

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 517.929+577.31+582.288

© Е. О. Цветкова, А. Л. Буляница, В. Е. Курочкин, Л. К. Панина, Е. В. Богомолова

**ВЛИЯНИЕ АДАПТАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ
НА ПРОЦЕССЫ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ В КОЛОНИЯХ
МИЦЕЛИАЛЬНЫХ ГРИБОВ**

Предложен вариант формализации свойства мицелиальных грибов адаптироваться к условиям среды, для чего в математическую модель формирования грибной колонии был введен коэффициент распределения мицелия, зависящий от локальной концентрации метаболитов. Проведена серия численных экспериментов над моделью и получены результаты, позволяющие утверждать, что трактуемая подобным образом адаптационная способность обеспечивает лучшее выживание колонии.

ВВЕДЕНИЕ

Экспериментально и на моделях [1] была показана способность несовершенных мицелиальных грибов отвечать на изменения в окружающей среде изменением формы колонии. В разных условиях реализуются различные стратегии роста популяции микромицетов, среди которых можно выделить три принципиально разные: равномерное зарастание поверхности питательной среды нитевидным мицелием (формирование "сплошного газона"), рост колонии исключительно вблизи области начального посева (что фактически означает умирание популяции) и формирование регулярных кольцевых структур, образующихся вследствие неравномерного распределения мицелия на поверхности субстрата.

Возможно следующее объяснение возникновения колебаний плотности популяции. Активное увеличение плотности мицелия происходит в областях, где питательных веществ достаточно для его нормальной жизнедеятельности, а концентрация выработанных ядовитых продуктов метаболизма относительно мала. Дальнейший локальный прирост биомассы может стать невозможным при истощении питательного субстрата либо при увеличении количества метаболитов в среде до порогового значения, при котором происходит самоотравление колонии. В таких случаях реакцией популяции является то, что часть вырастающего мицелия стремится "уйти" в другие области, где условия более благоприятны. Таким образом, способность микромицетов к адаптации проявляется в возможности "выбора" между увеличением плотности мицелия в данной области и "освоением" еще не занятых колонией областей в зависимости от внешних условий.

Возникает вопрос о возможности математического описания механизма, позволяющего колонии осуществлять такой выбор. Эксперименты,

проведенные в лаборатории кафедры биофизики СПбГУ и лаборатории био- и хемосенсорных микросистем ИАиП РАН [1, 2], показали, что важное значение в формировании того или иного типа колонии имеют значения параметров, связанных с процессами выработки и распространения продуктов метаболизма. Это позволяет предположить, что соотношение между долями мицелия, ветвящегося в области, уже занимаемой колонией и "уходящего" за ее пределы, зависит от концентрации метаболитов в среде. В этом случае способность микромицетов к адаптации может быть выражена в форме зависимости между концентрацией продуктов метаболизма и направлением дальнейшего развития колонии.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

В качестве основы для рассмотрения влияния адаптационной способности на форму колонии взята пространственно одномерная модель развития колонии на чашке Петри в форме конечно-разностных и дифференциальных уравнений [1]. Основным направлением диффузионного движения метаболитов, очевидно, следует считать их радиальное распространение [2]. Модель базируется на известной схеме "реакция—диффузия" [3] и описывает образование кольцевых структур как результат возникновения диффузионной неустойчивости в среде [4].

Свойство приспособляемости мицелиальных грибов к условиям окружающей среды формально может быть учтено с помощью переменного коэффициента распределения мицелия — δ . Последний характеризует соотношение между частями прироста биомассы, идущими на локальное увеличение плотности мицелия и на радиальное распространение популяции. В базовом варианте модели δ принимался равным $\frac{1}{2}$ [1]. Учесть адап-

тацию возможно путем представления коэффициента распределения функцией вида

$$\delta = \exp[-m \ln 2/\mu_0],$$

где m — локальная концентрация продуктов метаболизма, а μ_0 — пороговая концентрация метаболитов, по достижении которой наступает отравление мицелия. Так как δ определяет долю локально уплотняющегося мицелия, то указанная зависимость учитывает, что при повышении концентрации продуктов метаболизма, доля растущего мицелия, покидающего зону отравления, будет увеличиваться. В дальнейшем базовую модель будем называть "неадаптирующей", а модель, учитывающую зависимость δ от m , — "адаптирующей".

