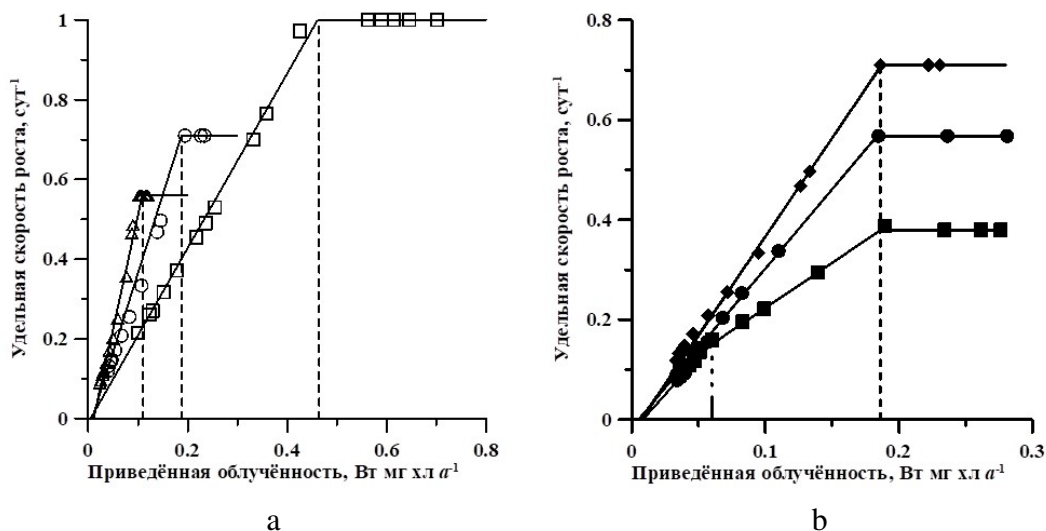


Рис. 3. Зависимость удельной скорости роста культуры *P. purpureum* от приведённой облучённости. (а): Δ — 3 Вт м⁻², \circ — 16 Вт м⁻², \square — 50 Вт м⁻². (б): \blacksquare — 15 °С, \bullet — 22 °С, \blacklozenge — 27 °С. Сплошная линия — аппроксимация моделью (8)

а при изменении интенсивности света — различной. Это можно объяснить тем, что при культивировании порфиридиума с различными температурами (см. рис. 3б) клетки были адаптированы к одному и тому же свету. Таким образом, i_{sat} определяется только степенью фотоакклимации к заданным световым условиям и не зависит от температуры.

Таблица 2

Расчётные значения параметров линейных сплайнов (8)

	Удельная скорость эндогенного расхода биомассы μ_r , сут ⁻¹	Тангенс угла наклона k	Насыщающая i , Вт (мг хл а) ⁻¹	Компенсационная i , Вт (мг хл а) ⁻¹
Интенсивность света, Вт·м ⁻²				
3	0,06	5,71	0,11	0,01
16	0,03	3,95	0,18	0,01
50	0,01	2,18	0,46	0,005
Температура, °С				
15	0,03	3,00/1,8	0,18	0,01
22	0,02	3,18	0,18	0,01
27	0,03	3,95	0,18	0,01

С другой стороны, у всех ломаных наблюдалась одинаковая компенсационная приведённая облучённость, которая составляла около 0,01 Вт (мг хл а)⁻¹. Данный параметр можно рассматривать как минимальный приведённый световой поток, при котором возможен рост порфиридиума.

На участке светолимитирования ($i < i_{sat}$) убыль удельной скорости роста культуры зависит от тангенса угла наклона k . Согласно (6), k определяется видоспецифическими параметрами мультиферментного комплекса F_0 , максимальной удельной скоростью синтеза биомассы и коэффициентом пропорциональности F_0 концентрации хлорофилла a :

$$k = \mu_{0m} \cdot \frac{\varphi_e}{\mu_e \cdot f_\pi} \quad (9)$$

Подставляя (3) в (9), получим:

$$k = \frac{\varphi_0}{\theta} \cdot \varsigma \cdot f_B \cdot \mu_e \cdot \frac{\varphi_e}{\mu_e \cdot f_\pi} = \frac{\varphi_0}{\theta} \cdot \varsigma \cdot \frac{F_0}{B} \cdot \mu_e \cdot \frac{\varphi_e}{\mu_e \cdot \chi} \cdot \frac{\pi}{F_0} = \frac{\varphi_m}{\theta} \cdot \frac{\pi}{B} = \varphi_m \cdot \frac{\beta}{\theta}, \quad (10)$$

где введено обозначение $\varphi_e \cdot \varphi_0 \cdot \varsigma = \varphi_m$; β — содержание хлорофилла *a* в биомассе.

