

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ
ГИДРОБИОЛОГИЯ

УДК 519.87:[582.232-114.328:57.04]

DOI: 10.21072/eco.2022.21.05

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА УДЕЛЬНУЮ СКОРОСТЬ
РОСТА КУЛЬТУРЫ *ARTHROSPIRA PLATENSIS**

Клочкова В. С.¹, Лелеков А. С.²

¹Севастопольский государственный университет, г. Севастополь, Российская Федерация,

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», г. Севастополь,
Российская Федерация,
e-mail: a.lelekov@yandex.ru

Аннотация: Работа посвящена моделированию влияния температуры на удельную скорость роста культуры микроводорослей. Проведён анализ классических моделей, которые описывают температурную кинетику роста микроводорослей. Получены накопительные кривые культуры цианопрокариоты *Arthrospira platensis* Gomont, 1892 при различных значениях температуры. На экспоненциальной фазе роста определена максимальная удельная скорость, которая при 17 °С была минимальной и составила 0,32 сут⁻¹, а при 30 °С — максимальной и равнялась 0,85 сут⁻¹. В области физиологической нормы показана возможность применения ломаной для описания зависимости удельной скорости роста от температуры для культур *A. platensis*, зелёных и диатомовых микроводорослей.

Ключевые слова: микроводоросли, накопительная культура, экспоненциальная фаза, удельная скорость роста, температура.

Введение

Низшие фотоавтотрофы (цианопрокариоты и микроводоросли) — это организмы, способные преобразовывать солнечную энергию и углекислый газ в углеводы, белки, липиды и пигменты с использованием высокоэффективных процессов фотобиосинтеза [Ota et al., 2015]. В наши дни количество исследований микроводорослей для практического применения возросло, что объясняется их высокой скоростью размножения и быстрой адаптацией к изменяющимся условиям среды. Способность микроводорослей к росту до высокой концентрации клеток также может быть одним из их преимуществ, которые позволяют организовать эффективное производство биохимических компонентов биомассы [Ras, Steyer, Bernard, 2013; Ota et al., 2015]. Среди широких слоёв населения наибольшую известность получила *Arthrospira (Spirulina) platensis* Gomont, 1892, которая используется в ряде стран в продуктах здорового питания и в лечебных целях из-за её ценных составляющих, в частности белков и витаминов. Она стимулирует метаболические процессы в организме, является высокоэффективным радиопротектором, регулирует кровяное давление, нормализует работу нервной системы [Borowitzka M., Borowitzka L., 1998].

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБИОМ по теме «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», № гос. регистрации 121030300149-0.

Известно, что на рост микроводорослей влияет множество экологических факторов, которые можно условно разделить на 3 группы. К первой группе относятся световые условия, ко второй группе — газовая составляющая, т. е. обеспеченность углекислым газом, отток кислорода и т. д., к третьей группе — концентрация минеральных компонентов питательной среды [Тренкеншу, Лелеков, 2017]. Помимо этих факторов, скорость роста микроводорослей также зависит от pH-среды и температуры, которые определяют поступление питательных веществ в клетку, конформацию макромолекул, кинетику биохимических реакций [Варфоломеев, Гуревич, 1999; Аргюхов, Ковалева, Шмелев, 1994].

Метаболизм клеток представляет собой не линейную (с точки зрения последовательности реакций) цепь, а переплетённую сеть, которую принято называть Metabolic network [Минкевич, 2016]. Анализ работ по математическому моделированию роста микроорганизмов показывает, что попытки детального описания сложных биологических систем приводят к невозможности корректного построения математической модели из-за использования большого количества неточно определённых коэффициентов по сравнению с имеющейся экспериментальной информацией [Алексеев, Крышев, Сазыкина, 1992]. Выходом из сложившейся ситуации, который не противоречит современным подходам к моделированию кинетики роста микроорганизмов [Ильичев, Ильичева, 2021; Кулаков, Фрисман, 2019], является использование представлений о структурно организованных группах ферментов — метаболонах, функциональных образованиях, в которых осуществляется целый комплекс ферментативных реакций [Курганов, 1986]. Биохимические преобразования субстрата происходят в мультиферментных комплексах, состоящих из большого числа различных ферментов. Реакции в мультиферментном комплексе характеризуются упорядоченностью, которая определяется последовательным пространственным расположением ферментов и проявляется в строгой последовательности преобразования субстрата в продукт [Тренкеншу, 2005]. В середине двадцатого века Моно [Monod, 1949] ввёл в микробиологии понятие определяющего звена в цепи ферментативных реакций (узкое место метаболизма или ключевой мультиферментный комплекс). Принцип узкого места даёт возможность не только формально описать рост микроводорослей (в тех или иных внешних условиях среды), но и позволяет сделать это с помощью минимального числа относительно простых уравнений. Такой подход даёт возможность получить простые аналитические выражения, описывающие кинетику роста культуры. Например, в [Тренкеншу, Лелеков, 2017] предложена идеализированная зависимость удельной скорости синтеза биомассы μ от энергетического или пластического потока, которая может быть записана в виде линейных сплайнов:

