

U/367

Kotov, V.N.

MODELLIERUNG DES FRÜHSTADIUMS DES MYCELKOLONIEWACHSTUMS

Deutsche Vollübersetzung aus:

Doklady. Akademiya nauk Ukrainskoj SSR. Serija B: Geologija, chimija i biologija. Kiev, 1988, Nr 1, S. 70 - 73.

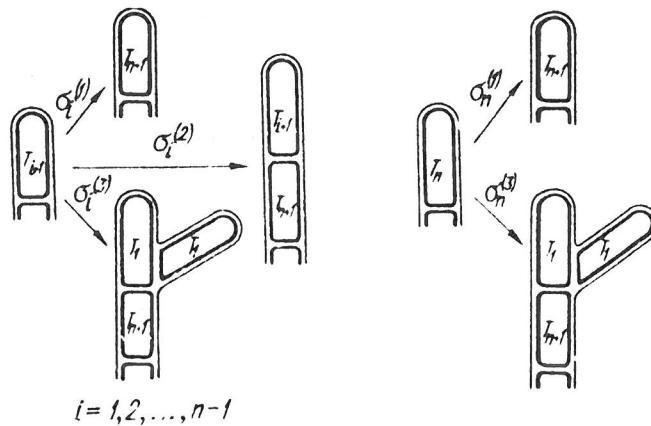
Russ.: **МОДЕЛИРОВАНИЕ РАННЕЙ СТАДИИ РОСТА  
МИЦЕЛИАЛЬНОЙ КОЛОНИИ**

Modelirovanie rannej stadii rosta micelial'noj kolonii

*SUMMARY.* A stochastic model is suggested based on the essential mechanisms of colony formation, that is on hypha apical elongation and lateral branching. The model proceeds from a special decomposable branching process with a finite number of cell types. Within the framework of the model the mycelial biomass growth is described in three regimes: overcritical, critical and subcritical.

In der Arbeit [1] ist ein stochastisches Modell der Mycelkolonie-Struktur beschrieben. In dieser Veröffentlichung werden Fragen angesprochen, die mit der zeitlichen Entstehung dieser Struktur zusammenhängen. Die hier benutzten Begriffe der Größenordnung einer Hyphenzelle, eines eingeschalteten Hyphensegments und die Bezeichnungen  $p_k$ ,  $q_k$ ,  $\varepsilon$ ,  $A_{ij}$ ,  $B$ ,  $\gamma$  und  $k(t)$  stammen von den Verfassern der Arbeit [1]. Unter einer Interkalarzelle versteht man eine beliebige Hyphenzelle, die sich von der Apikalzelle unterscheidet. Terminalhyphalsegment nennt man den Hyphenabschnitt von der nicht sprossenden Apikalzelle bis zur nächsten Verzweigungsstelle.

Übersetzungsstelle  
der Universitätsbibliothek Stuttgart



Schematische Darstellung der Zellumwandlung  
im Verzweigungsprozeß  $v(u)$ .

Die Entwicklung einer Mycelkolonie modelliert man mit Hilfe eines speziellen zerlegbaren Verzweigungsprozesses mit kontinuierlicher Zeit  $v(u)$ , in dem  $n + 1$  Hyphenzellen des Typs  $T_1, \dots, T_{n+1}$  beteiligt sind [2]. Die Typen  $T_1, \dots, T_n$  entsprechen den Apikalzellen, und der Typ  $T_{n+1}$  den nicht sprossenden (Apikal- oder Interkalar-)Zellen. Der Prozeß  $v(u)$  beginnt zum Zeitpunkt  $u = 0$  mit einer neuentstandenen Apikalzelle vom Typ  $T_1$ . Das Kolonienwachstum modelliert man als Umwandlungsprozeß der Zellen der Typen  $T_1, \dots, T_n$ : jede Apikalzelle vom Typ  $T_i$ ,  $i = \overline{1, n}$ , und der Größenordnung  $t$  wird zufällig und unabhängig von den anderen Zellen in eine Zelle vom Typ  $T_{n+1}$  und der Größenordnung  $t$  sowie in 0 - 2 Zellen anderer Typen und der Größenordnung  $t + 1$  umgewandelt. Die Zeit von der Bildung der Apikalzelle vom Typ  $T_i$ ,  $i = \overline{1, n}$ , bis zum Zeitpunkt ihrer Umwandlung ist zufällig verteilt mit der Dichte  $p(u)$  und der Verteilungsfunktion  $P(u) = \int_0^u p(v) dv$ .