Выражение (10) показывает, что при световом лимитировании изменение тангенса угла наклона происходит вследствие изменения соотношения доли хлорофилла *a* и калорийности биомассы или эффективности преобразования световой энергии φ_0 . Согласно литературным данным, при малом световом потоке, который мы имеем в оптически плотной культуре, φ_0 можно считать константой [Тренкеншу, 2005]. Поэтому постоянство k возможно в том случае, когда соотношение β/θ — константа. Следовательно, оба параметра изменяются с одинаковой скоростью или остаются постоянными. Вне зависимости от механизма можно утверждать, что изменение соотношения β/θ связано с изменением биохимического состава биомассы микроводорослей при их накопительном выращивании. Этот факт имеет экспериментальное подтверждение, отмеченное в работах [Guilhénueuf, Stengel, 2015; Chang et al., 2017]: в процессе роста накопительной культуры *P. purpureum* происходит накопление липидов, углеводов и фикоэритрина в биомассе. Полученные нами экспериментальные результаты свидетельствуют о том, что в линейной фазе роста при оптимальной температуре содержание хлорофилла *a* увеличивалось, стабилизируясь на 4–6-е сутки эксперимента. При низкой интенсивности света β достигало 0,9 %, в то время как при высокой — около 0,6 %. С возрастанием интенсивности света в 16 раз тангенс угла наклона k снижался в 2,6 раза.

С другой стороны, температура также влияет на величину k (см. рис. 3b). При её увеличении с 22 до 27 °C тангенс угла наклона изменялся незначительно (с 3,18 до 3,95). Клетки порфиридиума в этих опытных вариантах были адаптированы к одной и той же интенсивности света, а следовательно, обладали одинаковым пигментным составом. Понижение величины k можно связать с убылью эффективности преобразования световой энергии в химическую энергию биомассы φ_0 . Согласно литературным данным, при понижении температуры у всех водорослей активируются физиологические механизмы, направленные на избыточное накопление экзополисахаридов и липидов [Макаров, Воскобойников, 2017; Харчук, 2017; Xu et al., 2020], которые выделяются, в том числе в окружающую среду, и создают защитный барьер вокруг клеток. Очевидно, что в таком случае поглощённая световая энергия не поступает для синтеза биомассы, поэтому эффективность её преобразования снижается. Отметим, что при 15 °C в середине линейной фазы наблюдалось увеличение тангенса угла наклона с 1,8 до 3 (рис. 3б). Вероятно, это обусловлено тем, что при низкой температуре и малых световых потоках у порфиридиума начинается усиленное накопление фотосинтетических пигментов. Так, по нашим данным, содержание В-фикоэритрина при 15 °C в конце линейного участка достигало 13–15 %, в то время как при оптимальной температуре и той же облучённости было в 2 раза меньше. Аналогичные результаты по сверхсинтезу фикоэритрина при низких значениях интенсивности света и температуры приводятся в работе [Xu et al., 2020]. Таким образом, температура, как и свет, определяет удельную скорость роста культуры в экспоненциальной фазе и угол наклона ломаной на линейном участке, но не влияет на величину насыщающего и компенсационного светового потока.

Заключение

В работе показана возможность использования линейных сплайнов для количественного описания влияния света и температуры на рост культуры микроводорослей. В качестве теоретической основы для моделирования использовали базовые принципы количественного описания фотобиосинтеза [Лелеков, Тренкеншу, 2021; Лелеков, Тренкеншу, 2023] и введённое понятие приведённой облучённости. Применение линейных сплайнов позволило достичь оптимального сочетания точности описания экспериментальных данных и возможности расчёта коэффициентов модели, каждый из которых имеет биологический смысл. Кроме того, моделирование позволило установить точку перехода от экспоненциального к линейному росту. Показано высокое соответствие предлагаемого теоретического подхода и экспериментальных результатов, полученных для красной морской водоросли *P. purpureum*, выращиваемой в плоскопараллельных культиваторах при различных фиксированных облучённостях и температурах. Можно говорить о том, что и свет, и температура определяют продуктивность порфиридиума в обеих фазах роста, однако механизмы их действия различны.