$$\mu = \mu_m \begin{cases} \lambda_5; & \lambda_5 \leq \lambda_i \\ \lambda_i; & \lambda_5 \geq \lambda_i \\ 1; & \lambda_i \geq 1, \quad \lambda_5 \geq 1 \end{cases}, \quad (1)$$

где μ_m — максимальная удельная скорость синтеза биомассы, λ — приведённая плотность энергетического (i) или пластического (s) субстрата на ключевой мультиферментный комплекс.

В случае нелимитированного роста, когда приведённые плотности потока минерального и энергетического субстратов больше либо равны единице, удельная скорость синтеза биомассы будет максимальной. Для накопительной культуры микроводорослей максимальные скорости

синтеза биомассы могут быть реализованы только в экспоненциальной фазе роста. При небольших плотностях потока клетки микроводорослей не затевают друг друга, при этом собственно экспоненциальный рост наблюдается при постоянном биохимическом составе [Тренкеншу, 2019]. Выражение для максимальной удельной скорости синтеза биомассы может быть представлено в виде [Тренкеншу, Лелеков, 2017]:

$$\mu_m = \frac{\varphi_0}{\theta_0} \zeta f \mu_e, \quad (2)$$

где φ_0 — максимальная эффективность преобразования энергии макроэргов в химическую энергию биомассы, θ_0 — калорийность биомассы, ζ — свободная энергия одной молекулы макроэрга, f — относительное содержание ключевого фермента (ферментного комплекса), μ_e — активность ключевого фермента.

Если рассматривать температурную зависимость удельной скорости, то, согласно последнему выражению, она определяется температурной кривой активности μ_e . Постоянство биохимического состава клеток в экспоненциальной фазе роста позволяет считать остальные коэффициенты в (2) постоянными. Активность каталитического центра зависит от различных факторов (например, положение молекулы субстрата относительно каталитического центра в начальный момент взаимодействия, скорость молекулы, локальные физико-химические условия). Для того чтобы точно описать кинетику субстратзависимой биологической реакции, необходимо знать закон распределения активности. В некоторых случаях количественные закономерности, описывающие скорость субстратзависимых реакций, не зависят от вида распределения активности фермента, а определяются лишь математическим ожиданием этой величины. Формально при описании зависимости активности ключевого мультиферментного комплекса от температуры используют основополагающие законы химической кинетики. Нидерландский химик, один из основоположников биохимии и биохимической кинетики Вант-Гофф на основании многочисленных наблюдений установил, что при повышении температуры на 10 °С скорость гомогенной химической реакции увеличивается в 2–4 раза [Варфоломеев, Гуревич, 1999]. Это обобщение известно как правило Вант-Гоффа, которое является эмпирическим:

$$\mu = \mu_m \cdot Q_{10}^{\frac{T-T_{min}}{10}}. \quad (3)$$

Для параметризации зависимости скорости химической реакции от температуры используют коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} — отношение константы скорости реакции при температуре $T + 10$ к константе скорости при температуре T . Правило Вант-Гоффа носит приближённый характер, является монотонно возрастающей функцией, поэтому применимо для узкого диапазона температур и служит лишь для ориентировочной оценки влияния температуры на скорость реакции [Артюхов, Ковалева, Шмелев, 1994]. Более точную зависимость скорости ферментативной реакции от температуры даёт уравнение Аррениуса [Варфоломеев, Гуревич, 1999]:

$$\mu = A \cdot e^{\frac{-E_a}{RT}}, \quad (4)$$

где E_a — энергия активации, A — параметр, прямо пропорциональный числу столкновений молекул, μ — константа скорости реакции.

Согласно (4) зависимость скорости реакции от температуры можно объяснить увеличением кинетической энергии молекул. Константа скорости μ определяется двумя постоянными для данной реакции величинами — числом столкновений молекул и энергией активации E_a .

