

Влияние света на величину соотношения хлорофилл a / P_{700} в культуре микроводорослей

Лелеков А.С.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр "Институт биологии южных морей имени
А.О. Ковалевского РАН", Севастополь, Россия

Аннотация. В работе проведено исследование зависимости соотношения хлорофилла a и реакционных центров P_{700} ($Хл\ a / P_{700}$) от интенсивности света. В сжатой форме обобщены литературные данные о строении пигмент-белковых суперкомплексов, механизмах перераспределения избыточной световой энергии. Анализ литературы показал, что соотношение $Хл\ a / P_{700}$ в культуре низших фотоавтотрофных организмов определяет удельную скорость роста или интенсивность фотосинтеза. Поэтому по величине $Хл\ a / P_{700}$ можно судить о физиологическом состоянии культуры. Рассмотрена возможность применения разработанных ранее принципов моделирования фотобиосинтеза микроводорослей для количественного описания влияния света на величину $Хл\ a / P_{700}$. Предложено разделение всего пула хлорофилла a на две условные группы – структурный хлорофилл, ассоциированный с ядерной частью фотосистем и антенный хлорофилл, связанный с периферическими белками светособирающей антенны. Соотношение всех структурных компонентов биомассы считается неизменным. Содержание антенного хлорофилла определяется скоростью его синтеза за счёт резервной биомассы и светозависимой деструкцией. Решение полученной системы уравнений записаны для стационарного состояния плотностата. Показано, что отношение концентраций антенного хлорофилла и структурной биомассы определяет величину $Хл\ a / P_{700}$, установлена взаимосвязь данного параметра с интенсивностью света. Верификация модели проведена для плотностатной культуры *Arthrospira platensis*. Выделено три диапазона интенсивности света, которые отличаются различными механизмами фотоадаптации: область убыли антенного хлорофилла при низких интенсивностях; область накопления антенного хлорофилла; область метаболического лимитирования биосинтеза антенных белков, причём ключевую роль в этом процессе играет перекись водорода. Теоретической основой такого деления выступают экспериментальные результаты, показывающие различные механизмы распределения избыточной световой энергии при низких и высоких интенсивностях света. Для каждого участка получено аналитическое выражение, описывающее световую кинетику $Хл\ a / P_{700}$. Сопоставление теоретических кривых и экспериментальных данных для культуры *A. platensis* позволило определить видоспецифические коэффициенты модели, которые оставались неизменными на всех трёх участках кривой. Полученные результаты позволяют разрабатывать математические алгоритмы управления пигментным составом биомассы микроводорослей.

Ключевые слова: фотосинтез, пигменты, светособирающая антенна, моделирование, линейные сплайны, резервная и структурная биомасса

ВВЕДЕНИЕ

Поглощение света низшими фотоавтотрофами и последующие световые реакции фотосинтеза осуществляются в пигмент-белковых суперкомплексах, локализованных у эукариотических водорослей на мембране тилакоидов или участках цитоплазматической мембраны у цианопрокариот. В простейшем рассмотрении современные представления о структуре суперкомплексов можно свести к наличию двух фотосистем (ФС I и ФС II), каждая из которых состоит из коровой (ядерной) части и светособирающей антенны. При нециклическом транспорте перенос энергии возбуждения осуществляется по цепи переносчиков от антенны к реакционному центру (P_{680} или P_{700} у ФС II и ФС I соответственно). Конечными продуктами световых реакций являются восстановленные высокоэнергетические формы НАДФ·Н и АТФ. При определённых условиях, например, при недостатке углекислого газа, наблюдается циклический транспорт электрона без участия ФС II, который позволяет синтезировать добавочное количество АТФ. К настоящему моменту известны и другие альтернативные пути электронного транспорта [1].

В литературе приводятся структуры практически всех белков коровой и антенной (ЛНС) частей фотосистем в высоком (до 2 ангстрем) разрешении [2]. Каждый из этих белков имеет несколько сайтов связывания молекул хлорофилла и каротиноидов. Коровая часть обеих фотосистем является довольно консервативной и практически не отличается у разных классов микроводорослей. Антенны и первой, и второй фотосистем зелёных, диатомовых и др. водорослей и высших растений состоят из ЛНС-белков, с которыми связаны хлорофиллы и каротиноиды [3]. У цианобактерий отсутствуют ЛНС антенные белки, при этом весь хлорофилл *a* связан с коровыми белками фотосистем, причём на долю ФС I приходится около 95 % [4]. Свет большей частью улавливается фикобилисомами, состоящими из нескольких типов фикобилипротеинов. Первоначально считалось, что фикобилисомы выполняют функцию исключительно антенны ФС II [5]. Однако позже были обнаружены полосы фикобилинов в спектрах ФС I, и показано, что каждая единичная фикобилисома способна взаимодействовать с ядром ФС I или ФС II независимо [6]. Изменение световых условий также приводит к хроматической адаптации – изменению пропорций отдельных фикобилинов [7]. Похожая структура светособирающего комплекса ФС II известна для красных водорослей. Их антенна также состоит из внемембранных фикобилисом, при этом первая фотосистема, подобно зелёным водорослям и высшим растениям, содержит ЛНС-белки, которые являются внутримембранными светособирающими комплексами [8].

Световые условия, в которых находятся клетки микроводорослей, во многом определяют структуру и эффективность функционирования фотосинтетического аппарата. Общепринятой является концепция разделения адаптационных механизмов регуляции на «быстрые» и «медленные» [9]. Различают следующие виды адаптаций водорослей к изменению световых условий [10]: 1. Энергозависимое тушение – насыщение электрон-транспортной цепи приводит к протонированию люмена и активации виолоксантинового цикла, накоплению зеаксантина и диссипации избыточной энергии. 2. Процесс *state transition* – при избытке световой энергии происходит насыщение электрон-транспортной цепи и, в первую очередь, пула пластохинона с последующей активацией STN₇-киназы, фосфорилированием ЛНС-белков ФС II и миграцией антенны ФС II к ФС I. Этот процесс приводит к перераспределению энергии возбуждения. 3. Фотодеструкция пигментов – поглощая квант света, пигмент переходит в возбуждённое состояние, которое соответствует первому синглетному уровню с малым временем жизни. Далее происходит переход в триплетное состояние, при этом выделяется энергия, за счёт которой ионизируется молекула кислорода с образованием активных форм кислорода, которые могут необратимо окислять пигмент или антенные белки [11, 12]. 4. Долговременная

адаптация – уменьшение размера светособирающей антенны за счёт блокировки экспрессии генов, кодирующих антенные белки. Доказано [10], что ключевую роль при долговременной адаптации играет пероксид водорода.

Моделирование фотоадаптации микроводорослей в условиях интенсивной культуры подразумевает переход от молекулярного к популяционному уровню описания процессов роста. При переносе клеток с низкой на высокую или с высокой на низкую интенсивность света в течение некоторого времени происходит изменение биохимического состава биомассы. Наглядно этот процесс характеризует динамика содержания какого-либо пигмента или белка в биомассе β . Этот показатель может изменяться в десятки раз, характеризуется сильной нелинейностью и «ложным стартом» даже при полном минеральном обеспечении роста, что говорит об определяющей роли световых условий. Стабилизация биохимического состава возможна только при согласовании внешнего светового потока и скорости энергообменных реакций в клетке. Такое состояние может быть устойчивым только в условиях стационарного динамического равновесия непрерывной культуры. Поэтому исследования влияния света на рост водорослей и биосинтез пигментов проводятся в плотностате при оптимальном обеспечении биогенными элементами.