Список литературы

1. Белянин В. Н., Сидько Ф. Я., Тренкеншу А. П. Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей. – Новосибирск : Наука, 1980. – 134 с.
2. Варфоломеев С. Д., Гуревич К. Г. Биокинетика. Практический курс. – Москва : ФАИР-ПРЕСС [и др.], 1999. – 720 с.
3. Воронова Е. Н., Конохов И. В., Казимирко Ю. В., Погосян С. И., Рубин А. Б. Изменения состояния фотосинтетического аппарата диатомовой водоросли *Thalassiosira weissflogii* при фотоадаптации и фотоповреждении // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 836–843. – <https://www.elibrary.ru/kxlbdb>
4. Гололобов Ж. Ю., Морозова И. Л., Степанов В. М. Влияние температуры и pH на стабильность и каталитическую активность сериновой протеиназы *Bacillus subtilis*, шт. 72 // Биохимия. – 1991. – Т. 56, № 1. – С. 33–40.
5. Гудвиллович И. Н., Лелеков А. С., Мальцев Е. И., Куликовский М. С., Боровков А. Б. Рост культуры *Porphyridium purpureum* (Porphyridiales, Rhodophyta) и продукция В-фикоэритрина при различной освещённости // Физиология растений. – 2021. – Т. 68, № 1. – С. 103–112. – <https://doi.org/10.31857/S0015330320060056>
6. Ковалева И. В., Финенко З. З. Количественные закономерности изменения относительного содержания хлорофилла при совместном действии света и температуры у диатомовых водорослей // Вопросы современной альгологии. – 2019. – № 3. – С. 28–36. – [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-3\(21\)-28-36](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-3(21)-28-36)
7. Лелеков А. С. Кинетические и продукционные характеристики культуры микроводорослей в условиях светолимитирования // Доклады Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика» / Ин-т матем. пробл. биологии РАН ; под ред. В. Д. Лахно. – Пушино : ИМПБ РАН, 2024. – Т. 10. – Ст. е51. – <https://doi.org/10.17537/icmbb24.21>
8. Лелеков А. С., Клочкова В. С. Моделирование роста и фотоадаптации накопительной культуры *Porphyridium purpureum* // Математическая биология и биоинформатика. – 2024. – Т. 19, № 1. – С. 169–182. – <https://doi.org/10.17537/2024.19.169>
9. Лелеков А. С., Тренкеншу Р. П. Двухкомпонентная модель роста микроводорослей в плотностате // Математическая биология и биоинформатика. – 2021. – Т. 16, № 1. – С. 101–114. – <https://doi.org/10.17537/2021.16.101>

10. Лелеков А. С., Тренкениш Р. П. Моделирование динамики макромолекулярного состава микроводорослей в накопительной культуре // Компьютерные исследования и моделирование. – 2023. – Т. 15, № 3. – С. 739–756. – <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2023-15-3-739-756>
11. Макаров М. В., Воскобойников Г. М. Влияние освещения и температуры на микроводоросли Баренцева моря // Вопросы современной альгологии. – 2017. – № 3. – <http://algology.ru/1183>
12. Осипов В. А., Абдурахманов Г. М., Гаджиев А. А., Братковская Л. Б., Заядан Б. К. Использование флуоресценции хлорофилла «а» для биотестирования водной среды // Юг России: экология, развитие. – 2012. – Т. 7, № 2. – С. 93–100. – <https://www.elibrary.ru/plrcbx>
13. Соломонова Е. С., Акимов А. И. Оценка физиологического состояния микроводорослей с помощью цитометрических и флуоресцентных показателей // Физиология растений. – 2021. – Т. 68, № 5. – С. 553–560. – <https://doi.org/10.31857/S0015330321050201>
14. Терсков И. А., Тренкениш Р. П., Белянин В. Н. Светозависимый рост водоросли *Platymonas viridis* в непрерывной культуре // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. – 1981. – № 10, вып. 2. – С. 103–108. – URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14595>
15. Тренкениш Р. П. Кинетика субстрат-зависимых реакций при различной организации метаболических систем. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2005. – 89 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6620>
16. Тренкениш Р. П., Лелеков А. С. Моделирование роста микроводорослей в культуре. – Белгород : КОНСТАНТА, 2017. – 152 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2073>
17. Харчук И. А. Оценка жизнеспособности трех видов микроводорослей после воздействия низких температур с криопротекторами // Вопросы современной альгологии. – 2017. – № 1. – Ст. 29. – <http://algology.ru/1133>
18. Чернышëв Д. Н., Клочкова В. С., Лелеков А. С. Модель декомпозиции нативного спектра поглощения культуры *Porphyridium purpureum* // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. – 2024. – Т. 30, № 1. – С. 122–131. – <https://doi.org/10.18287/2541-7525-2024-30-1-122-131>
19. Шибзухова К. А., Чивкунова О. Б., Лобакова Е. С. Влияние низкой температуры и азотного голодания на морфофизиологические характеристики двух штаммов зелёных микроводорослей рода *Lobosphaera* sp. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) // Физиология растений. – 2023. – Т. 70, № 3. – С. 301–310. – <https://doi.org/10.31857/S0015330322600772>
20. Шоман Н. Ю., Акимов А. И. Особенности температурной адаптации *Phaeodactylum tricornutum*, *Nitzschia* sp. и *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) при разной освещённости // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107, № 3. – С. 237–246. – <https://doi.org/10.31857/S0006813622030048>
21. Béchet Q., Laviale M., Arsapin N., Bonnefond H., Bernard O. Modeling the impact of high temperatures on microalgal viability and photosynthetic activity // Biotechnology for Biofuels. – 2017. – Vol. 10. – Art. 136. – <https://doi.org/10.1186/s13068-017-0823-z>
22. Bitaubé Pérez E., Caro Pina I., Pérez Rodríguez L. Kinetic model for growth of *Phaeodactylum tricornutum* in intensive culture photobioreactor // Biochemical Engineering Journal. – 2008. – Vol. 40, iss. 3. – P. 520–525. – <https://doi.org/10.1016/j.bej.2008.02.007>
23. Castro-Varela P., Sáez K., Gómez P. I. Effect of urea on growth and biochemical composition of *Porphyridium purpureum* (Rhodophyta) and scaling-up under non-optimal outdoor conditions // Phycologia. – 2021. – Vol. 60, iss. 6. – P. 572–581. – <https://doi.org/10.1080/00318884.2021.1953305>