Применительно к культурам микроводорослей в литературе отсутствуют общепринятые подходы к моделированию температурной кинетики роста. Авторы используют выражения Вант-Гоффа, Аррениуса, их производные либо иные зависимости. Например, в [Ratkowsky et al., 1982] показано, что классические модели (3) и (4) не всегда хорошо описывают зависимость скорости роста микроорганизмов от температуры. В качестве альтернативы автором предложено эмпирическое выражение, которое с высокой точностью описывает экспериментальные данные для шести родов бактерий:

$$\sqrt{\mu} = b(T - T_0),$$

где b — угол наклона линии регрессии, T_0 — температура остановки клеточного метаболизма.

В работах [Perez, Pina, Rodriguez, 2008; Ota et al., 2015] предложено выражение, аналогичное модели Аррениуса (4), которое учитывает деградацию клеточных структур при повышении температуры:

$$\mu = A_0 \cdot e^{\frac{-E_a}{RT} \frac{T-T_0}{T_0}} - B_0 \cdot e^{\frac{-E_b}{RT} \frac{T-T_0}{T_0}},$$

где A_0 , B_0 — удельные скорости роста и эндогенного расхода биомассы при минимальной физиологической температуре T_0 ; E_a , E_b — энергии активации и деградации.

Таким образом, вопрос о моделировании температурной кинетики роста микроводорослей по-прежнему остаётся открытым. Функциональная зависимость максимальной удельной скорости роста от температуры позволит дополнить теоретический подход для описания субстратзависимого роста при помощи линейных сплайнов (1), что приведёт к расширению диапазона их применимости и, как следствие, к получению новых знаний о росте микроводорослей в культуре. На практике промышленное выращивание водорослей осуществляется в условиях естественного освещения при широком варьировании температуры [Ras, Steyer, Bernard, 2013]. Учёт температурной зависимости удельной скорости роста позволит прогнозировать величину урожая и продукции основных биохимических составляющих клеток.

Цель данной работы — показать возможность применения ломаной при моделировании влияния температуры на удельную скорость роста культуры микроводорослей.

Материалы и методы

Экспериментальные работы проводились на базе отдела биотехнологий и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ и кафедры физики СевГУ. В качестве объекта исследования была выбрана спирулина *Arthrospira platensis* Gomont, 1892 из коллекции ФИЦ ИнБЮМ. *A. platensis* выращивали в унифицированной лабораторной установке на питательной среде Zarrouk методом накопительной культуры [Тренкеншу и др., 2017]. Фотобиореактор плоскопараллельного типа толщиной 2 см с площадью освещаемой поверхности 0,05 м². В качестве источника света использовали светодиодные лампы LCD Feron LB-213 мощностью 10 Вт. Освещённость рабочей поверхности фотобиореактора регистрировали люксметром Ю-116, во всех вариантах она составляла 5 клк. Эксперимент проводили в пяти опытных вариантах при 17, 21, 25, 27, 30 °С соответственно.

Для каждого варианта контролировали температуру, оптическую плотность и сухой вес биомассы. Температуру суспензии измеряли ртутным термометром непосредственно в фотобиореакторе, абсолютная погрешность измерений составляла 0,5 °С. Отбор проб для определения оптической плотности и сухого веса проводили из разных областей фотобиореактора: отбирали по 5 мл суспензии клеток, получая таким образом «среднюю» пробу, в которой после перемешивания определяли коэффициент пропускания. Оптическую плотность рассчитывали по формуле: $D = -lg(T)$, где T — величина пропускания, определяемая на фотометре КФК-2 при длине волны 750 нм. При пересчёте единиц оптической плотности на сухую биомассу (СВ) использовали коэффициент 0,8, который был определён в серии параллельных измерений СВ и оптической плотности. Максимальную удельную скорость роста у каждого опытного варианта определяли в экспоненциальной фазе роста накопительной культуры по уравнению:

$$\mu_m = \frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t_2 - t_1},$$

где μ_m — максимальная удельная скорость роста, B_2 и B_1 — биомасса *A. platensis* в момент времени t_2 и t_1 соответственно.

Результаты и обсуждение

Оптимальный температурный диапазон, при котором выращивают *A. platensis*, находится в пределах 25–35 °С [Borowitzka M., Borowitzka L., 1998]. В работе [Kumar, Kulshreshtha, Singh, 2011] показано, что при низкой (20 °С) и высокой (40 °С) температурах у спирулины не наблюдалось экспоненциальной фазы. Следовательно, экстремальные температуры не обеспечивают реализацию максимальных скоростей роста. Кроме того, при температуре 45 °С наблюдалось отсутствие деления клеток с исчезновением их пигментации. Продуктивность культуры *A. platensis* увеличивалась с повышением температуры и была максимальной при 35 °С. Затем она снижалась при дальнейшем повышении температуры из-за уменьшения концентрации хлорофилла и других пигментов [Borowitzka M., Borowitzka L., 1998]. Процессы фотосинтеза, дыхания и роста в целом замедляются при превышении значений оптимальных температур в результате дисбаланса между потреблением энергии, производством АТФ и инактивации или денатурации белков, участвующих в фотосинтезе.