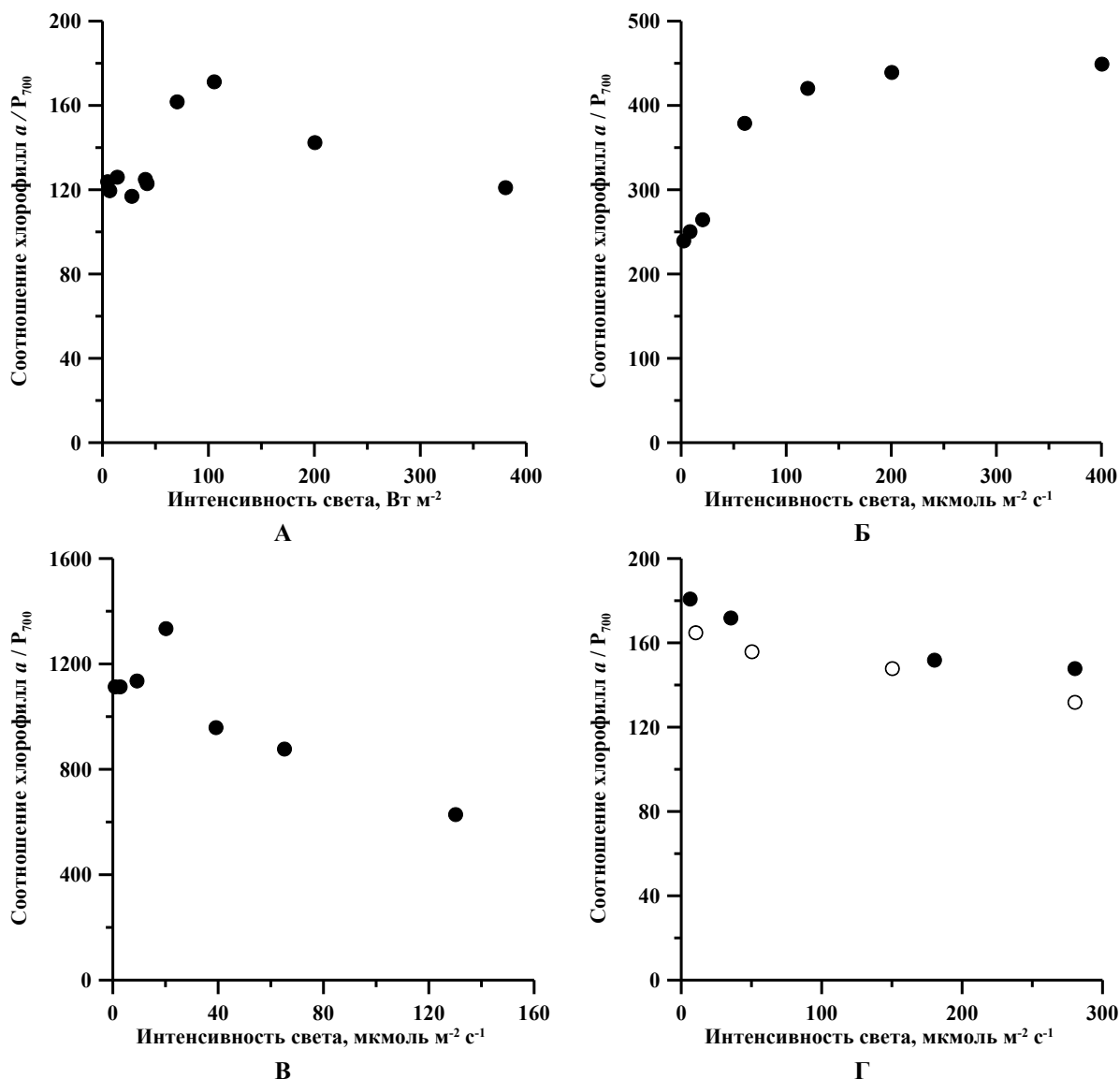


Рис. 1. Зависимость соотношения хлорофилла a и реакционных центров P_{700} от интенсивности света для плотностатной культуры: А – *Artrosira platensis* [13]; Б – *Dunaliella tertiolecta*,

В – *Skeletonema costatum* [14]; **Г** – *Porphyridium purpureum* по данным [5] (чёрные маркеры) и [15] (светлые маркеры).

Согласно предлагаемой нами концепции моделирования фотобиосинтеза [16], скорость роста культуры микроводорослей определяется поглощённой световой энергией на единицу ключевого мультиферментного комплекса F_0 , на котором происходит сопряжение энергообменных реакций. В простейшем случае, согласно закону Бугера – Ламберта – Бера количество поглощённой световой энергии зависит от концентрации хлорофилла a . В свою очередь, исходя из предположения о взаимосвязи всех структурных компонентов биомассы, F_0 может быть выражена через концентрацию реакционных центров P_{700} . Такие рассуждения приводят к пропорциональности удельной скорости роста культуры соотношению хлорофилла a и P_{700} . Действительно, в монографии [13] приводятся экспериментальные данные о прямой пропорциональности удельной скорости роста величине соотношения $Xл\ a / P_{700}$ для нескольких видов цианопрокариот и зелёных водорослей. В общем случае (см. рис. 1), с ростом облучённости у красных и диатомовых водорослей соотношение $Xл\ a / P_{700}$ уменьшается [5, 14], в то время как у зелёных и цианобактерий – увеличивается, коррелируя с удельной скоростью роста или интенсивностью фотосинтеза [13, 14]. Таким образом, $Xл\ a / P_{700}$ можно рассматривать в качестве обобщённой характеристики физиологического состояния культуры. Несмотря на достаточное количество экспериментальных данных даже для стационарных условий проточной культуры в литературе отсутствуют математические модели, устанавливающие количественную взаимосвязь $Xл\ a / P_{700}$ и интенсивности светового потока. Поэтому целью данной работы являлась разработка математической модели, описывающей механизмы влияния света на соотношение $Xл\ a / P_{700}$ для культуры микроводорослей в условиях плотностата.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Обозначим Ψ соотношение концентрации хлорофилла a (π) и реакционных центров P_{700} :

$$\Psi = \frac{\pi}{P_{700}}. \quad (1)$$

Отношение концентраций пигмента и реакционных центров можно заменить величинами их относительного содержания в биомассе микроводорослей:

$$\Psi = \frac{\pi}{P_{700}} = \frac{\pi / B}{P_{700} / B} = \frac{\beta}{\beta_{700}}, \quad (2)$$

где β – относительное содержание хлорофилла a , β_{700} – относительное содержание P_{700} в биомассе.

Таким образом, задача сводится к выбору функциональной зависимости относительного содержания пигмента от интенсивности света. На сегодняшний день существует несколько моделей, описывающих такую кривую. Область определения этих моделей – это культура невысокой оптической плотности, когда клетки не затевают друг друга, т. е. область работы плотностата. Наибольшее распространение получила модель Гейдера с соавторами [17], которая предполагает, что наблюдаемая скорость изменения концентрации хлорофилла a является разностью скоростей его синтеза и фотодеструкции. В дальнейшем, было показано [18], что наиболее вероятным является механизм, основывающийся на частичной репарации фотоокисленных пигментов. Позднее, на основе двухкомпонентного подхода [16], была разработана модель, в которой помимо фотодеструкции, содержание хлорофилла a в биомассе микроводорослей определяется соотношением резервных и структурных компонентов,

причём хлорофилл a относится именно к структурной части. Известно, что с ростом облучённости в клетках микроводорослей накапливаются первичные продукты фотосинтеза, которые и являются пластической и энергетической основой для синтеза высокомолекулярных клеточных структур. Поэтому именно двухкомпонентный подход представляется наиболее адекватным для описания световой кинетики содержания пигментов в биомассе. Рассмотрим возможность применения такого подхода при моделировании зависимости соотношения $Xл\ a / P_{700}$ от интенсивности света.

Модель 1. Двухкомпонентная модель фотоавтотрофного роста

Основные положения двухкомпонентного подхода применительно к описанию светозависимого содержания хлорофилла a подробно изложены в работе [16]. Предполагается, что биомасса микроводорослей состоит из двух составляющих – резервной (B_{res}) и структурной (B_{str}) частей, причём все структурные компоненты находятся в определённых соотношениях. Скорости синтеза обоих компонентов заданы линейными сплайнами и записаны через приведённые потоки субстрата. Обозначим долю хлорофилла a в структурной биомассе через β_{str} :

$$\beta_{str} = \frac{\pi}{B_{str}}. \quad (3)$$

Соответственно, содержание хлорофилла a в биомассе будет определяться соотношением резервная / структурная биомасса ε :

$$\beta = \frac{\beta_{str} B_{str}}{B} = \frac{\beta_{str} B_{str}}{B_{str} + B_{res}} = \frac{\beta_{str}}{1 + \varepsilon}. \quad (4)$$

Для условий светового лимитирования зависимость соотношения ресурсных и структурных макромолекулярных форм от интенсивности света находится согласно выражению:

$$\varepsilon = -\frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}} + \sqrt{\left(\frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}}\right)^2 + \frac{\varepsilon_{min}}{q_{rs}} + \frac{\varepsilon_{min} \mu_m}{\mu_r} (i_0 - i_{cp})}, \quad (5)$$

где ε – соотношение резервная / структурная биомасса, i_0 – нормированная на насыщающую облучённость, ε_{min} – минимальная величина ε , соответствующая компенсационной облучённости i_{cp} , соотношение резервная / структурная биомасса, q_{rs} – экономический коэффициент перехода резервной биомассы в структурную, μ_r – удельная скорость распада структуры.

Выражение (4) совместно с (5) позволяет описать снижение β при увеличении облучённости. Большое количество неизвестных видоспецифических коэффициентов модели, по сравнению с имеющимися на сегодняшний день экспериментальными данными, не позволяет провести их точный расчёт. Поэтому, основываясь на том, что форма зависимости содержания хлорофилла от света одинакова практически для всех классов и видов морских микроводорослей [19], можно записать *приближённое* уравнение светозависимого содержания хлорофилла a от облучённости [16]:

$$\beta = \frac{\beta_{str}}{0.487 + \sqrt{0.567 + 6.242(i_0 - 0.06)}}. \quad (6)$$

Формально, выражение (6) применимо для описания светозависимого уменьшения содержания не только хлорофилла a , но также и любого другого пигмента, доля которого в структурной биомассе постоянна. На рисунке 2 представлена аппроксимация моделью (6) экспериментальных данных для культуры *A. platensis* [13]. Облучённость представлена в нормированном (на насыщающую) виде: для хлорофилла

a – 380 и 200 Вт·м⁻² (для галогенных КГ 220-1000-3 и люминесцентных ЛЦ-40 ламп соответственно), для P_{700} – 105 Вт·м⁻². Точность описания по критерию R^2 составила 99 и 97 %.