24. Chang J., Le K., Song X., Jiao K., Zeng X., Ling X., Shi T., Tang X., Sun Y., Lin L. Scale-up cultivation enhanced arachidonic acid accumulation by red microalgae *Porphyridium purpureum* // Bioprocess and Biosystems Engineering. – 2017. – Vol. 40. – P. 1763–1773. – <https://doi.org/10.1007/s00449-017-1831-x>
25. Droop M. R. 25 years of algal growth kinetics a personal view // Botanica Marina. – 1983. – Vol. 26, iss. 3. – P. 99–112. – <https://doi.org/10.1515/botm.1983.26.3.99>
26. Flynn K. J. A mechanistic model for describing dynamic multi-nutrient, light, temperature interaction in phytoplankton // Journal of Plankton Research. – 2001. – Vol. 23, iss. 9. – P. 977–997. – <https://doi.org/10.1093/plankt/23.9.977>
27. Goldman J. C., Carpenter E. J. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth // Limnology and Oceanography. – 1974. – Vol. 19, iss. 5. – P. 756–766. – <https://doi.org/10.4319/lo.1974.19.5.0756>
28. Guihéneuf F., Stengel D. B. Towards the biorefinery concept: interaction of light, temperature and nitrogen for optimizing the co-production of high-value compounds in *Porphyridium purpureum* // Algal Research. – 2015. – Vol. 10. – P. 152–163. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.04.025>
29. Huesemann M., Edmundson S., Gao S., Negi S., Dale T., Gutknecht A., Daligault H. E., Carr C. K., Freeman J., Kern T., Starkenburg S. R., Gleasner C. D., Louie W., Kruk R., McGuire S. DISCOVR strain pipeline screening. Pt. I. Maximum specific growth rate as a function of temperature and salinity for 38 candidate microalgae for biofuels production // Algal Research. – 2023. – Vol. 71. – Art. 102996. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.102996>
30. Krichen E., Rapaport A., Floc'h E., Fouilland E. A new kinetics model to predict the growth of micro-algae subjected to fluctuating availability of light // Algal Research. – 2021. – Vol. 58. – Art. 102362. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102362>
31. Loganathan G., Valérie O., Lefsrud M. Factors affecting growth of various microalgal species // Environmental Engineering Science. – 2018. – Vol. 35, iss. 10. – P. 1037–1048. – <https://doi.org/10.1089/EES.2017.0521>
32. Ma C., Zhang Y. Bo, Ho S. H., Xing D. F., Ren N. Qi, Liu B. F. Cell growth and lipid accumulation of a microalgal mutant *Scenedesmus* sp. Z-4 by combining light/dark cycle with temperature variation // Biotechnology for Biofuels. – 2017. – Vol. 10. – Art. 260. – <https://doi.org/10.1186/s13068-017-0948-0>
33. Padmanabhan Yu., Padmanabhan P. Improvements in conventional modeling practices for effective simulation and understanding of microalgal growth in photobioreactors: an experimental study // Biotechnology and Bioprocess Engineering. – 2021. – Vol. 26, iss. 3. – P. 483–500. – <https://doi.org/10.1007/s12257-020-0293-1>
34. Schoeters F., Spit J., Swinnen E., De Cuyper A., Vleugels R., Noyens I., Van Miert S. Pilot-scale cultivation of the red alga *Porphyridium purpureum* over a two-year period in a greenhouse // Journal of Applied Phycology. – 2023. – Vol. 35, iss. 5. – P. 2095–2109. – <https://doi.org/10.1007/s10811-023-03045-5>
35. Singh S. P., Singh P. Effect of temperature and light on the growth of algae species: A review // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2015. – Vol. 50. – P. 431–444. – <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.05.024>
36. Xu Y., Jiao K., Zhong H., Wu S., Ho S. H., Zeng X., Li J., Tang X., Sun Y., Lin L. Induced cultivation pattern enhanced the phycoerythrin production in red alga *Porphyridium purpureum* // Bioprocess and Biosystems Engineering. – 2020. – Vol. 43, iss. 2. – P. 347–355. – <https://doi.org/10.1007/s00449-019-02230-6>
37. Yin H. C., Sui J. K., Han T. L., Liu T. Z., Wang H. Integration bioprocess of B-phycoerythrin and exopolysaccharides production from photosynthetic microalga *Porphyridium cruentum* // Frontiers in Marine Science. – 2022. – Vol. 8. – Art. 836370. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.836370>

