

2/366

Bojko, R.V.; Kotov, V.N.

MODELLIERUNG DES MYCELKOLONIE-WACHSTUMS MITTELS
MARKOV-VERZWEIGUNGEN

Deutsche Vollübersetzung aus:

Doklady. Akademija nauk Ukrainskoj SSR. Serija B: Geologija,
chimija i biologija. Kiev, 1987, Nr 6, S. 57 - 60.

Russ.: **МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА МИЦЕЛИАЛЬНЫХ КОЛОНИЙ
С ПОМОЩЬЮ МАРКОВСКИХ ВЕТВЯЩИХСЯ ПРОЦЕССОВ**

Modelirovanie rosta micelial'nych kolonij
s pomošč'ju Markovskich vetvjaščichsja processov

A stochastic model of the growth of mycelial colonies and their properties is described. The experimental data on *Trichoderma viride* were compared to the theoretical results obtained in the study.

Bis jüngst war es nicht gelungen, mit den Hilfsmitteln einer einzigen mathematischen Konzeption die Makroprozesse der Mycel-Biomassenanhäufung mit den auf dem Hyphalniveau stattfindenden Mikroprozessen in Zusammenhang zu bringen /1/. Das erste stochastische Modell des Frühstadiums des Mycelwachstums, basierend auf den primären Mechanismen der Mycelkoloniebildung (an der Apikalverlängerung der Hyphen und an der Seitenverzweigung) wurde von den Verfassern erstellt /2/. In Arbeit /3/ ist ein mehr allgemeineres Entwicklungsschema einer jungen Mycelkolonie dargestellt. Wir haben ein einfacheres Modell aufgestellt und untersucht: das Markovsche Wachstumsmodell

der Mycelorganismen. Auch wenn dieses nicht an das oben genannte stochastische Modell in seiner Genauigkeit hinsichtlich der Wiedergabe gewisser Besonderheiten des Mycelwachstums herankommt, ist es dadurch doch möglich, erstens eine ausreichend einfache mathematische Begründung für viele experimentell festgestellte Tatsachen zu liefern, die sich auf das frühe Entwicklungsstadium der Kolonie beziehen, und zweitens erlaubt es (aus der Sicht des mathematischen Technikers) eine natürliche Ausdehnung auf das spätere Stadium, wenn sich die Kolonie in eine ausgereifte verwandelt und vom exponentiellen Wachsen in ein quadratisches Wachsen auf einer festen Substanz bzw. in ein kubisches Wachsen in einem flüssigen Medium übergeht.

Unter einem Apikalhyphensegment wollen wir den Hyphenabschnitt von ihrem Apex bis zur nächsten Abzweigung einer Seitenhyphe verstehen. Die Menge der Apikalsegmente einer Kolonie im Zeitpunkt t beschreiben wir durch den Zufallsprozeß $\xi(t)$, der von folgendem Denkschema des Mycelwachstums ausgeht. Die Hyphe verlängert sich mit der konstanten Geschwindigkeit v . Infolge Aufspaltung ihres Apex in zwei, zweigt in zufälligen Zeitpunkten eine reguläre Seitenhyphe von ihr ab. Dabei ist die Wahrscheinlichkeit der Apikalverzweigung der Hyphe in dem kleinen Zeitintervall $(t, t+\Delta t)$ gleich $v\Delta t + o(\Delta t)$, wobei $o(\Delta t)$ Korrektionsglied ist, das man bei kleinen Δt vernachlässigen kann. Somit ist die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens eines Seitenablegers im kleinen Zeitintervall Δt proportional zur Länge dieses Intervalls, wobei der Proportionalitätsfaktor v , der die Intensität des Vorkommens von Seitenhyphen (Verzweigungsintensität) bezeichnet, weder von der Menge der Apikalsegmente in der Kolonie zum Zeitpunkt t noch von der Vorgeschichte der Hyphe bis zu diesem Moment oder vom Moment t selbst abhängt. Mit der Wahrscheinlichkeit $1 - v\Delta t + o(\Delta t)$ hat die Hyphe keinen Seitenableger, sondern verlängert sich gleichmäßig weiter. In diesem Fall ist die Zeit τ zwischen zwei aufeinanderfolgenden Verzweigungsmomenten der Mutterhyphe exponentiell verteilt mit der Dichte $ve^{-v\tau}$ und dem Durchschnitt $M\tau = 1/v$, wobei M Symbol des Erwartungswerts ist.