Die Zellumwandlungen der Typen  $T_1, \dots, T_n$  sind in der Zeichnung schematisch dargestellt. Die Buchstaben über den Pfeilen bezeichnen die Wahrscheinlichkeiten der entsprechenden Umwandlungen: dabei steht der untere Index für den Typ der sich umwandelnden Zelle und der obere für die Menge der entstehenden Zellen. Die Zellen vom Typ  $T_{n+1}$  erfahren keine Umwandlungen und verschwinden auch nicht. Andere Umwandlungen wurden im Modell nicht untersucht und deshalb gilt für  $i = \overline{1, n-1}$   $\sigma_i^{(1)} + \sigma_i^{(2)} + \sigma_i^{(3)} = 1$  und  $\sigma_n^{(1)} + \sigma_n^{(3)} = 1$ . Die Umwandlungswahrscheinlichkeiten  $\sigma_i^{(j)}$  und  $P(u)$  hängen selbstverständlich von der Art des Mycelorganismus und den Wachstumsbedingungen ab.

Der Zustand des untersuchten Vorgangs im Moment  $u$  wird beschrieben durch den Zufallsvektor  $v(u) = (v_1(u), \dots, v_{n+1}(u))$ , wobei  $v_i(u)$  die Menge der Zellen vom Typ  $T_i$  in der Kolonie zum Zeitpunkt  $u$  bezeichnet. Im untersuchten Modell ist die Bildungswahrscheinlichkeit eines aus  $k = \overline{0, n-1}$  Zellen bestehenden Interkalarhyphen-segments gleich  $p_k$ , und die Entstehungswahrscheinlichkeit eines aus  $k = \overline{1, n}$  Zellen bestehenden Terminalhyphensegments gleich  $q_k$ . Die Verknüpfungsrelationen für  $p_k, q_k$  und  $\sigma_i^{(j)}$  sind in Arbeit /1/ angegeben.

Die geometrische Struktur einer Mycelkolonie, deren Bildung durch den Prozeß  $v(u)$  beschrieben wird, zeichnet sich durch echte Zahlen (in erster Linie durch die Perron-Wurzel  $\gamma$ ) der Matrix  $B$  aus /1/. In Abhängigkeit von  $\gamma$  teilen sich die Kolonienstruktur und das Wachstumstempo ihrer Biomasse in drei Arten auf: die überkritischen ( $\gamma > 1, \varepsilon > 0,5$ ), die kritischen ( $\gamma = 1, \varepsilon = 0,5$ ) und die vorkritischen ( $\gamma < 1, \varepsilon < 0,5$ ).

Wir bezeichnen mit  $N_{ij}(u), i, j = \overline{1, n+1}$ , die bedingte Durchschnittszahl der Zellen vom Typ  $T_j$  in der Kolonie, welche in der Zeit  $u$  aus einer einzigen neugebildeten Zelle vom Typ  $T_i$  gewachsen wäre. Diese Mittelwerte erfüllen die Mehrfachgenerations-Gleichung /2/:

$$N_{ij}(u) = \delta_{ij} [1 - P(u)] + \sum_{m=1}^n A_{im} \int_0^u N_{mj}(u-v) p(v) dv, \quad i, j = \overline{1, n},$$

$$N_{in+1}(u) = P(u) + \sum_{m=1}^n A_{im} \int_0^u N_{m, n+1}(u-v) p(v) dv, \quad i = \overline{1, n},$$

wobei  $\delta_{ij}$  Kronecker-Symbol ist. Im überkritischen, kritischen und vorkritischen Fall verhalten sich die Funktionen  $N_{1j}(u)$  bei  $u \rightarrow \infty$  verschieden.