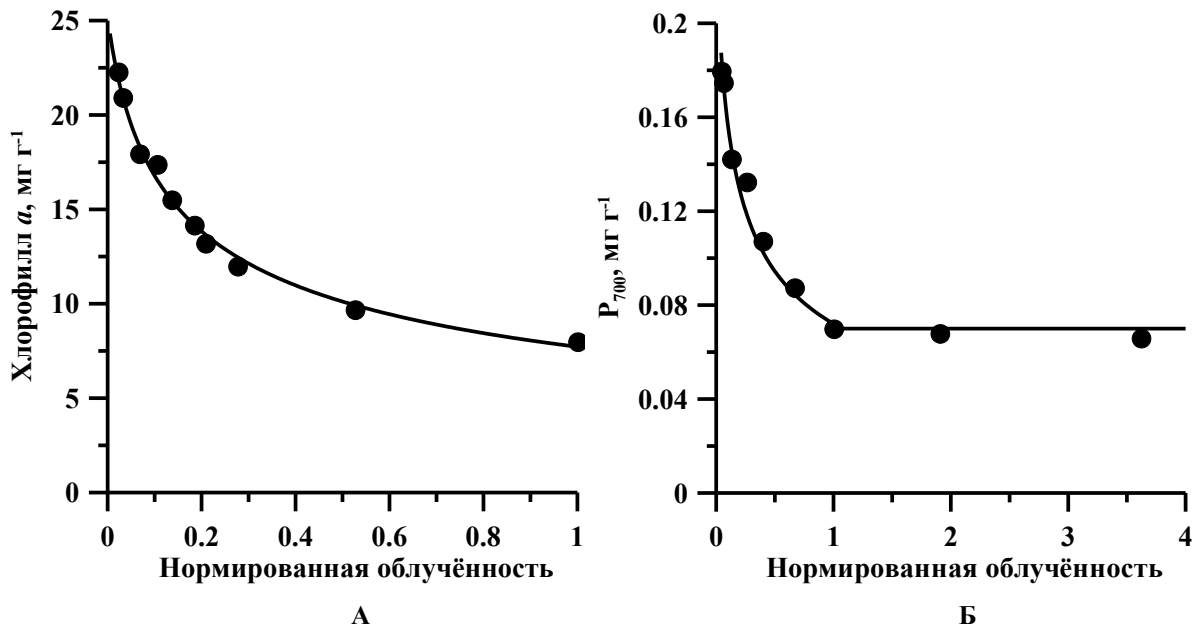


Рис. 2. Содержание хлорофилла a (А) и реакционных центров P_{700} (Б) при различной облучённости в биомассе *A. platensis* по данным [13]. Сплошная линия – аппроксимация данных уравнением (6).

Модель 1. Обсуждение результатов

Приближённое уравнение (6) с высокой точностью описывает экспериментальные данные для хлорофилла a и P_{700} , при этом видоспецифические коэффициенты модели не изменяются. Расчёты для обоих случаев показали, что компенсационная интенсивность света i_{cp} составляет около 6 % от насыщающей, экономический коэффициент перехода резервной биомассы в структурную q_{rs} – 80 %, соотношение максимальной удельной скорости фотосинтеза и дыхания μ_m / μ_r – 25. Для других видов микроводорослей видоспецифические коэффициенты модели могут меняться. В уравнении (6) присутствует только один неизвестный коэффициент – доля того или иного пигмента в структурной биомассе β_{str} . С практической точки зрения эта величина является его максимальным содержанием. Для хлорофилла a составила 23.5 мг г⁻¹, для реакционных центров P_{700} – 0.22 мг г⁻¹. Содержание P_{700} в биомассе после 105 Вт м⁻² не изменялось и составляло около 0.07 мг г⁻¹.

Отдельного внимания заслуживает вопрос варьирования насыщающей облучённости I_{sat} для разных пигментов. По определению, I_{sat} – это интенсивность света, при которой скорость образования резервных форм биомассы (скорость фотосинтеза) достигает максимума. Можно показать [20], что для культур микроводорослей невысокой оптической плотности I_{sat} зависит от концентрации мультиферментного комплекса F_0 , его активности μ_e и эффективности φ_e – количества АТФ или НАДФ·Н, восстанавливаемых за счёт единицы поглощённой энергии. С учётом постоянства всех структурных компонентов, I_{sat} связано с долями хлорофилла a и ключевого мультиферментного комплекса в структурной биомассе:

$$I_{sat} = \frac{\mu_e \cdot f}{\varphi_e \cdot k \cdot \beta_{str}}, \quad (7)$$

где k – удельное поглощение хлорофилла a , f и β_{str} – доля ключевого мультиферментного комплекса F_0 и хлорофилла a в структурной биомассе.

Отношение f/β_{str} фактически представляет собой величину, обратную величине соотношения $Xl\ a/P_{700}$. Для накопительной и непрерывной культуры *A. platensis* в условиях недостатка световой энергии экспериментально показано, что это соотношение не зависит от величины биомассы и остаётся примерно постоянным [13]. Напротив, в плотностате при варьировании облучённости $Xl\ a/P_{700}$ нелинейно изменяется, что приведёт к изменению I_{sat} даже при условии постоянства остальных коэффициентов выражения (7). Поэтому для каждой экспериментальной точки зависимости содержания хлорофилла от интенсивности света, представленной на рисунке 2,А, существует своя насыщающая облучённость. Единственным пигментом, для которого насыщающая облучённость будет постоянна является P_{700} , потому что при записи количества поглощённой энергии через P_{700} , а не хлорофилл a [20], отношение f/β_{str} будет равным единице.

Тем не менее, на основе предложенной двухкомпонентной модели, с учётом всех допущений, мы можем записать приближённое выражение, описывающее изменение $Xl\ a/P_{700}$ в культуре *A. platensis*:

$$\left\{ \begin{array}{l} \Psi = \frac{23 / \left(0.487 + \sqrt{0.567 + 6.242 \left(\frac{I_0 - 22.8}{380} \right)} \right)}{0.22 / \left(0.487 + \sqrt{0.567 + 6.242 \left(\frac{I_0 - 6.3}{105} \right)} \right)}, 6.3 \leq I_0 \leq 105 \\ \Psi = \frac{23 / \left(0.487 + \sqrt{0.567 + 6.242 \left(\frac{I_0 - 22.8}{380} \right)} \right)}{0.07}, 105 \leq I_0 \leq 380 \end{array} \right. \quad (8)$$

На рисунке 3 представлен теоретический расчёт соотношения $Xl\ a/P_{700}$ по выражению (8). В области малой и высокой интенсивности света модель не описывает экспериментальные данные. Это обусловлено тем, что помимо изменения насыщающей облучённости, вызывает множество вопросов предположение о постоянной доли хлорофилла a в структурной биомассе. Само изменение соотношения $Xl\ a/P_{700}$ свидетельствует об варьировании данного коэффициента.

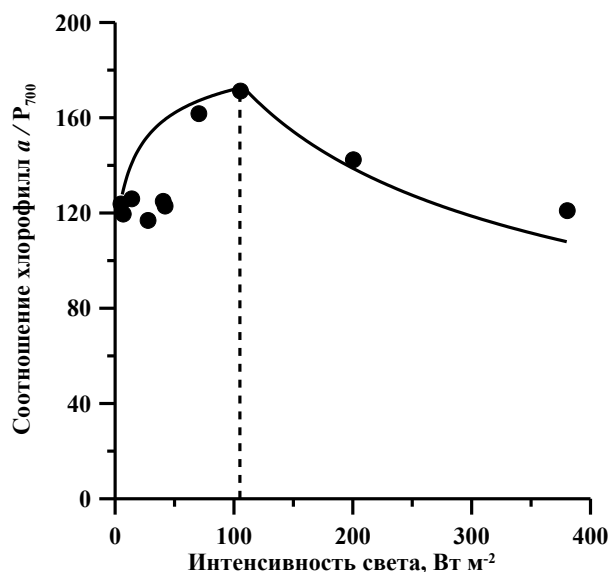


Рис. 3. Соотношение $Xl\ a/P_{700}$ при различной интенсивности света в культуре *A. platensis* [13]. Сплошная линия – расчёт по приближённому выражению (8). Пунктиром отмечена насыщающая интенсивность света, при которой удельная скорость роста максимальна.