Die Länge der Hyphensegmente zwischen den Verzweigungen $\zeta = v\tau$ ist ebenfalls exponentiell verteilt mit der Dichte $\lambda e^{-\lambda t}$, wobei $\lambda = v/u$, und dem Durchschnitt $M\zeta = vM\tau = 1/\lambda$. Die Durchschnittsmenge der Apikalsegmente in einer Kolonie (in einer flächigen wie in einer dreidimensionalen) wächst exponentiell nach dem Gesetz $M\xi(t) = e^{vt}$. Die Länge aller Hyphen und folglich auch die Biomasse der Kolonie (wenn man als Masse des Segments mit einer einzigen Länge die Masseneinheit annimmt) wird beschrieben durch den Zufallsprozeß $\eta(t) = v \int_0^t \xi(u) du$. Deshalb wächst die Biomasse einer Kolonie im Durchschnitt exponentiell mit der spezifischen Wachstumsgeschwindigkeit v , genauer $M\eta(t) = \frac{v}{v} (e^{vt} - 1)$.

Das exponentielle Anwachsen der Biomasse in Flächen- wie auch in submersen Kulturen wurde in den frühen Entwicklungsstadien häufig experimentell erforscht /4/.

Einige Wissenschaftler /8/ haben darauf hingewiesen, daß das Verhältnis von Hyphengesamtlänge zur Apexzahl in der Kolonie im Stadium des exponentiellen Wachstums trotz seines Zufallscharakters sich relativ schnell stabilisiert und praktisch eine gewisse Konstante wird, die die Bezeichnung Hyphalwachstumseinheit (HGU) erhielt. Diese Einheit wird in mykologischen Untersuchungen gerne benutzt, deshalb ist es angebracht, sie im Rahmen des vorgeschlagenen Mycelwachstums-Modells zu erörtern. Dafür führen wir das Funktional $HGU(t) = \eta(t)/\xi(t)$ ein, das gleich dem Verhältnis der Länge aller Hyphen zur Apexzahl im Zeitpunkt t ist. In der Arbeit /5/ wurde bewiesen, daß der Erwartungswert von $HGU(t)$ sich mit der Zeit schnell stabilisiert und praktisch zur Konstante $1/\lambda$ wird. Somit wurde im Rahmen des hier vorgeschlagenen mathematischen Mycelwachstums-Modells eine theoretische Begründung für die schnelle Stabilisierung des Verhältnisses der Länge aller Hyphen zur Anzahl aller Apices in der Kolonie ermittelt. Die Hyphalwachstumseinheit hat damit eine einfache Interpretation erhalten: sie ist die Internodiums-Durchschnittslänge $1/\lambda$. Hieraus folgt, daß HGU keine kinetische, sondern eine strukturelle

(morphologische) Charakteristik der Mycelkolonie ist und deshalb konstant bleibt bei Veränderung der Kultivierungsbedingungen, die die spezifische und radiale Wachstumsgeschwindigkeit so lange beeinflussen, bis die Struktur der Kolonie unveränderlich geworden ist.

Aus dem vorgeschlagenen Modell folgt, daß es zwischen der Hyphalwachstumseinheit, der linearen Wachstumsgeschwindigkeit der Hyphe und der spezifischen Wachstumsgeschwindigkeit der Biomasse die Abhängigkeit $HGU = v/v$ gibt, die mehrmals experimentell bestätigt wurde /6 - 9/.

Wir untersuchen den Zufallsprozeß $\vartheta(t)$, der das Mengenwachstum der Verzweigungen in der Kolonie beschreibt. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß $\vartheta(t) = \xi(t) - 1$, woraus $M\vartheta(t) = e^{vt} - 1$ folgt. Wie wir sehen, nimmt die Menge der Apices und Verzweigungen sowie die Gesamtlänge der Hyphen mit ein und derselben spezifischen Geschwindigkeit v zu. Diese aus biologischer Sicht wichtige Tatsache wurde experimentell festgestellt /10, 11/ und diente als Begründung zur Herleitung einer Analogie zwischen der Verzweigungsinitiierung und den Mycelorganismen und der Teilung von einzelligen Organismen /12/.

Bei weiterem Wachstum der Mycelkolonie sinkt die Zunahmegeschwindigkeit der Apex-Menge in der Kolonie und der Biomasse der Kolonie von exponentiell auf potentiell. Noch bis in die jüngste Zeit gibt es für die Potenzengesetze des Mycel-Biomassenwachstums keine theoretische Begründung, die auf dem Prinzipi Mycelorganismen - Entwicklung - Verzweigung basierte.

Wir verallgemeinern den Prozeß $\xi(t)$ so, daß er den Schritt des Mycel-Potenzwachstums erfaßt. Die Verallgemeinerung konstruieren wir anhand folgender Überlegungen.

1. Aufgrund der intrahyphalen Wechselwirkung in flachen Kolonien verschieben sich die Apikalsegmente gleichmäßig am peripheren Ring und in dreidimensionalen Kolonien in der äußeren Kugelschicht der Kolonie.