Для ответа на вопрос о том, в какой степени данный эффект адаптации грибов влияет на форму колонии и, в частности, на ее способность к выживанию в различных условиях внешней среды, была проведена серия численных экспериментов над вышеуказанной моделью. Эксперименты предполагали наблюдение за формообразованием колонии при изменении трех параметров: коэффициента скорости выработки продуктов метаболизма (α), коэффициента их диффузии (D_m) и начальной концентрации питательного субстрата (S_0). Такой выбор варьируемых параметров не случаен. Во-первых, рассматриваемый вариант механизма адаптации направлен на изменение стратегии роста колонии в зависимости от концентрации метаболитов в среде, поскольку $\delta = f(m)$, а m непосредственно зависит от α и D_m . Во-вторых, изменение этих параметров при "замораживании" остальных позволяет наблюдать любые стратегии роста колонии: "умирание колонии", "сплошной газон" и различные кольцевые структуры.

Предполагается, что введение механизма адаптации в указанной форме позволит проанализировать повышение выживаемости колонии. При этом

граница выживаемости колонии может характеризоваться таким набором параметров (α , D_m , S_0), при котором происходит переход от стратегии "умирания" колонии к образованию кольцевых структур. Повышение выживаемости, таким образом, будет выявлено при смещении границы в область больших значений α .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

При проведении численных экспериментов параметры модели менялись в следующих пределах α : 0.1–10, D_m : $3 \cdot 10^{-4}$ – $5 \cdot 10^{-3}$, S_0 : 0.5–20. Кроме того, в модели был учтен эффект дискретизации плотности мицелия, что связано с невозможностью расчленения мицелиальных клеток. Было принято, что плотность мицелия, соответствующая одной клетке, равна 10^{-4} . Тем самым падение плотности колонии в некоторой области ниже этого уровня означает, что ее дальнейшее радиальное распространение невозможно.

Результаты моделирования позволяют сделать следующие основные выводы.

Существенного влияния эффекта адаптации на формирование колонии по типу "сплошной газон" не обнаружено. Наблюдаются только небольшие количественные отличия в высоте газона (плотности популяции) и его протяженности.

В областях, где происходит достоверное умирание колонии, различия в поведении адаптирующегося и неадаптирующегося вариантов модели также минимальны.

Серьезных качественных отличий нет и при формировании кольцевых структур. Возможен некоторый сдвиг и сглаживание колец. Пример образования колец при выборе параметров моделей $\alpha = 10$, $D_m = 0.0008$ и $S_0 = 2$ представлен на рис. 1, а и б. При этом более сглаженные кольца (рис. 1, б) образует адаптирующаяся модель. Тем самым трактовка адаптационной способности

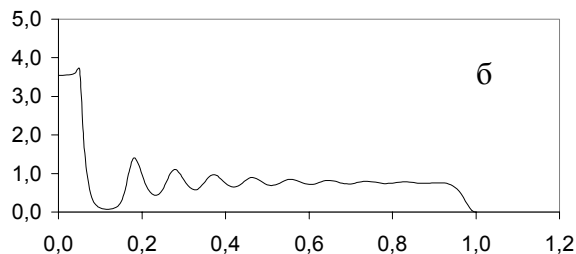
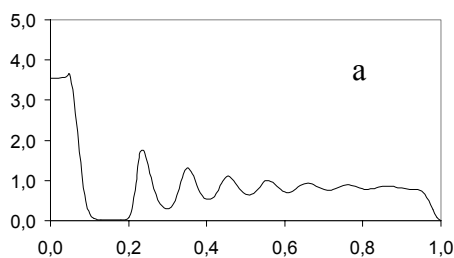


Рис. 1. Кольцевые структуры, смоделированные на основе неадаптирующейся (а) и адаптирующейся (б) моделей (по оси абсцисс — относительный радиус, по оси ординат — относительная плотность мицелия)