Для накопительной культуры удельная скорость роста зависит от множества факторов. На экспоненциальной фазе она постоянна и максимальна, затем уменьшается, достигая нуля в стационарной фазе. Поэтому корректно оценить влияние температуры на рост микроводорослей возможно только в экспоненциальной фазе или плотностате. Последующие фазы характеризуются лимитированием продуктивности культуры светом, биогенными элементами, метаболитами, которые, накапливаясь в среде, при определённой концентрации могут препятствовать нормальному протеканию биохимических процессов, в том числе обмену веществ, уменьшается число делений клеток [Варфоломеев, Калужный, 1990]. В связи с этим в контексте данной работы линейная и следующие далее фазы роста рассматриваться не будут.

На рисунке (1А) представлена динамика плотности культуры *A. platensis* в первые четверо суток. При увеличении температуры суспензии сохранялся экспоненциальный характер накопительной кривой, что говорит о постоянстве удельной скорости роста.

На рисунке (1В) представлена зависимость максимальной удельной скорости роста культуры *A. platensis* от температуры. Минимальная величина $\mu_m = 0,32 \text{ сут}^{-1}$ наблюдалась при температуре суспензии 17 °С. С увеличением температуры до 30 °С значение удельной скорости роста также увеличивалось до $0,85 \text{ сут}^{-1}$.

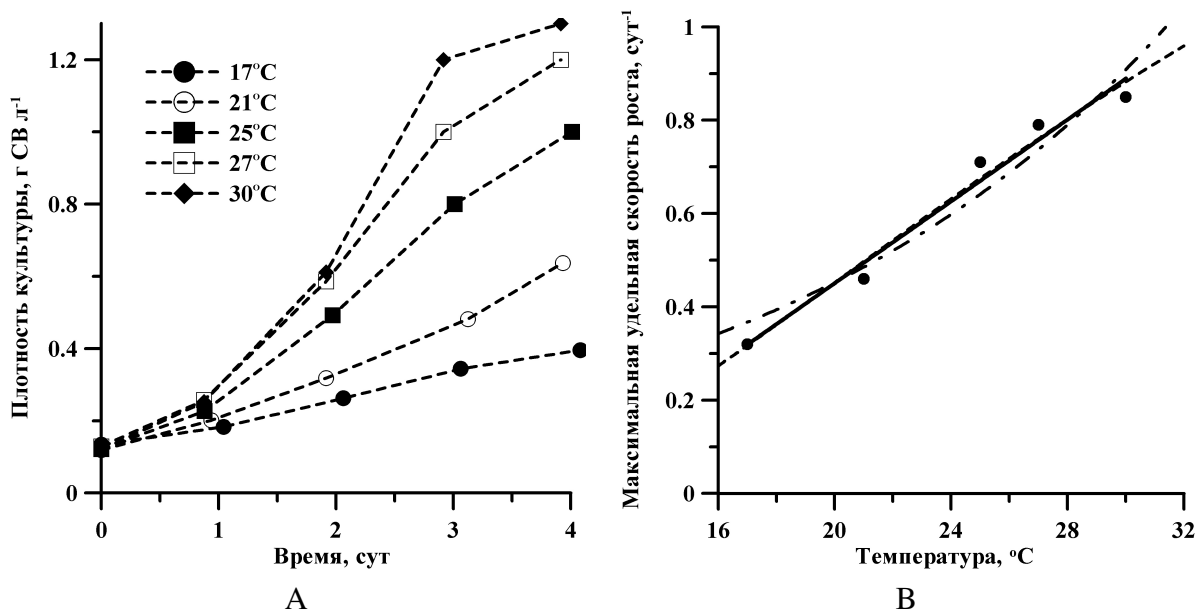


Рис. 1. А — накопительные кривые роста культуры *A. platensis* при различной температуре, В — зависимость максимальной удельной скорости роста от температуры. Аппроксимация экспериментальных данных: уравнением Вант-Гоффа (3) — штрихпунктирная линия, уравнением Аррениуса (4) — пунктирная линия, линейной регрессией (5) — сплошная линия. Значения коэффициентов даны в тексте

