

U/365

Kotov, V.N.

WACHSTUMSKINETIK EINER MYCEL-KOLONIE

Deutsche Vollübersetzung aus:

Doklady. Akademiya nauk Ukrainskoj SSR. Serija B: Geologija, chimija i biologija. Kiev, 1986, Nr 7, S. 80 - 83.

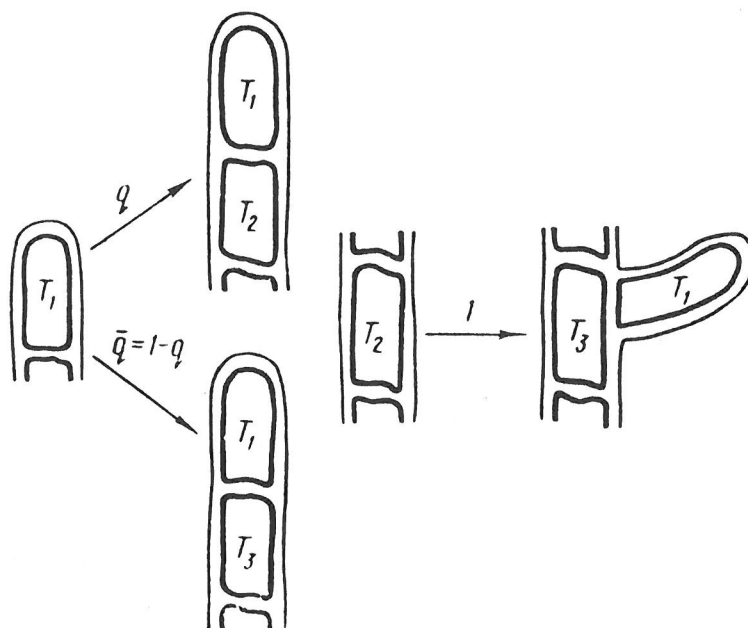
Russ.: **КИНЕТИКА РОСТА МИЦЕЛИАЛЬНОЙ КОЛОНИИ**

Kinetika rosta micelial'noj kolonii

*SUMMARY.* A stochastic model of the mycelial colony growth is suggested. It is based on the essential mechanisms of the mycelial colony formation, that is an apical elongation of hyphas and lateral branching. The core of the model is a time-continuous branching process with the cells of three types. Within the framework of the model the biomass growth is shown to be asymptotically exponential and the hyphal growth unit (HGU) tends to a constant. In the case of gamma-distribution of the hyphal cell generation time the explicit formulas describing the kinetics of the mycelial colony growth are derived.

Die mathematischen Hilfsmittel zur Modellierung des Mycelwachstums, wie in den Arbeiten /1 - 4/ angewandt, ließen die Struktur des Mycelwachstums zum großen Teil unberücksichtigt. Wir stellen erstmals ein Modell vor, das auf den primären Mechanismen der Kolonienbildung basiert, nämlich: dem apikalen Wachstum und der Seitenverzweigung. Dem Modell liegt ein spezieller, auflösbarer Verzweigungsprozeß mit drei Zelltypen zugrunde /5/. Beim Aufbau des Modells gingen wir vom Mycel-Verzweigungsschema aus, das in der Arbeit /6/ dargestellt ist. Das Mycelwachstum wird über drei verschiedene Zelltypen modelliert: die Apikalzellen (Typ  $T_1$ ), die inneren (d.h. die nicht apikalen) Hyphenzellen, die den Anfang für die Seitenhyphen bilden (Typ  $T_2$ ), und schließlich die inneren

Hyphenzellen, die sich nicht teilen und deshalb auch nicht Ursache für die Seitenhyphen sein können (Typ  $T_3$ ). Die Zellen vom Typ  $T_1$  (Apikalzellen) besitzen eine Zufalls-generationszeit mit der Verteilungsfunktion  $P(t) = \int_0^t p(u) du$ , wobei  $p(t)$  die Verteilungsdichte der Generationszeiten der Apikalzellen bezeichnet. Eine jede Zelle vom Typ  $T_1$  teilt sich und bildet dabei eine Zelle vom Typ  $T_1$  und eine innere Hyphenzelle, die mit der Wahrscheinlichkeit  $q$  vom Typ  $T_2$  und mit der zusätzlichen Wahrscheinlichkeit  $\bar{q} = 1 - q$  vom Typ  $T_3$  ist. Von jeder Zelle des Typs  $T_2$  teilt sich nach einer Zufallszeit, die ebenfalls der Verteilungsfunktion  $p(t)$  unterliegt, eine Zelle vom Typ  $T_1$  ab, die den Anfang bildet für eine Seitenhyphe, wobei der Zelltyp hierbei von  $T_2$  in  $T_3$  übergeht. Die neu gebildeten Zellen entwickeln sich analog zum Transformationsgesetz der Zellen des jeweiligen Typs. Die Zellen vom Typ  $T_3$  erfahren überhaupt keine Transformationen und verschwinden auch nicht. In der Abbildung sind die Transformationen der Zellen vom Typ  $T_1$  und  $T_2$  im untersuchten Wachstumsmodell der Mycelkolonien schematisch dargestellt.