1. Im überkritischen Wachstum ist bei  $j = \overline{1, n}$

$$\lim_{u \rightarrow \infty} N_{1j}(u) e^{-\alpha u} = \frac{\sigma_1^{(2)} \sigma_2^{(2)} \dots \sigma_{j-1}^{(2)} \gamma^{n-j-1} (1 - \gamma)}{2\alpha \tilde{p}'(\alpha) (\rho_0 \gamma^{n-1} + 2\rho_1 \gamma^{n-2} + 3\rho_2 \gamma^{n-3} + \dots + n\rho_{n-1})}$$

und

$$\lim_{u \rightarrow \infty} N_{1n+1}(u) e^{-\alpha u} = - \frac{\sum_{j=1}^n \sigma_1^{(2)} \sigma_2^{(2)} \dots \sigma_{j-1}^{(2)} \gamma^{n-j-1}}{2\alpha \tilde{p}'(\alpha) (\rho_0 \gamma^{n-1} + 2\rho_1 \gamma^{n-2} + 3\rho_2 \gamma^{n-3} + \dots + n\rho_{n-1})},$$

wobei  $\tilde{p}(s) = \int_0^{\infty} e^{-sv} p(v) dv$ ; der Maltusov-Exponent  $\alpha$  (auch spezifische Wachstumsgeschwindigkeit genannt) ist die maximale tatsächliche Wurzel der Gleichung  $\tilde{p}(s) = 1/\gamma$  (im überkritischen Fall ist  $\alpha > 0$ ), und der Strich bezeichnet die Differenzierung.

Im überkritischen Zustand nimmt somit die Anzahl der Zellen vom beliebigen Typ  $T_1, \dots, T_{n+1}$  in der Kolonie asymptotisch exponentiell zu, dabei mit ein- und demselben Maltusov-Exponenten. Die exponentielle Biomassenvermehrung der Kolonie wurde experimentell häufig bei vielen Arten von Mycelorganismen festgestellt /3/. Wegen der räumlichen Begrenzung geht das exponentielle Wachstum mit der Zeit bei Flächenkulturen in ein quadratisches und bei submers wachsenden Kulturen in ein kubisches Wachstum über /4/. Ein Modell der Mycel-Verzweigung, das das Potenzwachstum der Biomasse erklärt, wurde von den Verfassern in /5/ beschrieben.

Von uns wurde experimentell nachgewiesen, daß die Dauer eines Verdoppelungszyklus einer Apikalzelle bei *Trichoderma viride* Gamma-Verteilung besitzt, d.h.

$$p(u) = \frac{a^\theta}{\Gamma(\theta)} u^{\theta-1} \exp(-au),$$

wobei  $a$  und  $\theta$  positive Zahlen sind. Entsprechendes wurde auch für *Mucor hiemalis* festgestellt /6/. In diesem Fall, d.h. wenn  $p(u)$  die Gamma-Verteilungsdichte ist, sind der Maltusov-Exponent  $\alpha$  und die Perron-Wurzel  $\gamma$  durch die Relation  $\alpha = a(\gamma^{1/\theta} - 1)$  verbunden.

2. Im kritischen Wachstum ist bei  $j = 1, n$

$$\lim_{u \rightarrow \infty} N_{1j}(u) = \frac{\sigma_1^{(2)} \sigma_2^{(2)} \dots \sigma_{j-1}^{(2)}}{p_0 + 2p_1 + 3p_2 + \dots + np_{n-1}} \quad (\sigma_0^{(2)} = 1)$$

und

$$\lim_{u \rightarrow \infty} u^{-1} N_{1n+1}(u) = - \frac{\sum_{j=1}^n \sigma_1^{(2)} \sigma_2^{(2)} \dots \sigma_{j-1}^{(2)}}{\bar{p}'(\alpha) (p_0 + 2p_1 + 3p_2 + \dots + np_{n-1})},$$

d.h. die Menge der Apikalzellen eines beliebigen Typs  $T_1, \dots, \dots, T_n$  stabilisiert sich mit der Zeit, und die Anzahl der Zellen vom Typ  $T_{n+1}$  und folglich damit auch die Anzahl der Zellen in der Kolonie wächst linear. Über die lineare Biomassen-Zunahme einer Kolonie, die unter bestimmten Kultivierungsbedingungen festgestellt wurde, ist schon früher berichtet worden [7].

3. Im vorkritischen Fall sind bei den Funktionen  $N_{1j}(u)$ ,  $j=1, n$ , dieselben Grenzverhältnisse richtig wie beim überkritischen Fall (nur ist jetzt  $\alpha < 0$ ), und

$$\lim_{u \rightarrow \infty} N_{1n+1}(u) = \frac{\sum_{j=1}^n \sigma_1^{(2)} \sigma_2^{(2)} \dots \sigma_{j-1}^{(2)}}{1 - 2\varepsilon}.$$

Somit geht in diesem Fall der Apex-Mittelwert exponentiell gegen Null, die Durchschnittsmenge aller Zellen in der Kolonie strebt gegen Unendlich.