С одной стороны, прямая пропорциональность всех структурных компонентов биомассы предполагает линейную взаимосвязь хлорофилла a и белка или P_{700} . Действительно, такие данные получены нами экспериментально, а также приводятся в литературе для накопительных и квазинепрерывных культур *Porphyridium purpureum* [21], *Arthrospira platensis* [22], *Tetraselmis viridis* [23], *Phaeodactylum tricornutum* [24]. С другой стороны, многие белки микроводорослей являются лабильными, их содержание в клетке или биомассе в целом определяется внешними факторами. Например, содержание РБФК (рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза оксигеназа) в общем белке уменьшается от 6 до 2 % при увеличении количества подаваемого углекислого газа [25]. Касательно тематики данной работы, следует учитывать, что при длительном воздействии света высокой интенсивности происходит подавление биосинтеза ЛНС-белков [10]. Поэтому пропорциональность хлорофилла a и белка в интенсивной культуре микроводорослей, строго говоря, верна только для части хлорофилла, который ассоциирован непосредственно с ядром первой или второй фотосистемы. Следовательно, математическая модель, описывающая светозависимую кинетику $Xl a / P_{700}$, должна учитывать современные представления о структуре светособирающих пигмент-белковых комплексов.

Модель 2. Изменение доли хлорофилла a в структурной биомассе

Разделим весь хлорофилл a на две условные группы. К первой группе отнесём хлорофилл a , который ассоциирован с ядерной частью фотосистем (π_{str}). Ко второй группе – входящий в состав антенны (π_{an}). Будем считать, что именно π_{str} прямо пропорционален остальным структурным компонентам биомассы и входит в структуру с постоянной долей $f_{\pi s}$:

$$\pi_{str} = f_{\pi s} \cdot B_{str}. \quad (9)$$

В свою очередь содержание π_{an} в биомассе будет определяться скоростью его биосинтеза и совокупностью процессов, приводящих к его разрушению. В независимости от механизмов фотоадаптации можно утверждать, что именно приведённый световой поток задаёт скорость убыли π_{an} . Предположим, что синтез антенного хлорофилла и структурных компонентов биомассы осуществляется с разными максимальными удельными скоростями μ_{mas} и μ_{mrs} соответственно, но эффективность обоих процессов одинакова – q_{rs} . Кроме того, допустим, что световое насыщение фотосинтеза и скорости убыли антенного хлорофилла наступают при различной интенсивности света.

Добавим в двухкомпонентную модель светозависимого роста культуры микроводорослей [20] третье уравнение, задающее скорость изменения концентрации π_{an} :

$$\begin{cases} \frac{dB_{res}}{dt} = \frac{\mu_m}{I_{s1}} B_{str} \left| \begin{array}{l} I_0, I_0 < I_{s1} \\ I_{s1}, I_0 \geq I_{s1} \end{array} \right| \frac{\mu_{mrs} B_{str}}{\varepsilon_{sat}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon, \varepsilon < \varepsilon_{sat} \\ \varepsilon_{sat}, \varepsilon \geq \varepsilon_{sat} \end{array} \right| + q_{sr} \mu_r B_{str} \\ \frac{dB_{str}}{dt} = \frac{q_{rs} \mu_{mrs} B_{str}}{\varepsilon_{sat}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon, \varepsilon < \varepsilon_{sat} \\ \varepsilon_{sat}, \varepsilon \geq \varepsilon_{sat} \end{array} \right| - \mu_r B_{str} \\ \frac{d\pi_{an}}{dt} = \frac{q_{rs} \mu_{mas} B_{str}}{\varepsilon_{sat}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon, \varepsilon < \varepsilon_{sat} \\ \varepsilon_{sat}, \varepsilon \geq \varepsilon_{sat} \end{array} \right| - \frac{\mu_{am}}{I_{s2}} B_{str} \left| \begin{array}{l} I_0, I_0 < I_{s2} \\ I_{s2}, I_0 \geq I_{s2} \end{array} \right| \end{cases} \quad (10)$$

где I_0 – интенсивность света, I_{s1} и I_{s2} – насыщающие интенсивности фотосинтеза и убыли антенного хлорофилла, ε – соотношение резервная / структурная биомасса, ε_{sat} – величина ε , соответствующая метаболическому насыщению скорости роста, q_{rs} – экономический коэффициент перехода резервной биомассы в структурную, μ_m , μ_{mrs} , μ_{mas} , μ_{am} – максимальные удельные скорости фотосинтеза, преобразования резервная /

структурная биомасса, синтеза и распада антенного хлорофилла a , μ_r – удельная скорость распада структуры.

Предлагаемая модель (10) существенно упрощается для условий плотностата, когда происходит стабилизация биохимического состава биомассы. Покажем, что в стационарном состоянии все удельные скорости каждой составляющей равны между собой и равны удельной скорости потока. Рассмотрим простую схему – биомасса состоит из n составляющих:

$$B = B_1 + B_2 + \dots + B_n.$$

Соответственно, прирост биомассы определяется продукцией каждой составляющей:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{dB_1}{dt} + \frac{dB_2}{dt} + \dots + \frac{dB_n}{dt}.$$

Нормируя левую и правую часть на биомассу B , получим выражение для удельной скорости μ :

$$\begin{aligned}\mu &= \frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = \frac{1}{B} \frac{dB_1}{dt} + \frac{1}{B} \frac{dB_2}{dt} + \dots + \frac{1}{B} \frac{dB_n}{dt}, \\ \mu &= \frac{B_1}{B} \frac{dB_1}{B_1 dt} + \frac{B_2}{B} \frac{dB_2}{B_2 dt} + \dots + \frac{B_n}{B} \frac{dB_n}{B_n dt}, \\ \mu &= \beta_1 \mu_1 + \beta_2 \mu_2 + \dots + \beta_n \mu_n,\end{aligned}$$

где β_i – содержание i -го компонента в биомассе.

Из первоначального выражения следует, что сумма долей всех компонентов равна единице:

$$1 = \beta_1 + \beta_2 + \dots + \beta_n,$$

что возможно только в случае равенства удельных скоростей составляющих:

$$\mu = \mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_n.$$

С учётом последнего выражения, система (10) может быть записана следующим образом:

$$\begin{cases} \mu = \mu_{\text{res}} = \frac{1}{B_{\text{res}}} \frac{dB_{\text{res}}}{dt} = \frac{\mu_m}{I_{s1}} \frac{B_{\text{str}}}{B_{\text{res}}} \left| \begin{array}{l} I_0, I_0 < I_{s1} \\ I_{s1}, I_0 \geq I_{s1} \end{array} \right| - \frac{\mu_{\text{mrs}} B_{\text{str}}}{\varepsilon_{\text{sat}} B_{\text{res}}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon, \varepsilon < \varepsilon_{\text{sat}} \\ \varepsilon_{\text{sat}}, \varepsilon \geq \varepsilon_{\text{sat}} \end{array} \right| + q_{\text{sr}} \mu_r \frac{B_{\text{str}}}{B_{\text{res}}} \\ \mu = \mu_{\text{str}} = \frac{1}{B_{\text{str}}} \frac{dB_{\text{str}}}{dt} = \frac{q_{\text{rs}} \mu_{\text{mrs}}}{\varepsilon_{\text{sat}}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon, \varepsilon < \varepsilon_{\text{sat}} \\ \varepsilon_{\text{sat}}, \varepsilon \geq \varepsilon_{\text{sat}} \end{array} \right| - \mu_r \\ \mu = \mu_{\text{an}} = \frac{1}{\pi_{\text{an}}} \frac{d\pi_{\text{an}}}{dt} = \frac{q_{\text{rs}} \mu_{\text{mas}} B_{\text{str}}}{\varepsilon_{\text{sat}} \pi_{\text{an}}} \left| \begin{array}{l} \varepsilon, \varepsilon < \varepsilon_{\text{sat}} \\ \varepsilon_{\text{sat}}, \varepsilon \geq \varepsilon_{\text{sat}} \end{array} \right| - \frac{\mu_{\text{am}} B_{\text{str}}}{I_{s2} \pi_{\text{an}}} \left| \begin{array}{l} I_0, I_0 < I_{s2} \\ I_{s2}, I_0 \geq I_{s2} \end{array} \right| \end{cases} \quad (11)$$

Модель 2. Область светолимитирования, убыль антенного хлорофилла a

Рассмотрим область светолимитирования ($I_{\text{cp}} < I_0 < I_{s1} < I_{s2}$, $\varepsilon_{\text{min}} < \varepsilon < \varepsilon_{\text{sat}}$), для которой имеем:

$$\begin{cases} \mu = \frac{\mu_m}{I_{s1}} I_0 - \frac{\mu_{\text{mrs}}}{\varepsilon_{\text{sat}}} + \frac{q_{\text{sr}} \mu_r}{\varepsilon} \\ \mu = \frac{q_{\text{rs}} \mu_{\text{mrs}}}{\varepsilon_{\text{sat}}} \varepsilon - \mu_r \\ \mu = \frac{q_{\text{rs}} \mu_{\text{mas}} B_{\text{str}}}{\varepsilon_{\text{sat}} \pi_{\text{an}}} \varepsilon - \frac{\mu_{\text{am}} B_{\text{str}}}{I_{s2} \pi_{\text{an}}} I_0 \end{cases} \quad (12)$$