Обычно температурная зависимость скорости роста моделируется с помощью классических выражений Вант-Гоффа (3) и Аррениуса (4). В качестве альтернативного подхода рассмотрим возможность применения ломаной для описания температурной кинетики роста. Для диапазона температур, относящихся к физиологической норме, используем выражение:

$$\mu_m = \begin{cases} \mu_{min} + \psi(t - t_{min}), & t_{min} \leq t \leq t_{opt} \\ \mu_{max}, & t_{opt} \leq t \leq t_{crit} \end{cases}, \quad (5)$$

где μ_{min} — минимальное значение μ_m при температуре t_{min} , μ_{max} — максимальное значение μ_m при температуре t_{opt} , ψ — температурный коэффициент роста μ_m , t_{crit} — критическая температура, при которой наблюдается снижение удельной скорости роста вследствие тепловой денатурации белков [Варфоломеев, Гуревич, 1999].

На рисунке (1) представлена аппроксимация экспериментальных данных зависимости μ_m культуры *A. platensis* от температуры выражениями (3–5). Все модели с хорошей точностью описывают полученную температурную зависимость удельной скорости роста культуры *A. platensis*. При использовании модели Вант-Гоффа ($R^2 = 0,89$) температурный коэффициент Q_{10} составил 2,1, при этом кривая описывается выражением:

$$\mu_m = 0,34 \cdot 2,1^{\frac{t-17}{10}}.$$

При аппроксимации экспериментальных данных моделью Аррениуса ($R^2 = 0,91$) температурная кривая имеет вид:

$$\mu_m = 3,7e^{\frac{-359,72}{RT}}.$$

Уравнение линейной регрессии ($R^2 = 0,91$), которое описывает полученную температурную кривую:

$$\mu_m = 0,3 + 0,04 \cdot (t - 17), 17 \leq t \leq 30. \quad (6)$$

Проведённые расчёты показывают, что применимость классических моделей вызывает множество вопросов. Например, модель Вант-Гоффа монотонно возрастает и удельная скорость никогда не достигнет насыщения. В противоположность модели Вант-Гоффа модель Аррениуса с рассчитанными значениями коэффициентов выходит на плато, но при этом температура составляет около 200 °С, что является невозможным.

Отметим, что в исследуемом диапазоне плотностей культуры мы наблюдали экспоненциальный (неограниченный) рост биомассы *A. platensis*. В таких условиях исключено влияние любого биогенного элемента на удельную скорость роста. Единственным лимитирующим фактором, который определяет величину μ_m , является интенсивность света. Зависимость удельной скорости роста от освещённости исследована для многих видов микроводорослей, она имеет сложный нелинейный характер [Лелеков, Тренкеншу, 2021]. Максимальная величина удельной скорости роста полупоглощающей (экспоненциально растущей) культуры *A. platensis* составляет около 2,4 сут⁻¹ при поверхностной облучённости 100 Вт·м⁻² [Белянин, Сидько, Тренкеншу, 1980]. Полученные коэффициенты линейной регрессии (6) при бóльших (или меньших) значениях интенсивности света будут изменяться, однако прямая пропорциональность между μ_m и температурой сохранится. В качестве доказательства проведём верификацию выражения (5) на других видах микроводорослей, относящихся к различным систематическим группам. Например, на рисунке (2) представлена температурная зависимость удельной скорости роста для двух зелёных видов, по данным [Rhee, Gotham, 1981; Ota et al., 2015]. Удельная скорость роста культуры *Scenedesmus sp.* увеличивается с ростом температуры и достигает максимального значения 1,36 сут⁻¹ при 20 °С. Оптимальный температурный диапазон для данного вида, в котором реализуется максимальная скорость роста, 20–25 °С [Rhee, Gotham, 1981]. Для *Chlorococum littorale* максимальная удельная скорость роста составляет 2,72 сут⁻¹ при достижении 22 °С [Ota et al., 2015]. И в первом, и во втором случае экспериментальные данные с высокой точностью ($R^2 = 0,93$ и 0,99 соответственно) описываются ломаной (4). Для *Scenedesmus sp.* система (4) имеет вид:

$$\mu = \begin{cases} 0,2 + 0,077(t - 5), & 5 \leq t \leq 20 \\ 1,31, & 20 \leq t \leq 25 \end{cases}.$$

Аналогично для *Ch. littorale*:

$$\mu = \begin{cases} 0,82 + 0,125(t - 8), & 8 \leq t \leq 22 \\ 2,68, & 22 \leq t \leq 26 \end{cases}.$$

Рисунок (2) показывает, что предлагаемая линеаризованная модель зависимости удельной скорости роста культуры микроводорослей от температуры имеет высокую точность описания как в области низких, так и в области оптимальных температур. Для сравнения: модель Аррениуса хорошо описывает рост удельной скорости в области низких температур, однако в области оптимальных температур не выходит на плато.