2. In der Anfangszeit der Kolonienentwicklung, wenn die Apices noch in einem ausreichend großen Abstand voneinander entfernt sind, hängt die Intensität des Vorkommens von Seitenablegern nicht (oder nur schwach) von der Zahl der Apikalsegmente ab und ist gleich v . Durch diese Annahme kann man den oben beschriebenen Verzweigungsprozeß $\xi(t)$ als mathematisches Mycel-Wachstumsmodell in den Frühstadien benutzen.

3. Je nach Wachstum der Kolonie wirkt sich die räumliche Begrenztheit der peripheren Wachstumszone immer stärker aus und beeinflußt die Verzweigungsintensität. Mit anderen Worten: mit zunehmender Apex-Zahl k erweist sich die Abhängigkeit der Verzweigungsintensität (Intensität des Vorkommens von Seitenablegern) von k als immer stärker. Deshalb muß man die Verzweigungswahrscheinlichkeit im geringen Zeitintervall $(t, t+\Delta t)$ im verallgemeinerten Prozeß $\tilde{\xi}(t)$ in der Form $v(k)\Delta t + o(\Delta t)$ umsetzen. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Intensität des Vorkommens von Seitenablegern in einer gewissen Richtung asymptotisch reziprok ist zur Anzahl der Apikalsegmente, die in dieser Richtung liegen. Der Einfluß der übrigen Apikalsegmente ist wesentlich geringer. Diese Voraussetzung führt zu einer anderen Gestalt der Funktionen $v(k)$ bei zwei- und dreidimensionalen Kolonien und entsprechend zu einem anderen Verlauf des Prozesses $\tilde{\xi}(t)$. In der Flächenkolonie ist die Anzahl der Apikalsegmente, die in jede der beiden Richtungen gehen, proportional zur Menge der Apikalsegmente in der Kolonie k . Folglich ist in diesem Fall $v(k) \underset{k \rightarrow \infty}{\sim} va/k$, wobei a einen gewissen positiven Koeffizienten bezeichnet. Bei der kugelförmigen Kolonie ist die Anzahl der Apikalsegmente, die in eine gewisse Richtung gehen, proportional zu \sqrt{k} . Deshalb ist die Verzweigungsintensität in dieser Richtung asymptotisch äquivalent zur Funktion $va'\sqrt{k}$, und die Verzweigungsintensität in einer beliebigen Richtung zur Funktion vb/\sqrt{k} , wobei a' und b gewisse Konstanten sind. Somit lassen sich über die Verzweigungsintensität im verallgemeinerten Prozeß $\tilde{\xi}(t)$ folgende Schlußfolgerungen ziehen: a) bei geringen Abmessungen der Kolonie ändert sich $v(k)$ bei Veränderung der Apex-Menge k kaum; b) bei großen k ist bei einer Flächenkolonie $v(k) \underset{k \rightarrow \infty}{\sim} va/k$ und bei einer kugelförmigen Kolonie $v(k) \underset{k \rightarrow \infty}{\sim} vb/\sqrt{k}$.

Die neuen Eigenschaften, die nur dem verallgemeinerten Prozeß $\tilde{\xi}(t)$ eigen sind und bei großen Werten von t und k vorkommen, sind folgende:

1. Die Durchschnittsmenge der Apikalsegmente in einer Flächenkolonie nimmt proportional zum Radius der Kolonie zu, genauer: $M_{\tilde{\xi}_n}(t) \underset{t \rightarrow \infty}{\sim} vat.$

2. Die Durchschnittsmenge der Apikalsegmente in einer dreidimensionalen Kolonie wächst proportional zum Quadrat des Kolonienradius, genauer: $M_{\tilde{\xi}_{TP}}(t) \sim v^2 b^2 t^2 / 4$ bei $t \rightarrow \infty$.

3. Im Durchschnitt nimmt die Biomasse einer Flächenkolonie bei großen t proportional zum Quadrat des Kolonienradius zu, genauer: $\tilde{M}_{\eta_n}(t) \sim v^2 a t^2$ bei $t \rightarrow \infty$. (Quadratisches Wachstumsgesetz der Biomasse einer Flächenkolonie).

4. Im Durchschnitt wächst die Biomasse einer Kolonie in submerser Kultur bei großen t proportional zur Kubikzahl des Kolonienradius, genauer: $\tilde{M}_{\eta_{TP}}(t) \sim v^3 b^2 t^3 / 12$ bei $t \rightarrow \infty$. (Kubisches Wachstumsgesetz der Biomasse einer Kugelkolonie). Über das kubische Wachstum der Biomasse von Kolonien in flüssiger Substanz liegt eine wissenschaftliche Veröffentlichung vor /13/.