Определим начальные условия. При компенсационной интенсивности света $I = I_{cp}$ соотношение резервной и структурной биомассы достигает минимума $\varepsilon = \varepsilon_{min}$, а удельная скорость роста равна нулю:

$$\begin{cases} I_{cp} = I_{s1} \left(\frac{\mu_{mrs} \varepsilon_{min}}{\mu_m \varepsilon_{sat}} - \frac{q_{sr} \mu_r}{\mu_m} \right) \\ \frac{\varepsilon_{min}}{\varepsilon_{sat}} = \frac{\mu_r}{q_{rs} \mu_{mrs}} \\ \frac{q_{rs} \mu_{mas} \varepsilon_{min}}{\varepsilon_{sat}} = \mu_{am} \frac{I_{cp}}{I_{s1}} = \mu_{mas} \frac{\mu_r}{\mu_{mrs}} \end{cases} \quad (13)$$

Запишем искомое соотношение $Xл\ a / P_{700}$ с учётом разделения пигмента на две части и постоянной доли P_{700} в структурной биомассе:

$$\begin{aligned} \psi &= \frac{\pi}{P_{700}} = \frac{\pi_{an} + \pi_{str}}{P_{700}} = \frac{\pi_{an} + f_{\pi s} \cdot B_{str}}{\chi \cdot B_{str}}, \\ \psi &= \frac{1}{\chi} \cdot \left(f_{\pi s} + \frac{\pi_{an}}{B_{str}} \right), \end{aligned} \quad (14)$$

где χ – константа, доля реакционных центров P_{700} в структурной биомассе.

Выражение (14) показывает, что величина $Xл\ a / P_{700}$ изменяется только вследствие изменения соотношения антенного хлорофилла и структурной биомассы. Кроме того, величина в скобках является долей хлорофилла в структурной биомассе β_{str} , которая будет изменяться при варьировании интенсивности света.

Аналогично, запишем выражение светозависимого содержания реакционных центров P_{700} в биомассе микроводорослей:

$$\beta_{700} = \frac{P_{700}}{B} = \frac{\chi \cdot B_{str}}{B_{str} + B_{res} + \pi_{an}} = \frac{\chi}{1 + \varepsilon + \pi_{an} / B_{str}}, \quad (15)$$

и содержания хлорофилла a :

$$\beta = \frac{\pi}{B} = \frac{\pi_{an} + \pi_{str}}{B_{str} + B_{res} + \pi_{an}} = \frac{\pi_{an} + f_{\pi s} \cdot B_{str}}{B_{str} + B_{res} + \pi_{an}} = \frac{f_{\pi s} + \pi_{an} / B_{str}}{1 + \varepsilon + \pi_{an} / B_{str}}. \quad (16)$$

Таким образом, для нахождения искомой зависимости $Xл\ a / P_{700}$ от интенсивности света необходимо задать функции $\varepsilon = f(I_0)$ и $\pi_{an} / B_{str} = f(I_0)$. Вывод первой зависимости приведён нами в предыдущей работе [16]:

$$\varepsilon = -a + \sqrt{a^2 + c + b(I_0 - I_{cp})}, \quad (17)$$

$$\text{где: } a = \frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}}, b = \frac{\mu_m \varepsilon_{min}}{I_{s1} \mu_r}, c = \frac{\varepsilon_{min}}{q_{rs}}.$$

Выразим отношение антенного хлорофилла и структурной биомассы. Из второго и третьего уравнения системы (12), с учётом начальных условий (13), получим:

$$\frac{\pi_{an}}{B_{str}} = \frac{\mu_{am} I_{cp}}{\mu_r I_{s2}} \left(\varepsilon - \frac{\varepsilon_{min}}{I_{cp}} I_0 \right). \quad (18)$$

Подставляя (18) и (17) в (14) запишем зависимость соотношения $Xл\ a / P_{700}$ от интенсивности света I_0 :

$$\psi = \frac{1}{\chi} \cdot \left(f_{\pi s} + \frac{\frac{\mu_{am} I_{cp}}{\mu_r I_{s2}} \left(\sqrt{\left(\frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2 q_{rs}} \right)^2 + \frac{\varepsilon_{min}}{q_{rs}} + \frac{\mu_m \varepsilon_{min}}{I_{s1} \mu_r} \cdot (I_0 - I_{cp})} - \frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2 q_{rs}} - \frac{\varepsilon_{min}}{I_{cp}} I_0 \right)}{\sqrt{\left(\frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2 q_{rs}} \right)^2 + \frac{\varepsilon_{min}}{q_{rs}} + \frac{\mu_m \varepsilon_{min}}{I_{s1} \mu_r} \cdot (I_0 - I_{cp})} - \frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2 q_{rs}} - \varepsilon_{min}} \right) \cdot (19)$$

Графическое представление

Проведём верификацию выражения (19) на экспериментальных данных, представленных в работе [13]. Здесь приведён наиболее подробный анализ светозависимого изменения соотношения $Xл\ a / P_{700}$ для нескольких видов микроводорослей и цианопрокариот. Теме не менее, даже в этом случае, расчёт кинетических коэффициентов модели, входящих в выражение (19), путём фитирования практически невозможен в связи с недостаточным количеством экспериментальных точек. Однако, мы можем значительно снизить количество расчётных коэффициентов. Экспериментально определено [13], что компенсационная облучённость составляет $I_{cp} = 2 \text{ Вт м}^{-2}$, насыщение скорости роста (I_{s1}) наступает при 105 Вт м^{-2} , доля хлорофилла a и P_{700} в структурной биомассе (их максимальное содержание) – 23 и 0.19 мг г^{-1} соответственно. Отметим, что соотношение $Xл\ a / P_{700}$ незначительно снижалось от 4 до 27 Вт м^{-2} . Поэтому предположим, что при 27 Вт м^{-2} интенсивности света происходило насыщение скорости убыли антенного хлорофилла (I_{s2}). Остальные кинетические коэффициенты выражения (19) были рассчитаны путём аппроксимации экспериментальных данных в Maple 17 и Scilab 5.5.2 при помощи функции datafit (см. табл. 1). В качестве начальных значений приняты результаты расчётов из предыдущей работы [16].

Таблица 1. Видоспецифические коэффициенты, входящие в выражение (19), рассчитанные для культуры *A. platensis* по экспериментальным данным [13]

q_{rs}	ε_{min}	μ_m / μ_r	μ_{am} / μ_r	$f_{\pi s}$, мг г ⁻¹	χ , мг г ⁻¹	I_{cp} , Вт м ⁻²	I_{s2} , Вт м ⁻²	I_{s1} , Вт м ⁻²
0.26	0.03	320	0.2	23	0.19	2	27	105

На рисунке 4,А представлена теоретическая зависимость доли антенного хлорофилла a в структурной биомассе для заданного (от 2 до 27 Вт м^{-2}) диапазона интенсивностей света. Отметим, что этот параметр снижается от 0.14 % практически до нуля, так как при низких облучённостях соотношение резервная / структурная биомасса мало, что и обуславливало низкую скорость синтеза антенного хлорофилла и структуры в целом.

Механизмы, приводящие к убыли концентрации π_{an} могут быть различны и обсуждаются во многих обзорах. Некоторые авторы говорят об определяющей роли пула пластохинона – связующего звена в цепи переноса электронов от второй к первой фотосистеме, окислительно-восстановительный состояние которого является основным регуляторным ответом на изменение освещённости [10]. Кроме того, энергетические потоки при нециклическом транспорте электрона определяют активность многих ферментов или целых метаболических путей [26], в том числе ответственных за деструкцию антенны.

Таким образом, при низких интенсивностях света в культуре *A. platensis* происходит незначительное снижение соотношения X_{la} / P_{700} (см. рис. 4,Б), обусловленное невысокими скоростями синтеза структуры и светозависимой деградацией части антенны.