Schematische Darstellung der Transformation der Zellen vom Typ  $T_1$  und  $T_2$  im kinetischen Wachstumsmodell der Mycelkolonie

Wir bezeichnen mit  $N_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$  die durchschnittliche Zellanzahl vom Typ  $T_i$  in der Kolonie zum Zeitpunkt  $t$  unter der Bedingung, daß es zum Anfangszeitpunkt  $t_0 = 0$  eine neugebildete Zelle vom Typ  $T_1$  gibt. Mit diesen Bezeichnungen wird die durchschnittliche Gesamtzahl der Zellen in der Mycelkolonie zum Zeitpunkt  $t$  durch die Funktion  $N(t) = N_1(t) + N_2(t) + N_3(t)$  beschrieben. Die Funktionen  $N_i(t)$  erfüllen die folgenden Integralgleichungen:

$$\begin{aligned}
 N_1(t) &= 1 - \int_0^t p(u) du + \int_0^t \left[ p(u) + q \int_0^u p(v) p(u-v) dv \right] N_1(t-u) du, \\
 N_2(t) &= q \int_0^t p(u) du - q \int_0^t p(u) P(t-u) du + \\
 &+ \int_0^t \left[ p(u) + q \int_0^u p(v) p(u-v) dv \right] N_2(t-u) du, \\
 N_3(t) &= \bar{q} \int_0^t p(u) du + q \int_0^t p(u) P(t-u) du + \\
 &+ \int_0^t \left[ p(u) + q \int_0^u p(v) p(u-v) dv \right] N_3(t-u) du.
 \end{aligned}$$

Jede dieser Gleichungen besitzt eine einzige Lösung. Bezeichnen wir mit  $\tilde{N}_i(s)$  und  $\tilde{p}(s)$  die Laplace-Transformationen der Funktionen  $N_i(t)$  und  $p(t)$ , dann sind

$$\begin{aligned}
 \tilde{N}_1(s) &= \frac{1 - \tilde{p}(s)}{s[1 - \tilde{p}(s) - q\tilde{p}^2(s)]}, \quad \tilde{N}_2(s) = \frac{q\tilde{p}(s)[1 - \tilde{p}(s)]}{s[1 - \tilde{p}(s) - q\tilde{p}^2(s)]}, \\
 \tilde{N}_3(s) &= \frac{\bar{q}\tilde{p}(s) + q\tilde{p}^2(s)}{s[1 - \tilde{p}(s) - q\tilde{p}^2(s)]}.
 \end{aligned}$$

Bei  $t \rightarrow \infty$  finden folgende Asymptotenabschätzungen statt [5]:

$$N_i(t) \sim N_i e^{\alpha t}, \quad i = 1, 2, 3, \quad N(t) \sim N e^{\alpha t},$$

wobei  $N = N_1 + N_2 + N_3$  und

$$\begin{aligned}
 N_1 &= \frac{\tilde{p}(\alpha) - 1}{\alpha \tilde{p}'(\alpha) [1 + 2q\tilde{p}(\alpha)]}, \quad N_2 = \frac{q\tilde{p}(\alpha) [\tilde{p}(\alpha) - 1]}{\alpha \tilde{p}'(\alpha) [1 + 2q\tilde{p}(\alpha)]}, \\
 N_3 &= \frac{\bar{q}\tilde{p}(\alpha) + q\tilde{p}^2(\alpha)}{\alpha \tilde{p}'(\alpha) [1 + 2q\tilde{p}(\alpha)]},
 \end{aligned}$$

Der Strich bezeichnet die Differentiation, und  $\alpha$  (Maltusov-Exponent) ist die positive Wurzel der Gleichung

$$\tilde{\rho}(\alpha) = (\sqrt{1 + 4q} - 1)/2q.$$

Somit wachsen die asymptotisch durchschnittlichen Zellenmengen vom Typ  $T_1$ ,  $T_2$  und  $T_3$  in den Kolonien exponentiell mit ein und demselben Maltusov-Exponenten.

Da die Zellteilungsperiode (wie auch die Lebensdauer der verschiedenen Organismen allgemein) gewöhnlich einer Gamma-Verteilung entspricht, untersuchen wir naheliegend den Fall, wo

$$p(t) = \frac{a^k}{\Gamma(k)} t^{k-1} \exp(-at), \quad t > 0,$$

mit  $a$  und  $k$  für gewisse positive Zahlen (im weiteren ist  $k$  ganze Zahl). Die Durchschnittsperiode ist gleich  $k/a$  und die Streuung  $k/a^2$ . Bei Gamma-Verteilung ist

$$N_1(t) = \sum_{i=1}^{2k} c_{1i} e^{\xi_i t}, \quad N_2(t) = \sum_{i=1}^{2k} c_{2i} e^{\xi_i t},$$