Bei  $\varepsilon \leq 0,5$  stellen die Kolonien mit der Wahrscheinlichkeit 1 eigenständig das Wachstum ein, weil mit der Zeit alle Apikalzellen in nichtproliferative umgewandelt werden.

In einigen Versuchen wurde insbesondere der Umstand untersucht, daß die Apex-Menge in einer Kolonie annähernd proportional zur Gesamtlänge der Hyphen der Kolonie zunimmt. Aufgrund des Wachstums der Mycelkolonien begann man, die Einheit für das Hyphenwachstum HGU als Verhältnis der Hyphengesamtlänge zur Apexzahl in der Kolonie zu bezeichnen [8, 9]. Die experimentell festgestellte Konstanz von HGU bei vielen Mycelorganismen in einem großen Kultivierungsbereich ist eine Folge der oben genannten Gleichheit der Maltusov-Exponenten, die den Anhäufungsprozessen

der Zellen der Typen  $T_1, \dots, T_{n+1}$  in einer Kolonie beim überkritischen Wachstum entsprechen. Wir modifizieren die allgemein-gebräuchliche Definition der Hyphenwachstums-Einheit etwas und untersuchen den Zufallsprozeß

$$HGU(u) = \frac{\sum_{i=1}^n v_i(u)}{\sum_{i=1}^{n+1} v_i(u)}.$$

Aus den vorhergehenden Ergebnissen folgt, daß der Zufallsprozeß  $HGU(u)$  bei  $u \rightarrow \infty$  schwach konvergiert gegen die Konstante

$$HGU = \begin{cases} (\gamma - 1)/\gamma & \text{im überkritischen Fall} \\ 0 & \text{im kritischen und vorkritischen Fall.} \end{cases}$$

Da die Grenzwerte  $HGU(u)$  bei  $u \rightarrow \infty$  und  $K(t)$  bei  $t \rightarrow \infty$  [1] übereinstimmen und weil der Gesamtgrenzwert nicht von der spezifischen Wachstumsgeschwindigkeit der Kolonie abhängt, beweist dies, daß die Einheit für das Hyphenwachstum  $HGU$  nicht kinetisch ist, wie dies bei der Definition dieser Einheit betont wurde, sondern daß sie eine Strukturbesonderheit der Mycelkolonie ist, und daß sie deshalb bei Veränderung der Kultivierungsbedingungen und der radialen Wachstumsgeschwindigkeit konstant bleibt, solange die Struktur der Kolonie unverändert bleibt.

Da  $\bar{p}(\alpha) = 1/\gamma$  und  $\bar{p}(\alpha) \approx 1 - \lambda\alpha$ , wobei  $\lambda = \bar{p}'(0)$  die durchschnittliche Dauer des Verdopplungszyklus einer Apikalzelle bezeichnet, erhalten wir die approximative Gleichheit  $\alpha \approx HGU/\lambda$ . Wie von uns bereits früher aufgezeigt [10], ist die radiale Wachstumsgeschwindigkeit einer Kolonie  $r = 1/\lambda$ , wenn die Durchschnittslänge einer Interkalarhyphenzelle als Einheit angenommen wird [1]. Deshalb gilt im überkritischen Fall die experimentell bereits früher festgestellte approximative Gleichheit  $\alpha \approx rHGU$  [8, 11].

#### L i t e r a t u r

1. Котов В. Н., Сиренко И. П. Моделирование структуры мицелиальной колонии // Докл. АН СССР.— 1986.— 286, № 3.— С. 737—741.  
Kotov, V.N.; Sirenko, I.P.: Modelirovanie struktury micelial'noj kolonii.  
In: Doklady. Akademiya nauk SSSR. Moskva, 286 (1986), Nr 3, S. 737 - 741.