На рисунке (3) представлена аппроксимация моделями (3–5) температурной зависимости удельной скорости роста двух диатомей, по экспериментальным данным [Rhee, Gotham, 1981; Perez, Pina, Rodriguez, 2008]. Максимальное значение удельной скорости роста культуры *Asterionella formosa* составляет 1,05 сут⁻¹ и достигается при 20 °С, при этом оптимальный

диапазон температур 19–20 °C [Rhee, Gotham, 1981]. Для культуры *Phaeodactylum tricornutum* максимальная скорость роста (2,15 сут⁻¹) наблюдается также при температуре 20 °C, которая и является оптимальной для данного вида водоросли [Perez, Pina, Rodriguez, 2008]. Как и для других видов микроводорослей, точность описания данных линейной регрессией на рисунке (3) высокая ($R^2 = 0,97$) и сопоставима с моделью Аррениуса.

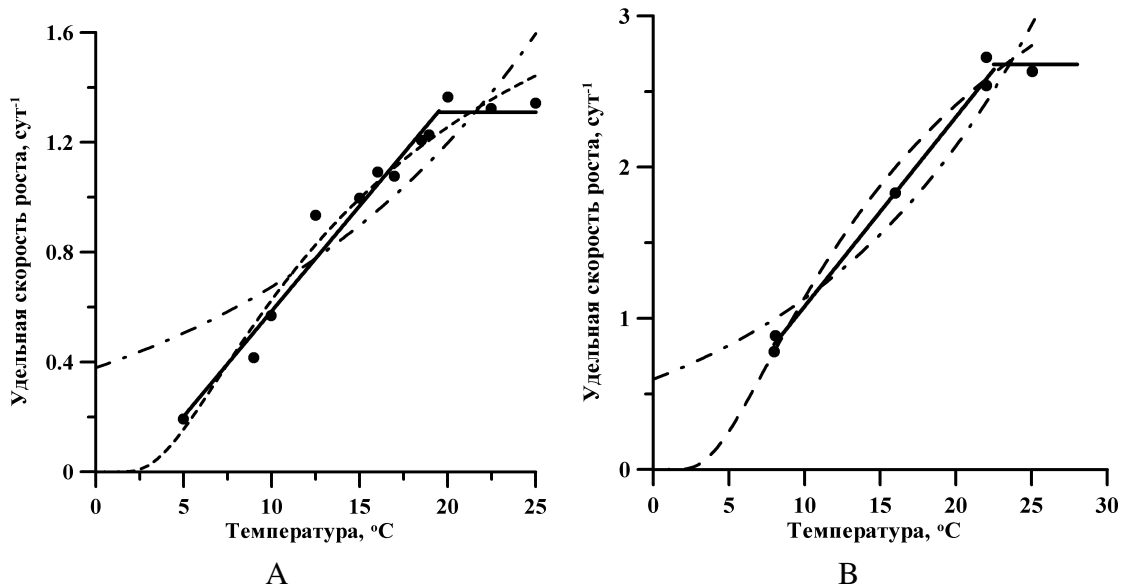


Рис. 2. Зависимость удельной скорости роста культур *Scenedesmus sp.* (А) и *Chlorococcum littorale* (В) от температуры, по данным [Rhee, Gotham, 1981; Ota et al., 2015] соответственно. Аппроксимация экспериментальных данных: уравнением Вант-Гоффа (3) — штрихпунктирная линия, уравнением Аррениуса (4) — пунктирная линия, линейными сплайнами (5) — сплошная линия. Значения коэффициентов даны в тексте