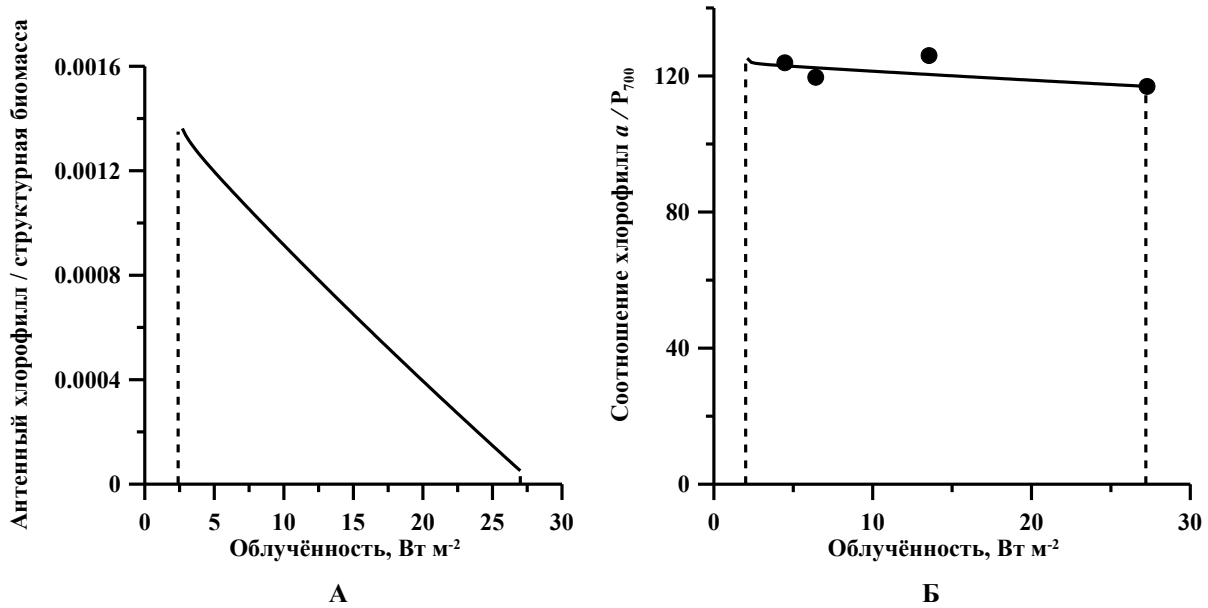


Рис. 4. Зависимость соотношения антенного хлорофилла / структурная биомасса (А) и X_{la} / P_{700} (Б) при низких облучённостях. Экспериментальные точки из работы [13] для культуры *A. platensis*. Линии – расчёт по уравнениям (18) и (19).

Модель 2. Область светолимитирования, накопление антенного хлорофилла a

В диапазоне интенсивности света от 27 до 105 Вт м⁻² мы наблюдаем рост соотношения X_{la} / P_{700} (см. рис. 5,А). Это можно объяснить тем, что скорость убыли антенного хлорофилла достигает максимума, но при этом продолжается накопление резервных форм биомассы вплоть до светового насыщения удельной скорости роста. Система уравнений, описывающая эти процессы в стационарном динамическом равновесии плотностата, имеет вид:

$$\begin{cases} \mu = \frac{\mu_m}{\varepsilon I_{s1}} I_0 - \frac{\mu_{mrs}}{\varepsilon_{sat}} + \frac{q_{sr} \mu_r}{\varepsilon} \\ \mu = \frac{q_{rs} \mu_{mrs}}{\varepsilon_{sat}} \varepsilon - \mu_r \\ \mu = \frac{q_{rs} \mu_{mas} B_{str}}{\varepsilon_{sat} \pi_{an}} \varepsilon - \mu_{am} \frac{B_{str}}{\pi_{an}} \end{cases} \quad (20)$$

Учитывая, что соотношение резервной и структурной биомассы ε растёт по такому же, как и в предыдущем случае, закону (17), получим зависимость X_{la} / P_{700} от интенсивности света:

$$\psi = \frac{1}{\chi} \cdot \left(f_{\pi s} + \frac{\frac{\mu_{am}}{\mu_r} \left(\frac{I_{cp}}{I_{s2}} \left(\sqrt{\left(\frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}} \right)^2 + \frac{\varepsilon_{min}}{q_{rs}} + \frac{\mu_m \varepsilon_{min}}{I_{s1} \mu_r} \cdot (I_0 - I_{cp}) - \frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}} \right) - \varepsilon_{min} \right)}{\sqrt{\left(\frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}} \right)^2 + \frac{\varepsilon_{min}}{q_{rs}} + \frac{\mu_m \varepsilon_{min}}{I_{s1} \mu_r} \cdot (I_0 - I_{cp}) - \frac{1 - q_{rs} \varepsilon_{min}}{2q_{rs}} - \varepsilon_{min}}} \right) \right) \cdot (21)$$

На рисунке 5,А представлено сравнение теоретической кривой (21) и экспериментальных данных. Для визуализации использовались видоспецифические коэффициенты из таблицы 1. Отметим отклонение кривой от экспериментальных точек в области 30–40 Вт м⁻², где происходит переключение лимитирующего фактора. Безусловно, более точное описание возможно в случае большего количества данных в этой области, что позволит уточнить физиологические механизмы роста культуры и, при необходимости, усложнить модель.

На рисунке 5,Б показана расчётная кривая доли антенного хлорофилла a в структурной биомассе. Мы наблюдаем рост этого показателя с нулевых значений до 1 %, что примерно равняется половине от максимального содержания хлорофилла a в биомассе *A. platensis*, которое достигает 2.3–2.5 % [13, 16].

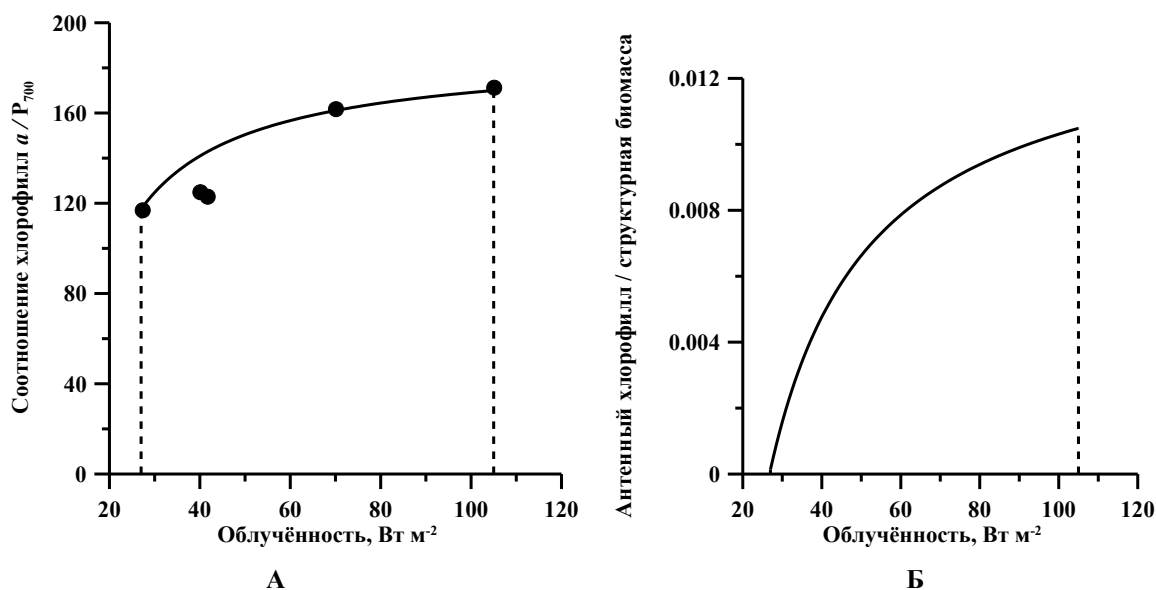


Рис. 5. Зависимость соотношения $Хл\ a / P_{700}$ (А) и антенного хлорофилла / структурная биомасса (Б) от интенсивности света. Экспериментальные точки – данные работы [13] для культуры *A. platensis*. Линии – расчёт по уравнению (21).

Модель 2. Световое насыщение удельной скорости роста, метаболическое ограничение скорости синтеза антенного хлорофилла a .

При 105 Вт м⁻² наблюдается световое насыщение удельной скорости роста культуры *A. platensis*, величина которой достигает около 0.1 ч⁻¹, при этом соотношение $Хл\ a / P_{700}$ максимально – 171. Согласно предлагаемому теоретическому подходу, удельная скорость синтеза антенного хлорофилла должна быть также максимальной, что приводит к постоянству $Хл\ a / P_{700}$. Базовая система уравнений для таких условий имеет вид:

$$\begin{cases} \mu = \frac{\mu_m}{\varepsilon I_{s1}} I_0 - \frac{\mu_{mrs}}{\varepsilon_{sat}} + \frac{q_{sr} \mu_r}{\varepsilon} \\ \mu = q_{rs} \mu_{mrs} - \mu_r \\ \mu = \frac{B_{str}}{\pi_{an}} (q_{rs} \mu_{mas} - \mu_{am}) \end{cases} \quad (22)$$

Как следует из первого уравнения системы, с ростом интенсивности света величина ε будет увеличиваться вплоть до максимальной ε_{max} . Эти вопросы подробно рассмотрены в [27]. Из системы (22) следует, что при $I_0 > I_{s1}$ доля антенного

хлорофилла в структурной биомассе и соотношение $Xl\ a / P_{700}$ должны быть постоянны и определяться только максимальными удельными скоростями:

$$\frac{\pi_{an}}{B_{str}} = \frac{q_{rs}\mu_{mas} - \mu_{am}}{q_{rs}\mu_{mrs} - \mu_r}. \quad (22)$$

Однако подобные выводы не подтверждаются экспериментальными данными, которые свидетельствуют о снижении $Xl\ a / P_{700}$ при $I_0 > 105\ \text{Вт м}^{-2}$. Ранее нами уже рассматривался вопрос о непостоянстве максимальной удельной скорости синтеза структуры при высоких облучённостях [28] из-за уменьшения эффективности преобразования энергии макроэргов в химическую энергию биомассы – ϕ . По определению, в общем случае, максимальная удельная скорость роста помимо эффективности ϕ связана с калорийностью биомассы θ , активностью ключевого мультиферментного комплекса, на котором происходит сопряжение энергообменных реакций – μ_e и содержанием комплекса в биомассе f :

$$\mu_{max} = \frac{\phi}{\theta} \zeta f \mu_e, \quad (23)$$

где ζ – свободная энергия одной молекулы макроэрга.