- Engl.: Structural modeling of a mycelial colony.  
In: Doklady biophysics. Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. New York, 286 (1986), Nr 3, S. 299 - 302.
2. Севастьянов Б. А. Ветвящиеся процессы.— М.: Наука, 1977.— 436 с.  
Sevast'janov, Boris Aleksandrovič  
Vetvjaščiesja processy.  
Moskva: Nauka, 1977, 436 S.  
Dt.: Verzweigungsprozesse.  
München: Oldenbourg, 1975, 326 S.
  3. Bull, A.T., Trinci, A.P.: The physiology and metabolic control of fungal growth.  
In: Advances in microbial physiology. London, 15 (1977), S. 1 - 84.
  4. Koch, A.L.: The kinetics of mycelial growth.  
In: Journal of general microbiology. Cambridge, 89 (1975), S. 209 - 216.
  5. Бойко Р. В. О степенном росте мицелиальных колоний в моделях, построенных на базе ветвящихся с переменным режимом процессов // Вероятностные методы исследования систем с бесконечным числом степеней свободы.— Киев: Ин-т математики АН УССР, 1986.— С. 17—23.  
Bojko, R.V.: O stepennom roste micelial'nych kolonij v modeljach, postroennyh na baze vetvjaščichsja s peremennym režimom processov.  
In: Verojatnostnye metody issledovanija sistem s beskonečnym čislom stepenej svobody. Kiev: Institut matematiki AN UkrSSR, 1968, S. 17 - 23.  
/Über das Potenzenwachstum von Mycel-Kolonien an Modellen auf der Basis von sich variabel verzweigenden Prozessen; russ./
  6. Hutchinson, S.A.; Sharma, P.; Clarke, K.R.; Macdonald, I.: Control of hyphal orientation in colonies of *Mucor hiemalis*.  
In: Transactions of the British Mycological Society. London/ New York, 72 (1980), Nr 2, S. 177 - 191.
  7. Соломко Э. Ф., Сиренко И. П., Федоров О. А. Анализ кинетики роста мицелия высшего базидиального гриба вешенки обыкновенной в глубинной культуре // Производство высших съедобных грибов в СССР. Тез. докл. II Всес. совещания.— Киев: Наук. думка.— 1985.— С. 124—126.  
Solomko, E.F.; Sirenko, I.P.; Fedorov, O.A.: Analiz kinetiki rosta micelija vysšego bazidial'nogo griba vešenki obyknovennoj v glubinnoj kul'ture.  
In: Proizvodstvo vysšich s'edobnych gribov v SSSR. Tezisy dokladov 2 Vsesojuznogo soveščanija. Kiev: Naukova dumka, 1985, S. 124 - 126.  
/Analyse der Mycel-Wachstumskinetik des höheren Basidialpilzes Austernschwamm in submerser Kultur; russ./
  8. Katz, Dvorah, Goldstein, Dinah, Rosenberger, R.F.: Model for branch initiation in *Aspergillus nidulans* based on measurements of growth parameters.  
In: Journal of bacteriology. Baltimore, Md., 109 (1972), Nr 3, S. 1097 - 1100.

9. Caldwell, I.Y., Trinci, A.P.J.: The growth unit of the mould *Geotrichum candidum*.  
In: Archives of microbiology/Archiv für Mikrobiologie. Berlin, 88 (1973), Nr 1, S. 1 - 10.
10. Котов В. Н., Сиренко И. П. Кинетика роста гифы мицелиальной колонии // Докл. АН УССР. Сер. Б.—1986.— № 5.— С. 69—72.  
Kotov, V.N.; Sirenko, I.P.: Kinetika rosta gify micelial'noj kolonii.  
In: Doklady. Akademija nauk Ukrainskoj SSR. Serija B: Geologija, chimija i biologija. Kiev, 1986, Nr 5, S. 69 - 72.  
Dt.: Wachstumskinetik der Hyphe einer Mycel-Kolonie. - Übersetzung Nr Ü/364 der Übersetzungsstelle der Universitätsbibliothek Stuttgart, 6 Seiten.
11. Righelato, C.R.: The kinetics of mycelial growth.  
In: Fungal walls and hyphal growth. Symposium of the British Mycological Society held at Queen Elizabeth College, London, April 1978. Ed. J.A. Burnett, A.P.J. Trinci. London: Cambridge University Press, 1980, S. 385 - 401.

Institut für Botanik der  
Akad.d.Wiss.d.Ukrain.SSR,  
Kiew

(Eingereicht von  
K.M. Sytnik, Mitglied der  
Akad.d.Wiss.d.Ukrain.SSR)

Redaktionseingang 1.6.1987

Stuttgart, den 17. Oktober 1990

übersetzt von

*Ottmar Pertschi*

(Ottmar Pertschi)  
Dipl.-Übersetzer