5. Bezeichnet man mit ζ_k die Länge des Internodiums, das sich während der Veränderung der Apikalsegmentmenge in der Kolonie von k auf $k + 1$ bildet, dann nimmt die Durchschnittslänge des sich am Kolonierand bildenden Internodiums proportional zur Menge der Apikalsegmente in der Kolonie zu, genauer: $M_{\zeta_{k,n}} \sim \frac{k}{6va}$ bei $k \rightarrow \infty$.

In Versuchen mit *Trichoderma viride* stellten wir die theoretisch vorausgesagte Verlängerung der Durchschnittslänge des Internodiums um annähernd das Zehnfache innerhalb von etwa drei mal vierundzwanzig Stunden fest. In den darauffolgenden drei Tagen veränderte sich die Internodiumslänge nicht. Aber dies widerspricht der These 5, da die mit der Zeit immer größer werdende Menge an von der Stammhyphe abgehenden Seitenverzweigungen einem Vergleich mit einem Substrat nicht standhält, atrophiert

und schließlich zu wachsen aufhört. Schließt man diese Verzweigungen aus der Untersuchung aus, deren Beitrag zur Gesamtbio-
masse beschränkt ist, dann müssen die neugebildeten Internodia
offensichtlich erneut die Relationen von 5. erfüllen.

6. In einer kugelförmigen Kolonie wächst die Durchschnittslänge
der am Kolonienrand gebildeten Internodia proportional zur
Quadratwurzel aus der Zahl der Apikalsegmente in der Kolonie,
d.h. $M_{\zeta k, TP} \sim 8\sqrt{k}/15vb$ bei $k \rightarrow \infty$.

Eine zwingende Begründung für die Thesen 1 - 6 ist in Arbeit
/5/ enthalten.

L i t e r a t u r

1. 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.
2. Котов В. Н. Кинетика роста мицелиальной колонии // Докл. АН УССР. Сер. Б.—
1986.— № 7.— С. 80—83.
Kotov, V.N.: Kinetika rosta micelial'noj kolonii.
In: Doklady. Akademija nauk Ukrainskoj SSR. Serija B:
Geologija, chimija i biologija. Kiev, 1986, Nr 7, S. 80 - 83.
Dt.: Wachstumskinetik einer Mycel-Kolonie. - Übersetzung
Nr Ü/365 der Übersetzungsstelle der Universitätsbibliothek
Stuttgart, 6 Seiten.
3. Котов В. Н. Кинетика роста мицелиальной колонии // Вероятностные методы исследования систем с бесконечным числом степеней свободы.— Киев: Ин-т математики АН УССР, 1986, С. 83—90.
Kotov, V.N.: Kinetika rosta micelial'noj kolonii.
In: Verojatnostnye metody issledovanija sistem s beskonečnym čislom stepenej svobody. Kiev: Institut matematiki AN UkrSSR, 1986, S. 83 - 90.
/Wachstumskinetik einer Mycel-Kolonie; russ./
4. Trinci, A.P.J.: A kinetic study of the growth of *Aspergillus nidulans* and other fungi.
In: Journal of general microbiology. Cambridge, 57 (1969),
Nr 3, S. 11 - 24.
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. 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.
7. 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.
8. Trinci, A.P.J.: The hyphal growth unit of wild type and spreading colonial mutants of *Neurospora crassa*.
In: Archives of microbiology/Archiv für Mikrobiologie. Berlin, 91 (1973), S. 127 - 136.
9. Trinci, A.P.J., Collinge, Annette: Influence of L-sorbose on the growth and morphology of *Neurospora crassa*.
In: Journal of general microbiology. Cambridge, 78 (1973), S. 179 - 192.
10. Trinci, A.P.J.: A study of the kinetics of hyphal extension and branch initiation of fungal mycelia.
In: Journal of general microbiology. Cambridge, 81 (1974), S. 225 - 236.
11. Trinci, A.P.J.: Wall and hyphal growth.
In: Science progress. London, 65 (1978), S. 75 - 99.
12. Trinci, A.P.J.: The duplication cycle and branching in fungi.
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. 319 - 338.
13. Trinci, Anthony P.J.: Kinetics of the growth of mycelial pellets of *Aspergillus nidulans*.
In: Archives of microbiology/Archiv für Mikrobiologie. Berlin, 73 (1970), S. 353 - 367.

Institut für Mathematik der
Akad.d.Wiss.d.Ukrain.SSR, Kiev
Institut für Botanik der
Akad.d.Wiss.d.Ukrain.SSR, Kiev

(Eingereicht von
K.M. Sytnik, Mitglied der
Akad.d.Wiss.d.Ukrain.SSR)
Redaktionseingang
14.11.1986

Stuttgart, den 8. Oktober 1990

übersetzt von

Übersetzungsstelle
der Universitätsbibliothek Stuttgart

Ottmar Pertschi
(Ottmar Pertschi)
Dipl.-Übersetzer