38. Yustinadiar N., Manurung R., Suantika G. Enhanced biomass productivity of microalgae *Nannochloropsis* sp. in an airlift photobioreactor using low-frequency flashing light with blue LED // *Bioresources and Bioprocessing*. – 2020. – Vol. 7. – Art. 43. – <https://doi.org/10.1186/s40643-020-00331-9>
39. Zheng Y., Xue C., Chen H., He C., Wang Q. Low-temperature adaptation of the snow alga *Chlamydomonas nivalis* is associated with the photosynthetic system regulatory process // *Frontiers in Microbiology*. – 2020. – Vol. 11. – Art. 1233. – <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01233>
40. Zhou H., Wang J., Zhang Z., Lan C. Q. High cell density culture of microalgae in horizontal thin-layer algal reactor: Modeling of light attenuation and cell growth kinetics // *Chemical Engineering Journal*. – 2024. – Vol. 496. – Art. 154175. – <https://doi.org/10.1016/j.cej.2024.154175>

MODELING THE INFLUENCE OF LIGHT AND TEMPERATURE ON THE GROWTH RATE OF INTENSIVE CULTURE OF *PORPHYRIDIVM PURPUREUM*

Klochkova V. S., Lelekov A. S.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: vsklochkova@ibss-ras.ru, a.lelekov@ibss-ras.ru

Abstract: The paper analyzes the possibility of using linear splines in modeling the complex effects of light and temperature on the growth of *Porphyridium purpureum* (Bory) microalgae Drew et Ross. The culture was grown in a batch mode in a plane-parallel photobioreactor at a fixed temperature of 27 °C and different surface irradiation — 3, 16 and 50 W m⁻², as well as at irradiation of 16 W m⁻² and three temperature values — 15, 22 and 27 °C. In all experiments the exponential phase continued for 2 days. With an increase in temperature from 15 to 27 °C, the maximum productivity in the linear phase increased 1.5 times, and with an increase in light intensity from 3 to 50 W m⁻² — 4.4 times. The possibility of using linear splines to quantify the effect of light and temperature on the growth of microalgae is shown. This approach allowed us to establish a transition point from exponential to linear growth phase. Calculations showed that with varying temperatures the saturation reduced irradiance was the same on all experiences and amounted to 0.18 W mg chl a⁻¹. In case of light intensity growth saturation reduced irradiance increased from 0.11 to 0.44 W mg chl a⁻¹. At any irradiance and temperature, the minimum reduced irradiance flux at which *P. purpureum* growth is possible was about 0.01 W mg chl a⁻¹. It was shown that the tangent of the slope angle of linear regression at light limitation depends on chlorophyll *a* content and caloric content of *P. purpureum* biomass. While temperature limitation tangent of the slope angle depends on the light efficiency of photobiosynthesis. The use of linear splines made it possible to achieve an optimal combination of the accuracy of the description of experimental data and the possibility of calculating the model coefficients each of which has a biological meaning.

Keywords: microalgae, batch culture, limiting factor, reduced irradiance, specific growth rate, modeling, linear splines

Сведения об авторах

Клочкова Виктория Сергеевна инженер опытно-экспериментального микроводорослевого производства, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалеского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: vsklochkova@ibss-ras.ru

Лелеков Александр Сергеевич доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалеского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: a.lelekov@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 11.06.2025
Принята к публикации 11.11.2025