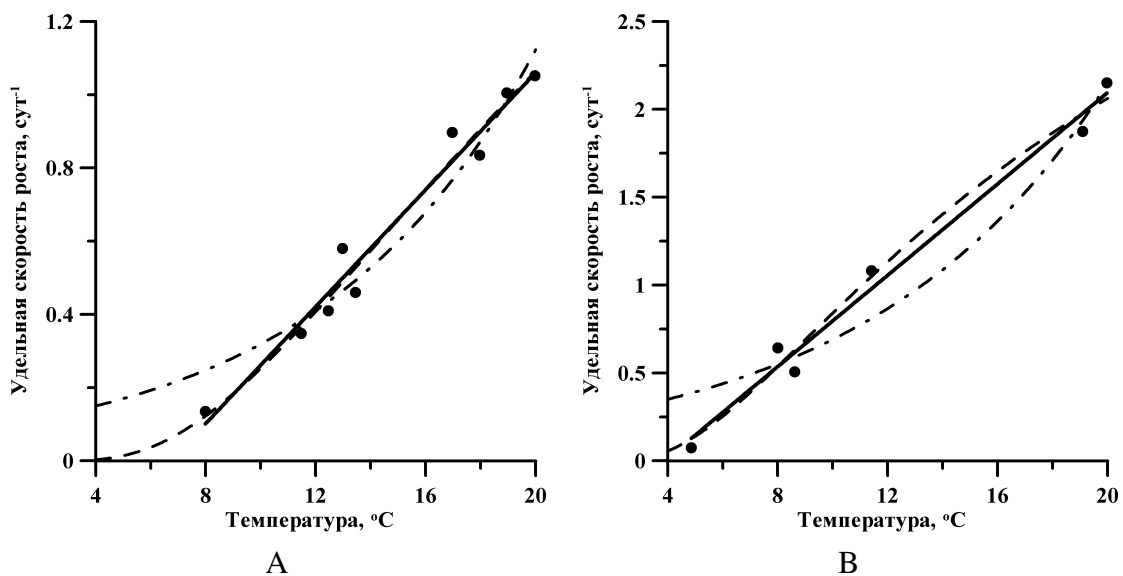


Рис. 3. Зависимость максимальной удельной скорости роста культур *Asterionella formosa* (А) и *Phaeodactylum tricornutum* (В) от температуры, по данным [Rhee, Gotham, 1981; Perez, Pina, Rodriguez, 2008] соответственно. Аппроксимация экспериментальных данных: уравнением Вант-Гоффа (3) — штрихпунктирная линия, уравнением Аррениуса (4) — пунктирная линия, линейными сплайнами (5) — сплошная линия

Заключение

Каждая из рассмотренных математических моделей, описывающих температурную кинетику скорости роста микроводорослей, имеет область определения и основывается на тех или иных допущениях. По сложившейся традиции в микробиологии используются модели, основывающиеся на формализме химической кинетики. Устоявшаяся парадигма моделирования роста культур микроводорослей подразумевает использование моделей: Аррениуса — для температурных зависимостей, Михаэлиса — Ментен (Моно) — для субстратзависимого роста, Бугера — Ламберта — Бера — для поглощения света и пр. Однако многочисленные данные свидетельствуют об отклонениях экспериментальных кривых от указанных моделей, что привело к появлению большого числа работ по их уточнению и модификации. Для кинетики светозависимого роста микроводорослей ещё в конце прошлого века предложен подход [Тренкеншу, 2005], в котором показано, что внутренняя организация ключевого ферментного комплекса определяет характер зависимости скорости фотосинтеза от приведённой плотности потока: чем лучше организована система, тем ближе эта зависимость к ломаной. Применение линейных сплайнов при моделировании кинетики субстратзависимого роста культуры микроводорослей также показало высокую точность описания экспериментальных данных [Лелеков, Тренкеншу, 2019]. Таким образом, учитывая результаты данной работы, можно сделать вывод, что линейные сплайны являются универсальным инструментом при моделировании фотобиосинтеза. Это создаёт основу для разработки теории роста культур микроводорослей.

Список литературы

1. Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1992. – 367 с.
2. Артюхов В. Г., Ковалева Т. А., Шмелев В. П. Биофизика : учеб. пособие. – Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1994. – 336 с.
3. Белянин В. Н., Сидько Ф. Я., Тренкеншу А. П. Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей. – Новосибирск : Наука, 1980. – 136 с.
4. Варфоломеев С. Д., Гуревич К. Г. Биокинетика : практ. курс. – Москва : Гранд : ФАИР-ПРЕСС, 1999. – 720 с.
5. Варфоломеев С. Д., Калужный С. В. Биотехнология. Кинетические основы микробиологических процессов : учеб. пособие для биол. и хим. специальностей вузов. – Москва : Высш. шк., 1990. – 296 с.
6. Ильичев В. Г., Ильичева О. А. Гипотезы об адаптации водорослей к периодическим факторам среды // Биофизика. – 2021. – Т. 66, № 2. – С 350–357. – <https://doi.org/10.31857/S0006302921020162>
7. Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Моделирование пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнодействующими взаимодействиями: синхронизация и кластеризация // Математическая биология и биоинформатика. – 2019. – Т. 14, № 1. – С. 1–18. – <https://doi.org/10.17537/2019.14.1>
8. Курганов Б. И. Принципы интеграции клеточного метаболизма // Молекулярная биология. – 1986. – Т. 20, № 2. – С. 369–377.