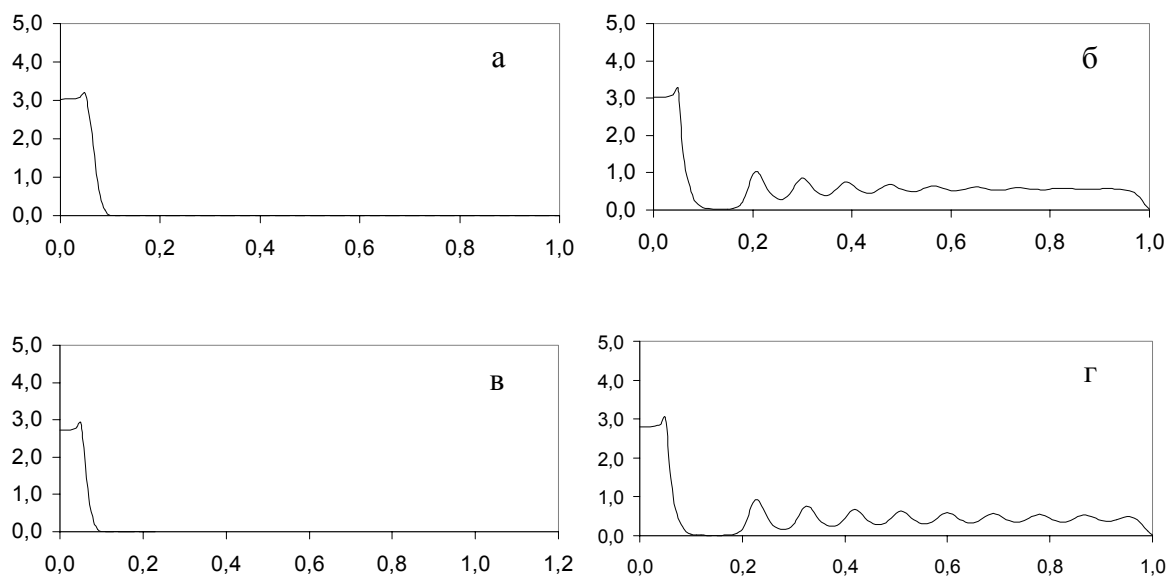


Рис. 2. Граница области выживания колонии, смоделированная на основе неадаптирующей (а, б) и адаптирующей (в, г) моделей (по оси абсцисс — относительный радиус, по оси ординат — относительная плотность мицелия)

грибов как способности к более интенсивному росту *при всех условиях* будет некорректной.

Наибольшие различия наблюдаются при значениях параметров, соответствующих переходному состоянию колонии — границе выживания. На рис. 2, а–г представлены переходы от умирания колонии (рис. 2, а и в) к образованию кольцевых структур (рис. 2, б и г). Параметры моделей $D_m = 0.0005$ и $S_0 = 6$. Соответствующие значения параметра α : около 6 для неадаптирующей модели (рис. 2, а и б) и около 10 для адаптирующей модели (рис. 2, в и г). Таким образом, наблюдается существенное смещение границы выживания для адаптирующегося варианта модели в области с более высокими α , т.е. в условиях, когда отравление среды происходит быстрее.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Способность несовершенных мицелиальных грибов адаптироваться к неблагоприятным внешним условиям может выражаться в способности растущего мицелия к "уходу" из отравленной метаболитами зоны. Формально этот эффект может быть учтен введением коэффициента распределения, определяющего соотношение между долей

биомассы, идущей на локальный прирост плотности мицелия и его радиальное распространение.

Величина этого коэффициента является монотонно убывающей функцией локальной концентрации метаболитов. Учет в модели [1] адаптивной способности грибов приводит к расширению области выживания колонии за счет существенного (более 50 %) допустимого увеличения интенсивности выработки метаболитов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буляница А.Л., Богомолова Е.В., Быстрова Е.Ю. и др. Модель образования кольцевых структур в колониях мицелиальных грибов // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61, № 4. С. 400–411.
2. Буляница А.Л., Быстрова Е.Ю., Курочкин В.Е. и др. Влияние коэффициента диффузии метаболитов на процессы упорядочивания в колониях несовершенных мицелиальных грибов // Научное приборостроение. 2000. Т. 10, № 4. С. 44–47.
3. Turing A The chemical basis of morphogenesis // Phil. Trans. R. Soc. London, 1952. Ser. B. V. 237. P. 37–72.

4. *Белинцев Б.Н.* Физические основы биологического формообразования. М.: Наука, 1991. 256 с.

Санкт-Петербургский государственный университет, Институт физиологии им. А.А. Ухтомского (Л. К. Панина, Е. В. Богомолова)

Санкт-Петербургский государственный технический университет (Е. О. Цветкова)

Институт аналитического приборостроения РАН, Санкт-Петербург (А. Л. Буляница, В. Е. Курочкин)

Материал поступил в редакцию 8.10.2001.

INFLUENCE OF MYCELIAL FUNGI'S ADAPTABILITY OVER COLONY FORMING PROCESSES

E. O. Tsvetkova¹, A. L. Bulianitsa², V. E. Kurochkin², L. K. Panina³, E. V. Bogomolova³

¹ Saint-Petersburg State Technical University, Department of Medical Physics and Bioengineering;

² Institute for Analytical Instrumentation RAS, Saint-Petersburg;

³ Saint-Petersburg State University, A.A. Ukhtomsky Institute of Physiology

A way of formalizing the adaptability of microscopic imperfect fungi to their surroundings by bringing a variable quotient of mycelium spreading into the model of fungi colonies growth has been suggested. A series of numerical experiments has shown that dependence of the quotient on the concentration of metabolic products in the nutritional medium provides better surviving ability of the colony.