$$N_3(t) = -\frac{1}{q} + \sum_{i=1}^{2k} c_{3i} e^{\xi_i t}, \quad N(t) = -\frac{1}{q} + \sum_{i=1}^{2k} c_i e^{\xi_i t},$$

wobei für  $i = 1, \dots, k$  gilt

$$\xi_i = a\varepsilon_i [2q/(\sqrt{1 + 4q} - 1)]^{1/k} - a,$$

für  $i = k + 1, \dots, 2k$

$$\xi_i = a\varepsilon_i [-2q/(\sqrt{1 + 4q} + 1)]^{1/k} - a,$$

wobei  $\varepsilon_i$  komplexe  $k$ -te Einheitswurzeln sind,

$$c_{1i} = \frac{[(\xi_i + a)^k - a^k] (\xi_i + a)}{k\xi_i [2(\xi_i + a)^k - a^k]},$$

$$c_{2i} = \frac{qa^k [\xi_i + a]^k - a^k}{k\xi_i (\xi_i + a)^{k-1} [2(\xi_i + a)^k - a^k]},$$

$$c_{3i} = \frac{a^k [\bar{q}(\xi_i + a)^k + qa^k]}{k\xi_i (\xi_i + a)^{k-1} [2(\xi_i + a)^k - a^k]},$$

$$c_i = c_{1i} + c_{2i} + c_{3i}$$

Desweiteren ist bei der Gamma-Verteilung

$$N_1 = \frac{[(\alpha + a)^k - a^k](\alpha + a)}{k\alpha [2(\alpha + a)^k - a^k]}, \quad N_2 = \frac{qa^k [(\alpha + a)^k - a^k]}{k\alpha (\alpha + a)^{k-1} [2(\alpha + a)^k - a^k]},$$
$$N_3 = \frac{a^k [\bar{q}(\alpha + a)^k - qa^k]}{k\alpha (\alpha + a)^{k-1} [2(\alpha + a)^k - a^k]},$$

wobei für den Maltusov-Exponenten gilt

$$\alpha = a [2q/(\sqrt{1 + 4q} - 1)]^{1/k} - a.$$

Durch zahlreiche Versuche wurde man darauf aufmerksam, daß die Apex-Zahl in der Kolonie annähernd proportional zur Gesamtlänge der Hyphen der Kolonie zunimmt, woraufhin man das Wachstum der Mycel-Kolonien mit der Einheit für das Hyphenwachstum  $HGU$  zu bezeichnen begann. Sie ist gleich dem Quotienten der Gesamtlänge der Hyphen durch die Apexzahl in der Kolonie /8, 9/. Die experimentell festgestellte Tatsache eines konstanten  $HGU$  bei vielen Mycelkulturen in einem großen Veränderungsbereich der Kultivationsbedingungen ist eine Folge der oben aufgezeigten Gleichheit der Maltusov-Exponenten, die den Anhäufungsprozessen der Zellen vom Typ  $T_1$ ,  $T_2$  und  $T_3$  in der Kolonie entsprechen. Wir modifizieren die allgemeingültige Bestimmung der Hyphenwachstums-Einheit leicht und beziehen die Funktion

$$HGU(t) = N(t)/N_1(t)$$

in die Untersuchung ein.

Aus den vorhergehenden Ergebnissen folgt dann, daß bei langen Entwicklungszeiten der Kolonie

$$HGU(t) \rightarrow HGU = \frac{1 + 2q + \sqrt{1 + 4q}}{2q}.$$

Besitzt die Generationszeit der Hyphenzellen Gamma-Verteilung, dann kann man für die Hyphenwachstums-Einheit einen anderen Ausdruck vorschlagen:

$$HGU = \frac{(\alpha + a)^k}{(\alpha + a)^k - a^k},$$

wobei  $\alpha$  Maltusov-Exponent ist.

Literatur

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. Prosser, J.I., Trinci, A.P.J.: A model for hyphal growth and branching.  
In: Journal of general microbiology. Cambridge, 111 (1979), S. 153 - 164.
3. Edelstein, Leah: The propagation of fungal colonies: a model for tissue growth.  
In: Journal of theoretical biology. London, 98 (1982), S. 679 - 701.
4. Edelstein, L., Hadar, Y., Chet, J., Henis, Y., Segel, L.A.: A model for fungal colony growth applied to *Sclerotium rolfsii*.  
In: Journal of general microbiology. Cambridge, 129 (1983), S. 1873 - 1881.
5. 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.
6. Burnett, John Harrison  
Fundamentals of mycology.  
London: Ewards Arnold, 1976, 2. Aufl., 673 S.
7. Prescott, D.M.: Variations on the individual growth generation times of *Tetrahymena Geleii* HS.  
In: Experimental cell research. New York, 16 (1959), S. 279 bis 297.
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.

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 27.2.1986

Stuttgart, den 12. Juni 1990

Übersetzungsstelle  
der Universitätsbibliothek Stuttgart

übersetzt von

*Ottmar Pertschi*

(Ottmar Pertschi)  
Dipl.-Übersetzer