9. Лелеков А. С., Тренкениш 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 азотистых соединений в клетках микроводорослей. 2. Хемостат // Математическая биология и биоинформатика. – 2019. – Т. 14, № 2. – С. 450–463. – <https://doi.org/10.17537/2019.14.450>
11. Минкевич И. Г. Математические проблемы организации метаболических путей из биохимических реакций // Математическая биология и биоинформатика. – 2016. – Т. 11, № 2. – С. 406–425. – <https://doi.org/10.17537/2016.11.406>
12. Тренкениш Р. П. Кинетика субстратзависимых реакций при различной организации метаболических систем. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – 89 с. – URL: <https://repository.marine-research.org/bitstream/299011/6620/1/trenkens.pdf> (дата обращения: 12.04.2021).
13. Тренкениш Р. П., Лелеков А. С. Моделирование роста микроводорослей в культуре. – Белгород : Константа, 2017. – 152 с. – <https://doi.org/10.21072/978-5-906952-28-8>
14. Тренкениш Р. П. Расчёт удельной скорости роста микроводорослей // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4, № 1. – С. 100–108. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.09>
15. Тренкениш Р. П., Лелеков А. С., Боровков А. Б., Новикова Т. М. Унифицированная установка для лабораторных исследований микроводорослей // Вопросы современной альгологии. – 2017. – № 1 (13). – URL: <http://algology.ru/1097>. – Дата публикации: 09.12.2016.
16. Borowitzka M. A., Borowitzka L. J. Microalgal biotechnology. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. – 480 p.
17. Kumar M., Kulshreshtha J., Singh G. P. Growth and biopigment accumulation of cyanobacterium *Spirulina Platensis* at different light intensities and temperature // Brazilian Journal of Microbiology. – 2011. – Vol. 42, iss. 3. – P. 1128–1135. – <https://doi.org/10.1590/s1517-838220110003000034>
18. Monod J. The growth of bacterial cultures // Annual Review of Microbiology. – 1949. – Vol. 3. – P. 371–394. – <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.03.100149.002103>
19. Ota M., Takenaka M., Sato Yo., Smith R. L., Inomata H. Effects of light intensity and temperature on photoautotrophic growth of a green microalga, *Chlorococcum littorale* // Biotechnology Reports. – 2015. – Vol. 7. – P. 24–29. – <https://doi.org/10.1016/j.btre.2015.05.001>
20. Perez E. B., Pina I. C., Rodriguez L. P. 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>
21. Ras M., Steyer J.-P., Bernard O. Temperature effect on microalgae: a crucial factor for outdoor production // Reviews in Environmental Science and Bio/Technology. – 2013. – Vol. 12, no. 2. – P. 153–164. – <https://doi.org/10.1007/s11157-013-9310-6>
22. Ratkowsky D. A., Olley J., McMeekin T. A., Ball A. Relationship between temperature and growth rate of bacterial cultures // Journal of Bacteriology. – 1982. – Vol. 149, iss. 1. – P. 1–5.
23. Rhee G. Y., Gotham I. J. The effect of environmental factors on phytoplankton growth: temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation // Limnology and Oceanography. – 1981. – Vol. 26, iss. 4. – P. 635–648. – <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.4.0635>

**STUDY OF THE TEMPERATURE EFFECT ON THE SPECIFIC
GROWTH RATE OF *ARTHROSPIRA PLATENSIS* CULTURE**

Klochkova V. S.¹, Lelekov A. S.²

¹*Sevastopol State University, Sevastopol, Russian Federation,*

²*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: a.lelekov@yandex.ru*

Abstract: The work is focused on mathematical modeling of temperature on the specific growth rate of microalgae culture. The analysis of classical models that describe the temperature kinetics of microalgae growth is carried out. Batch curves of the cyanoprokaryota *A. platensis* were obtained at different temperature values. At the exponential growth phase, the maximum specific rate of culture was determined, which at 17 °C was minimal and amounted to 0.32 day⁻¹, and at 30 °C it was maximal and equal to 0.85 day⁻¹. In the field of physiological norm, the possibility of using a linear splines to describe the dependence of the specific growth rate on temperature for *A. platensis*, green and diatom microalgae is shown.

Keywords: microalgae, batch culture, exponential growth phase, specific growth rate, temperature.

Сведения об авторах

Клочкова Виктория Сергеевна студентка 4-го курса, специальность «физика живых систем», Севастопольский государственный университет, viki-iki@mail.ru

Лелеков Александр Сергеевич кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», a.lelekov@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.11.2021 г.

Принята к публикации 31.03.2022 г.