В контексте данной работы, уменьшение доли антенного хлорофилла наиболее вероятно связано с уменьшением коэффициента f . Известно, что при высокой интенсивности света наблюдается блокировка экспрессии генов, отвечающих за биосинтез белков светособирающей антенны, причём ключевую роль в этом процессе играет перекись водорода [10]. Таким образом, для объяснения снижения $Xl\ a / P_{700}$ необходимо рассмотреть механизмы убыли ключевого мультиферментного комплекса, на котором происходит синтез антенных белков (хлорофилла). Наиболее простой случай предполагает обратимую деструкцию мультиферментного комплекса, выражаемую кинетикой первого порядка:



где F_a – концентрация мультиферментного комплекса в основном, F_{ad} – в неактивном состоянии, μ_i , μ_{ar} – константы деструкции и восстановления комплекса.

Содержание, максимальное содержание комплекса в биомассе и балансовое условие запишется в виде:

$$f = \frac{F_a}{B}, f_m = \frac{F_{am}}{B}, F_a + F_{ad} = F_{am},$$

откуда следует:

$$f = f_m \left(1 - \frac{F_{ad}}{F_{am}} \right),$$

что для стационарного состояния может быть выражено через константы деструкции и восстановления комплекса:

$$f = f_m \left(1 - \frac{F_{ad}}{F_{am}} \right) = f_m \left(1 - \frac{F_{ad}}{F_a + F_{ad}} \right) = f_m \left(1 - \frac{1}{1 + \frac{F_a}{F_{ad}}} \right) = f_m \left(1 - \frac{1}{1 + \frac{\mu_{ar}}{\mu_i}} \right) = f_m \left(1 - \frac{\mu_i}{\mu_{ar} + \mu_i} \right) = f_m \frac{\mu_{ar}}{\mu_{ar} + \mu_i}.$$

Безусловно, константа деструкции опосредованно зависит от интенсивности света. В простейшем варианте примем, что μ_i прямо пропорциональна I_0 . Окончательно,

световую зависимость содержания в биомассе ключевого мультиферментного комплекса, на котором происходит синтез антенных белков, представим в виде:

$$f = \frac{f_m}{1 + \frac{k}{\mu_{ar}} \cdot I_0}, \quad (25)$$

где k – константа связи.

Подставляя (25) в (22), получим гиперболическую зависимость $Xл\ a / P_{700}$ от интенсивности света:

$$\psi = \frac{1}{\chi} \cdot \left(f_{ps} + \frac{q_{rs} \frac{\phi}{\theta} \zeta \mu_e}{q_{rs} \mu_{mrs} - \mu_r} \cdot \frac{f_m}{1 + \frac{k}{\mu_{ar}} \cdot I_0} - \frac{\mu_{am}}{q_{rs} \mu_{mrs} - \mu_r} \right). \quad (26)$$

На рисунке 6 представлена аппроксимация экспериментальных данных [13] выражением (26). Конечно, в рассматриваемом световом диапазоне есть всего три точки, однако их большее количество не изменит функциональную зависимость, а позволит уточнить коэффициенты, а при необходимости рассмотреть иной механизм деструкции мультиферментного комплекса, ответственного за синтез белков антенны.

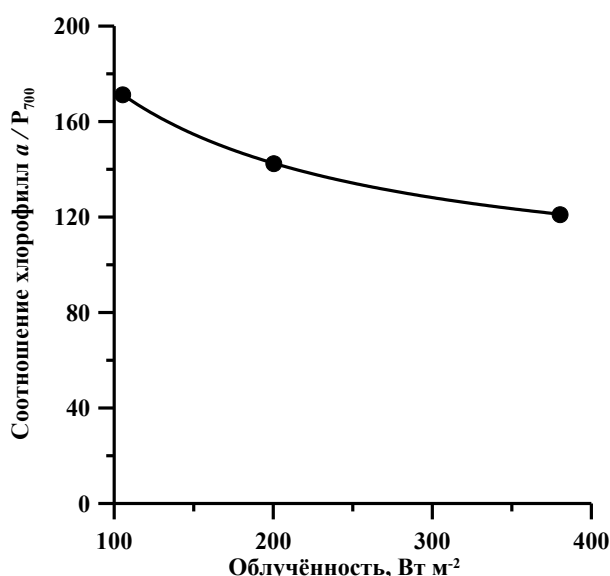


Рис. 6. Зависимость соотношения $Xл\ a / P_{700}$ от интенсивности света при высоких облучённостях. Экспериментальные точки из работы [13] для культуры *A. platensis*. Линия – аппроксимация данных выражением (26).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе предложена модель светозависимого изменения соотношения $Xл\ a / P_{700}$ в культуре микроводорослей в плотностате. Модель основана на ранее предложенных принципах моделирования фотобиосинтеза микроводорослей: 1. Разделении биомассы на несколько составляющих; 2. Скорости синтеза каждой составляющей задана линейными сплайнами; 3. Все структурные компоненты биомассы взаимосвязаны и могут быть выражены друг через друга. В отличие от предыдущей работы [16] рассмотрена возможность разделения всего хлорофилла a на два компартмента: антенный – хлорофилл, который связан с периферическими белками светособирающего комплекса, и хлорофилл, ассоциированный с ядерной частью фотосистем. Высказано

предположение, что скорости синтеза и структурного, и антенного хлорофилла определяются количеством резервной биомассы на единицу структуры, а скорость убыли антенного хлорофилла – светозависимый процесс. Анализ литературных данных и моделирование показали, что кривую зависимости $Xl a / P_{700}$ от интенсивности света необходимо разделить на три участка: 1. Область убыли антенного хлорофилла при низких интенсивностях света; 2. Область накопления антенного хлорофилла; 3. Область метаболического лимитирования биосинтеза антенных белков. Теоретическим базисом такого разделения выступают экспериментальные результаты, показывающие различный ход процесса распределения избыточной световой энергии при низкой и высокой интенсивности света [10]. Для каждого участка предложено простое аналитическое выражение, описывающее светозависимую кинетику соотношения $Xl a / P_{700}$. Полученные результаты позволяют объяснить фотоадаптацию микроводорослей различных систематических групп (см. рис. 1).

Сопоставление теоретических кривых и экспериментальных данных для плотностатной культуры *A. platensis* [13] позволило определить видоспецифические коэффициенты модели. Важно отметить, что они оставались неизменными на всех трёх участках кривой. Конечно, остаются вопросы к абсолютным величинам некоторых коэффициентов. Например, соотношение максимальных удельных скоростей фотосинтеза и распада структуры оказалось примерно в 10 раз выше, чем в литературных источниках [29]. Это можно объяснить тем, что катаболические процессы в данной работе разделены на две составляющие. С другой стороны, теоретические расчёты дали совпадение по экономическому коэффициенту перехода резервной биомассы в структурную с экспериментально определённым значением [16, 30]. Безусловно, точный расчёт видоспецифических коэффициентов модели возможен при достаточном количестве экспериментальных точек и применения современных вычислительных методов. Данная работа закладывает только алгоритмы, которые могут быть положены в основу таких вычислений.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование экологических и физиолого-биохимических особенностей микроводорослей различных таксономических групп при адаптации к меняющимся условиям среды» (№ гос. регистрации 124021300070-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Динамические модели электронного транспорта в фотосинтезе*. М.: Изд-во Института компьютерных исследований, 2020. 331 с.
2. Lokstein H., Renger G., Götze J.P. Photosynthetic light-harvesting (antenna) complexes – structures and functions. *Molecules*. 2021. V. 26. doi: [10.3390/molecules26113378](https://doi.org/10.3390/molecules26113378)
3. Büchel C. Light harvesting complexes in chlorophyll c-containing algae. *BBA – Bioenergetics*. 2019. doi: [10.1016/j.bbabi.2019.05.003](https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2019.05.003)
4. Карапетян Н.В., Болычевцева Ю.В., Юрина Н.П., Терехова И.В., Шубин В.В., Брехт М. Длинноволновые хлорофиллы фотосистемы 1 цианобактерий: происхождение, локализация и функции. Обзор. *Биохимия*. 2014. Т. 79. №. 3. С. 283–292.
5. Cunningham F.X., Dennenberg R.J., Mustardy L., Jursinic P.A., Gantt E. Stoichiometry of photosystem I, photosystem II, and phycobilisomes in the red alga *Porphyridium cruentum* as a function of growth irradiance. *Plant Physiol*. 1989. V. 91. No. 3. P. 1179–1187. doi: [10.1104/pp.91.3.1179](https://doi.org/10.1104/pp.91.3.1179)
6. Бойченко В.А. Фотосинтетические единицы фототрофных организмов. Обзор. *Биохимия*. 2004. Т. 69. №. 5. С. 581–596.
7. Стадничук И.Н., Тропин И.В. Фикобилипротеины: строение, функции и использование в биотехнологии. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2017.

- Т. 53. № 1. С. 5–15. doi: [10.7868/S0555109917010184](https://doi.org/10.7868/S0555109917010184)
8. Fang Y., Liu D., Jiang J., He A., Zhu R., Tian L. Photoprotective energy quenching in the red alga *Porphyridium purpureum* occurs at the core antenna of the photosystem II but not at its reaction center. *J. Biol. Chem.* 2022. V. 298. No 4. doi: [10.1016/j.jbc.2022.101783](https://doi.org/10.1016/j.jbc.2022.101783)
 9. Рубин А.Б., Кренделева Т.Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза. *Успехи биологической химии*. 2003. Т. 43. С. 225–266.
 10. Ветошкина Д.В. Роль пероксида водорода в адаптации фотосинтетического аппарата к условиям освещения: автореф. дис. канд. биол. наук. Пушино, 2016. 23 с.
 11. Krasnovsky A.A. Singlet molecular oxygen in photobiochemical systems: IR phosphorescence studies. *Membr. Cell Biol.* 1998. V. 12. No 5. P. 665–690.
 12. Lingvay M., Akhtar P., Sebok-Nagy K., Páli T., Lambrev P. Photobleaching of chlorophyll in light-harvesting complex ii increases in lipid environment. *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. doi: [10.3389/fpls.2020.00849](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00849)
 13. Заворуева Е.Н., Заворуев В.В., Крум С.П. Лабильность первой фотосистемы фототрофов в различных условиях окружающей среды. Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2011. 152 с.
 14. Falkowski P.G., Owens T.G. Light-shade adaptation: two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol.* 1980. V. 66. P. 592–595. doi: [10.1104/pp.66.4.592](https://doi.org/10.1104/pp.66.4.592)
 15. Tan S., Wolfe G.R., Cunningham F.X., Gantt E. Decrease of polypeptides in the PS I antenna complex with increasing growth irradiance in the red alga *Porphyridium cruentum*. *Photosyn. Res.* 1995. V. 45. P. 1–10. doi: [10.1007/BF00032230](https://doi.org/10.1007/BF00032230)
 16. Лелеков А.С., Тренкеншу Р.П. Моделирование содержания хлорофилла a в культурах микроводорослей. *Математическая биология и биоинформатика*. 2020. Т. 15. № 2. С. 158–171. doi: [10.17537/2020.15.158](https://doi.org/10.17537/2020.15.158)
 17. Geider R.J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytol.* 1987. V. 106. No 1. P. 1–34. doi: [10.1111/j.1469-8137.1987.tb04788.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04788.x)
 18. Боровков А.Б. Математическая модель светозависимого содержания пигментов в клетках микроводорослей для стационарного динамического равновесия хеостатной культуры. *Экология моря*. 2010. № 80. С. 17–24.
 19. Macintyre H.L., Kana T.M., Anning T., Geider R.J. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *J. Phycol.* 2002. V. 38. P. 17–38. doi: [10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x)
 20. Лелеков А.С., Тренкеншу Р.П. Моделирование динамики макромолекулярного состава микроводорослей в накопительной культуре. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2023. Т. 15. № 3. С. 739–756. doi: [10.20537/2076-7633-2023-15-3-739-756](https://doi.org/10.20537/2076-7633-2023-15-3-739-756)
 21. Borovkov A.B., Gudvilovich I.N., Lelekov A.S., Avsiyan A.L. Effect of specific irradiance on productivity and pigment and protein production of *Porphyridium purpureum* (Rhodophyta) semi-continuous culture. *Bioresource Technology*. 2023. V. 374. doi: [10.1016/j.biortech.2023.128771](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2023.128771)
 22. Wu H., Li T., Lv J., Chen Z., Wu J., Wang N., Wu H., Xiang W. Growth and biochemical composition characteristics of *Arthrospira platensis* induced by simultaneous nitrogen deficiency and seawater-supplemented medium in an outdoor raceway pond in winter. *Foods*. 2021. V. 10. doi: [10.3390/foods10122974](https://doi.org/10.3390/foods10122974)
 23. Тренкеншу Р.П., Лелеков А.С., Новикова Т.М. Линейный рост морских микроводорослей в культуре. *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3. № 1. С. 53–60. doi: [10.21072/mbj.2018.03.1.06](https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.06)

24. Jallet D., Caballero M., Gallina A., Youngblood M. Photosynthetic physiology and biomass partitioning in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum* grown in a sinusoidal light regime. *Algal Research*. 2016. V. 18. P. 51–60. doi: [10.1016/j.algal.2016.05.014](https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.05.014)
25. Losh J.L., Young J.N., François M.M. Morel. Rubisco is a small fraction of total protein in marine phytoplankton. *New Phytologist*. 2013. V. 198. No. 1. P. 52–58. doi: [10.1111/nph.12143](https://doi.org/10.1111/nph.12143)
26. Антал Т.К. Механизмы адаптации фотосинтетического аппарата к недостатку основных элементов минерального питания: автореф. дис. док. биол. наук. М., 2018. 46 с.
27. Тренкеншу Р.П. Влияние света на макромолекулярный состав микроводорослей в непрерывной культуре невысокой плотности (Часть 2). *Вопросы современной альгологии*. 2017. Т. 3. № 15. URL: <http://algology.ru/1241> (дата обращения: 09.09.2025).
28. Лелеков А.С., Тренкеншу Р.П. Двухкомпонентная модель роста микроводорослей в плотностате. *Математическая биология и биоинформатика*. 2021. Т. 16. № 1. С. 101–114. doi: [10.17537/2021.16.101](https://doi.org/10.17537/2021.16.101)
29. Geider R.J., Osborne B.A. Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth. *New phytol.* 1989. V. 112. No 3. P. 327–341. doi: [10.1111/j.1469-8137.1989.tb00321.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00321.x)
30. Torzillo G., Sacchi A., Materassi R., Richmond A. Effect of temperature on yield and night biomass loss in *Spirulina platensis* grown outdoors in tubular photobioreactors. *J. Appl. Phycol.* 1991. V. 3. P. 103–109. doi: [10.1007/BF00003691](https://doi.org/10.1007/BF00003691)

Рукопись поступила в редакцию 26.05.2025, переработанный вариант поступил 24.08.2025.
Дата опубликования 22.09.2025.

===== MATHEMATICAL MODELING =====

Effect of Light Influence on Chlorophyll *a* / P₇₀₀ Ratio in Microalgae Culture

Lelekov A.S.

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia

Abstract. The work is devoted to the study of the dependence chlorophyll *a* and P700 ratio (*Chl a* / P₇₀₀) on light intensity. Literature data on the structure of pigment-protein supercomplexes, mechanisms of redistribution of excess light energy are reviewed. The literature analysis showed that *Chl a* / P₇₀₀ ratio in the culture of lower photoautotrophic organisms determines the specific growth rate or photosynthesis rate. *Chl a* / P₇₀₀ value of can be used as indicator of the microalgae culture physiological state. The basic principles of the photobiosynthesis modeling were used for described the light influence on *Chl a* / P₇₀₀ value. The division of the whole chlorophyll pool into two conventional groups is proposed. Structural chlorophyll is associated with the nuclear part of the photosystems. Antenna chlorophyll is linked with peripheral proteins of the light-harvesting complex. The ratio of all biomass structural components is considered to be unchanged. The antenna chlorophyll content is determined by the rate of its synthesis from reserve biomass pool and light-dependent degradation. The system of equations is solved

for the stationary state of turbidostat. It is shown that the ratio of antenna chlorophyll and structural biomass concentrations determines $Chl\ a / P_{700}$ value. The relationship between this parameter and light intensity was established. The verification of the model was carried out for the turbidostat *Arthrospira platensis* culture. Three ranges of light intensity were identified, which are characterized by different photoadaptation mechanisms: the area of antenna chlorophyll loss at low intensities; the area of antenna chlorophyll accumulation; the area of metabolic limitation of antenna protein biosynthesis with the participation of hydrogen peroxide. The theoretical basis for this division is provided by experimental results that describe the different mechanisms of light energy excess distribution at low and high light intensities. For each area an analytical expression which describing the $Chl\ a / P_{700}$ light kinetics was obtained. Comparison of theoretical curves and experimental data for *A. platensis* culture allowed us to determine species-specific model coefficients, which remained unchanged at all three curve sections. The obtained results allow us to develop mathematical algorithms for regulating the pigments content in the microalgae biomass.

Key words: *photosynthesis, pigments, light-harvesting complex, modeling, linear splines, reserve and structural biomass, photosynthetic unit size*